

UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

ÉCOLE DOCTORALE SSBCV

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte

THÈSE en cotutelle présentée par :

Christelle SANCHEZ OMS

soutenue le : 13 décembre 2017

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François – Rabelais de Tours
& Doctor de la Universidad de Sevilla**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie / Écologie Évolutive

Adaptations aux températures extrêmes et plasticité phénotypique chez une fourmi thermophile

THÈSE dirigée par :

Mr BOULAY Raphaël

Mr CERDÁ Xim

Mr ARRÉBOLA BURGOS Jose R.

Professeur, Université François – Rabelais de Tours

Directeur de recherches, Estación Biológica de Doñana, Espagne

Professeur, Universidad de Sevilla, Espagne

RAPPORTEURS :

Mr FOURCASSIÉ Vincent

Mr ORIVEL Jérôme

Directeur de recherches, CRCA, Université Toulouse III

Directeur de recherches, UMR EcoFog, Université de Guyane

JURY :

Mr ARRÉBOLA BURGOS Jose R.

Mr BOULAY Raphaël

Mr CERDÁ Xim

Mr FOURCASSIÉ Vincent

Mr LAZZARI Claudio

Mr MONNIN Thibaud

Professeur, Universidad de Sevilla, Espagne

Professeur, Université François – Rabelais de Tours

Directeur de recherches, Estación Biológica de Doñana, Espagne

Directeur de recherches, CRCA, Université Toulouse III

Professeur, Université François – Rabelais de Tours

Directeur de recherches, UPMC-iEES, Paris

*“It is not the most intellectual of the species that survives;
it is not the strongest that survives; but the species that survives is
the one that is able best to adapt and adjust to the changing
environment in which it finds itself”*

Leon C. Megginson, 1963

Remerciements

Certes, la thèse n'est pas une mince affaire. Véritable parcours du combattant, une thèse est un travail de longue haleine, un défi que l'on se donne à soi-même. Mais c'est surtout une formidable histoire de relations, de rencontres et d'amitié. De nombreuses personnes ce sont retrouvées de manière fortuite ou pas, pour le pire ou le meilleur, sur mon chemin. Ce sont ces personnes que j'aimerais mettre en avant dans ces remerciements.

Vincent Fourcassié, Claudio Lazzari, Thibaud Monnin et Jérôme Orivel, je vous remercie sincèrement d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.

Raphaël Boulay, un immense merci pour m'avoir donné l'opportunité de construire ce projet ensemble, pour m'avoir guidée dans mon travail et pour m'avoir aidée à trouver des solutions pour avancer. Merci également pour ta disponibilité et pour la confiance que tu m'as accordée.

Xim Cerdá, gracias por la orientación, el seguimiento y la supervisión de esta tesis, pero sobre todo, gracias por el apoyo recibido a lo largo de estos años.

Jose R. Arrébola, gracias por haber aceptado de participar en este proyecto como tutor de la Universidad de Sevilla. Gracias por tu disponibilidad y por tu ayuda administrativa.

Jean Paul Monge et David Giron, je tiens à vous remercier pour m'avoir accueillie au sein de l'IRBI.

Séverine Devers, un grand merci pour ta précieuse aide au labo mais aussi sur le terrain. Tu as été une personne de confiance, toujours à l'écoute et sur qui j'ai toujours pu compter. Nous partageons de très bons souvenirs de terrain, car même si toutes ces heures passées à regarder des fourmis à 40°C et ces trajets en voiture en montagne n'ont pas toujours été faciles, nous avons eu de grand fou-rires rendant ces moments inoubliables.

A Irene Villalta mil gracias por tu ayuda con la Biología Molecular y por todo el tiempo que has dedicado a explicarme los protocolos y el análisis de datos. Gracias también por haber respondido siempre presente cuando he necesitado una ayuda o un consejo.

Merci à Simon Dupont pour ton aide dans le labo de Biologie Moléculaire et pour tes conseils.

A tous les stagiaires qui m'ont aidée tout au long de cette thèse, je vous adresse un immense merci : Baptiste Piqueret, Léa Rami, Corentin Chasseguet, Jihène Boukhari, Samantha Chanel, Lucas Brisson, Mathilde Legoguelin, Simon Roy, Cécilia Pasqualet et Marie Magat. Vous avez fait un énorme travail et toujours dans la bonne humeur, c'est surtout pour cela je vous suis énormément reconnaissante.

Carlos Molinas y Charlotte Hemingway, mil gracias por vuestra ayuda en el campo. Sin vosotros no podría haber llevado a cabo todo este trabajo. Hemos compartido momentos muy duros juntos, pero sobre todo me quedo con vuestro buen humor y vuestra disponibilidad a la hora de ayudarme pese a la dificultad de la tarea.

Diane Bigot, ma compagne tout au long de ce parcours ! C'est avec toi que j'ai partagé les moments les plus difficiles. Tu as toujours été présente pour moi et je t'en remercie du fond du cœur. Merci de m'avoir accueillie chez toi ce dernier mois, merci pour tous ces bons petits repas et pour la patience dont tu as fait preuve pour la mise en page. Je n' imagine même pas comment ça aurait été de traverser cette période de rédaction sans toi.

Dorian Neutre, quel bonheur le jour où tu es apparu dans mon bureau ! Ta personnalité sans pareille fait de toi quelqu'un d'unique que j'apprécie énormément (malgré tes petites bêtises avec mes fourmis ...). Tu es un vrai ami qui a toujours su trouver les mots et les gestes pour me reconforter. Sans oublier ta précieuse aide pour corriger mon anglais, encore merci !

Estefanía Quenta, quiero darte las gracias por ser una gran amiga. Siempre estás ahí para animarme y proponerme tu ayuda. Gracias por haber traído un poquito de tu cultura a mi casa por Navidad, ha sido un placer tenerte entre nosotros.

Matthieu Leobold, tu as été plus qu'un collègue de bureau, dès le départ tu as été à mon écoute et je t'en suis profondément reconnaissante. Merci pour tes conseils, aussi bien scientifiques que pour la vie de tous les jours, pour les bons moments passés ensemble et tout simplement pour ta compagnie ces trois dernières années.

Mourad Jaffar-bandjee, je tiens à te remercier pour ton sourire permanent et ta bonne humeur. Merci d'avoir rendu mon quotidien plus marrant avec tes post-its distribués sur mon bureau et tes cartes postales sans timbre... Merci aussi d'être venu avec Diane me rendre visite lors de mon séjour à Copenhague, vous savez bien combien cela a compté pour moi.

Un grand merci à l'ensemble des doctorants ainsi qu'à l'ensemble des stagiaires de l'IRBI avec qui j'ai pu partager de très bons moments ces trois dernières années.

A toutes les italiennes qui sont passées par l'IRBI: Giustina, Marisa, Marta et Rosanna, un grand merci pour votre joie de vivre et votre bel accent italien. Je tiens à faire une petite mention particulière au tiramisu de Rosanna qui m'a remplie de joie lors des goûters au bureau.

A l'ensemble de l'équipe EVIL, merci de m'avoir intégrée dans votre équipe, surtout lors des goûters et des anniversaires!

Merci à l'ensemble des secrétaires de l'IRBI pour avoir toujours été là et m'avoir aidée à résoudre mes différents problèmes administratifs. Un grand merci à Aicha Belloufi et Marjorie Tolmont pour votre gentillesse et disponibilité.

Un immense merci à tous les Irbiens qui ont contribué au maintien d'une bonne humeur et qui ont rendu mon quotidien agréable.

Al equipo hormigas de la Estación Biológica de Doñana, muchísimas gracias por los buenos momentos que he pasado con vosotros. Cada vez que he ido a Sevilla me he sentido como en casa y eso es en parte gracias a vosotros. Gracias en particular a Ana Carvajal por haberme ayudado a preparar el material de campo y por haber pasado horas y horas contando hormigas para mí.

Mil gracias a Paloma Álvarez por tu buen humor, tus mails de ánimo, tus consejos y por tu cuaderno de estadística! Estuve super contenta de tenerte aquí en Tours durante dos meses!

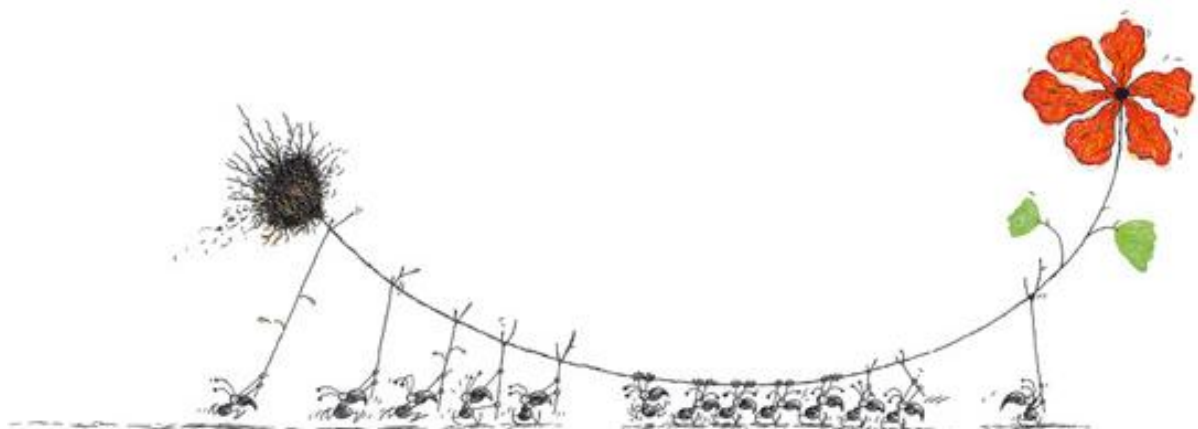
Gracias a todas aquellas personas que me han ayudado a realizar el trabajo de campo en buenas condiciones. Gracias a David Aragonés por haberme confiado el GPS diferencial y por haberme enseñado a utilizarlo. Gracias a Jorge Castro por haberse ocupado de la logística y por esas tapas en Dúrcal.

Un grand merci à Jonathan Shik et à Jacobus Boomsma pour leur accueil lors de mon séjour dans le « Centre for social evolution » à Copenhague. Merci Jon d'avoir rendu possible cette collaboration et d'avoir rendu mon séjour aussi agréable qu'enrichissant.

J'adresse également ma reconnaissance aux différents organismes qui m'ont financée, et sans lesquels ce travail n'aurait pas été possible : le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur, la Région Centre, l'école doctorale Santé, Sciences Biologiques et Chimie du Vivant et l'UIEIS-Section française

Un énorme merci à ma famille pour leur soutien tout au long de cette thèse. Merci pour avoir cru en moi ; pour m'avoir soutenue sans réserve dans chacun de mes choix et pour le réconfort que j'ai pu trouver auprès de vous. A mi padre, gracias por todos los viajes en coche para llevarme de una punta a la otra del país, en especial por aquel en el que tuvimos que llevar 80 nidos de hormigas en tu coche nuevo a pesar de las fugas.

Bastien, tu as vécu chaque étape de cette thèse auprès de moi et je ne pourrai jamais assez te remercier. Du terrain à la rédaction, tu as toujours été présent pour me soutenir et cela malgré la distance. Merci pour avoir cru en moi, pour ton immense patience et ta bonne humeur. Je tiens également à remercier ta famille de m'avoir accompagnée tout au long de cette étape et pour leur soutien.



© Gustavo Roldán (Juan Hormiga)

Résumé

Chez les fourmis, comme chez tous les insectes, la température affecte directement de nombreux traits à toutes les étapes du développement, entraînant des conséquences importantes au niveau écologique. Faire face à des températures extrêmes est crucial pour ces organismes ce qui a conduit à la mise en place de diverses adaptations comportementales, physiologiques et morphologiques. Les espèces distribuées le long de gradients environnementaux sont soumises à des pressions de sélection variables entre les populations. La sélection naturelle peut ainsi favoriser de traits adaptatifs qui procurent un avantage localement. La plasticité phénotypique constitue quant à elle, un mécanisme de réponse extrêmement rapide permettant l'ajustement des traits à des changements brusques de l'environnement. Contrairement à la sélection naturelle, cette plasticité peut être mise en place en une seule génération et peut ainsi s'avérer particulièrement importante dans un contexte de changement climatique.

Les principaux objectifs de cette thèse ont été, premièrement, de déterminer l'impact du choix méthodologique sur les tests de résistance à la température chez les fourmis. D'autre part, nous avons cherché à déterminer chez la fourmi thermophile *Aphaenogaster iberica* des variations phénotypiques le long d'un gradient altitudinal au Sud de l'Espagne allant de 100 à 2000 m. Pour cela, des analyses comportementales, physiologiques, morphologiques et moléculaires ont été réalisées afin de déterminer des différences dans les traits impliqués dans la résistance à la température. Finalement, nous avons cherché à déterminer le degré de plasticité des caractères physiologiques et morphologiques face à une augmentation des températures chez *Aphaenogaster senilis*.

Notre étude a mis en évidence une grande diversité méthodologique employée dans les tests de résistance à la température chez les fourmis. Ces diverses méthodes n'étant pas équivalentes, il n'est pas possible de fixer un seul et unique protocole mais celui-ci va dépendre de l'espèce étudiée et de la question posée. L'étude de la variabilité phénotypique le long d'un gradient altitudinal a mis en évidence une plasticité comportementale importante: les ouvrières situées à moyenne altitude, là où la température du sol peut atteindre les 70°C, sont actives à des températures plus élevées que celles de basse et haute altitude. En conditions de laboratoire, les ouvrières de moyenne altitude survivent plus longtemps à la chaleur que celles de basse et haute altitude mais il ne semble pas y avoir d'adéquation entre les conditions environnementales et les données morphologiques. Le métabolisme est plus élevé chez les fourmis de moyenne et haute altitude. En revanche, ce sont les fourmis de basse altitude les plus sensibles à une augmentation des températures. La structuration génétique des populations a été analysée à l'aide de 8 microsatellites polymorphiques et d'un marqueur mitochondrial. Les résultats montrent une structuration qui peut contribuer à expliquer les différences phénotypiques signalées précédemment. D'autre part, nous avons mis en avant la capacité de réponse par plasticité phénotypique d'une fourmi thermophile face à une variation de la température durant le développement. Nos résultats montrent que par ce mécanisme de plasticité développementale, la résistance à la température chez les adultes peut être ajustée rapidement en fonction des conditions locales et cela indépendamment des adaptations morphologiques.

Abstract

In ants, as in all insects, temperature directly affects many traits at all stages of development, with significant ecological consequences. Dealing with extreme temperatures is crucial for these organisms, which has led to the establishment of behavioural, physiological and morphological adaptations. Species distributed along environmental gradients are subject to different selection pressures across populations. Thus natural selection can promote adaptive traits that provide a local advantage. Phenotypic plasticity, on the other hand, is an extremely rapid response mechanism allowing the adjustment of traits to abrupt changes in the environment. Unlike natural selection, this plasticity can be implemented in a single generation and can therefore be particularly important in a context of climate change.

The main objectives of this thesis were threefold: first, to determine the impact of the methodological choice on temperature resistance tests in ants. Secondly, we sought to determine phenotypic variations in the thermophilic ant *Aphaenogaster iberica* along an altitudinal gradient, from 100 to 2000 meters, in Sierra Nevada (Southern Spain). We combined behavioural, morphological, physiological and molecular analyses to determine between-populations differences in traits involved in temperature and dryness resistance. Finally, we evaluated the degree of plasticity of physiological and morphological features in response to increasing temperatures in *Aphaenogaster senilis*.

Our study highlighted a great diversity of methodology used in temperature resistance tests in ants. Since these different methods are not equivalent, it is not possible to set a single protocol, but this one will depend on the species studied and the question addressed. The study of the phenotypic variability along an altitudinal gradient revealed an important behavioural plasticity: the workers located at mid-elevation, where ground surface temperature can rise up to 70°C, have their higher daily activity at a warmer temperature than workers of low- and high-elevations (and cooler temperatures). In laboratory conditions, workers of mid-elevation populations survive longer when they are exposed to heat but there appears to be no match between environmental conditions and morphological data. Metabolism is higher in mid- and high-elevation ants. However, low-elevation ants are the most sensitive to increasing temperatures. Measures of gene flow between populations are also conducted using 8 polymorphic microsatellite markers and a mitochondrial one. Results suggest limited gene flow between populations may contribute to the above-mentioned phenotypic differences. Finally, we have pointed out that variation in temperature experienced by a thermophilic ant during development and the early adult life can result in significant plasticity in ant development and thermal resistance. By this mechanism of phenotypic plasticity this species has a tremendous capacity to adjust its thermal resistance based on local conditions.

Resumen

En las hormigas, como en todos los insectos, la temperatura afecta directamente muchos rasgos durante todas las etapas del desarrollo, lo cual conlleva importantes consecuencias ecológicas. Poder afrontar temperaturas extremas es crucial para estos organismos, lo que ha llevado a la implementación de diversas adaptaciones comportamentales, fisiológicas y morfológicas. Las especies distribuidas a lo largo de gradientes medioambientales están sujetas a diferentes presiones de selección sobre las poblaciones. La selección natural puede así favorecer rasgos adaptativos que proporcionan ventajas localmente. La plasticidad fenotípica, por su parte, es un mecanismo de respuesta extremadamente rápido que permite el ajuste de diferentes rasgos fenotípicos frente a cambios medioambientales repentinos. A diferencia de la selección natural, la plasticidad puede ejecutarse en tan solo una generación y puede resultar particularmente importante en un contexto de cambio climático.

Los objetivos principales de esta tesis han sido, en primer lugar, determinar el impacto de la elección metodológica en los tests de resistencia a la temperatura en hormigas. En segundo lugar, determinar las variaciones fenotípicas en la hormiga termófila *Aphaenogaster iberica* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Sur de España que abarca de 100 a 2000 m de altitud. Para ello se han realizado análisis comportamentales, fisiológicos, morfológicos y moleculares con el fin de determinar diferencias en los rasgos implicados en la resistencia a la temperatura. Finalmente, nos hemos interesado por el grado de plasticidad en rasgos fisiológicos y morfológicos frente a un aumento de la temperatura en *Aphaenogaster senilis*.

Nuestro estudio ha puesto en manifiesto una gran diversidad metodológica en los tests de resistencia a la temperatura en hormigas. Dado que estos métodos no son equivalentes, no es posible fijar un único protocolo, éste dependerá de la especie estudiada y de la pregunta científica. El estudio de la variabilidad fenotípica a lo largo de un gradiente altitudinal ha revelado una importante plasticidad comportamental: las obreras situadas a media altitud, ahí donde la temperatura del suelo puede alcanzar los 70 ° C, están activas a temperaturas más altas que las de baja y alta altitud. Además, en condiciones de laboratorio, las obreras de media altitud sobreviven más tiempo al calor que las obreras de baja y alta altitud. Sin embargo no parece haber adecuación entre las condiciones medioambientales y los datos morfológicos. En cuanto al metabolismo se refiere, es mayor en las hormigas de media y alta altitud. En cambio, son las hormigas de baja altitud las más sensibles a un aumento de las temperaturas. Se ha analizado la estructura genética de las poblaciones utilizando 8 microsatélites polimórficos y un marcador mitocondrial. Los resultados muestran una estructuración genética que puede contribuir a explicar las diferencias fenotípicas reportadas anteriormente. Finalmente hemos puesto de manifiesto la capacidad de respuesta de una hormiga termófila por plasticidad fenotípica frente a una variación de la temperatura durante el desarrollo. Nuestros resultados muestran que mediante este mecanismo de plasticidad, la resistencia a la temperatura de los adultos puede ajustarse rápidamente a las condiciones locales y esto independientemente de las adaptaciones morfológicas.

Sommaire

Remerciements	5
Résumé	9
Abstract	10
Resumen	11
Liste des figures	16
Liste des tableaux	20
Liste des annexes.....	22
INTRODUCTION.....	25
I. Prélude.....	27
II. Physiologie thermique des ectothermes.....	28
II. 1. Généralités.....	28
II. 2. Le rôle de la température chez les fourmis.....	30
II. 3. Fourmis thermophiles	32
III. Gradients altitudinaux	37
IV. Adaptation locale.....	38
IV. 1. Concepts.....	38
IV. 2. Qu'est-ce que l'adaptation locale ?.....	39
IV. 3. Mécanismes générant l'adaptation locale	40
IV. 4. Mise en évidence	41
V. Plasticité phénotypique.....	43
V.1. Définition	43
V.2. Plasticité adaptative et non adaptative	44
V.3. Plasticité phénotypique vs. adaptation locale.....	45
VI. Objectifs et structure de la thèse	46
CHAPITRE 1 Implications méthodologiques dans les tests de résistance à la température chez les fourmis	49
Resumen	51
1.1. Introduction	52
1. 2. Matériel et méthodes	54

1. 2. 1. Révision bibliographique	54
1. 2. 2. Espèces d'étude.....	55
1. 2. 3. Tests de résistance à la température	55
Chaud.....	55
Froid.....	58
Résistance à long terme	59
1. 2. 4. Mesures morphologiques.....	59
1. 2. 5. Analyse des données	59
1. 3. Résultats.....	61
1. 3. 1. Révision bibliographique	61
1. 3. 2. Tests de résistance à la température	63
Méthode dynamique et statique	63
Résistance à long terme	65
Résistance au chaud et au froid	66
Corrélation entre la ULT50 et la longueur du tibia	67
1. 4. Discussion	67
1. 4. 1. Comparaison entre méthode dynamique et statique	67
1. 4. 2. Comparaison entre dispositifs pour la méthode statique.....	70
1. 4. 3. Long terme et court terme	71
1. 4. 4. Résistance au chaud et au froid	72
1. 4. 5. Autres mesures.....	73
1. 5. Conclusion.....	73

CHAPITRE 2 La plasticité phénotypique : Mécanisme de réponse clé face au stress thermique..... 75

Prólogo.....	77
Avant-propos	78
Article : Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?.....	78

CHAPITRE 3 Variations altitudinales dans la résistance à la température chez une fourmi thermophile..... 87

Resumen	89
Introduction	90

3. A. Etude de terrain : Génétique des populations et étude comportementale	92
3. A. 1. <i>Matériel et méthodes</i>	92
Espèce d'étude	92
Zone d'étude	92
Génétique des populations	94
Rythmes d'activité.....	96
Pièges Barber.....	96
Analyses des données	97
3. A. 2. <i>Résultats</i>	100
Génétique des populations	100
Température et altitude.....	104
Rythmes d'activité.....	108
Pitfall Traps.....	114
3. A. 3. <i>Discussion</i>	120
Génétique des populations	120
Etude de terrain	122
Conclusion	126
3. B – Etude en laboratoire : Variations physiologiques et morphologiques.....	128
3. B. 1. <i>Matériel et méthodes</i>	128
Echantillonnage	128
Résistance à la température	128
Mesures morphologiques	129
Etude métabolique.....	130
Analyse des données.....	131
3. B. 2. <i>Résultats</i>	133
Colonies	133
Morphologie	134
Résistance à la température	136
Métabolisme	140
3. B. 3. <i>Discussion</i>	141
Conclusion.....	147

DISCUSSION GENERALE	149
I. Etendue des données de tolérance thermique	151
II. Adaptations aux températures extrêmes et plasticité phénotypique	152
III. Changement climatique.....	154
<i>III.1. Les faits</i>	<i>155</i>
<i>III.2. Réponses des espèces face au changement climatique</i>	<i>155</i>
<i>III.3. Impact sur les espèces thermophiles</i>	<i>157</i>
 BIBLIOGRAPHIE.....	159
 ANNEXES	183

Liste des figures

- Figure 1.** Courbe hypothétique de performance en fonction de la température corporelle pour un organisme ectotherme. La performance est bornée par la température critique minimale (*lower critical temperature*) et par la température critique maximale (*upper critical temperature*). Ces deux extrêmes délimitent une zone de tolérance thermique (*tolerance range*) à l'intérieur de laquelle se trouve la température optimale recherchée par l'animal (*optimal temperature*) et à laquelle ses performances sont maximales. Figure de Huey & Stevenson, (1979)..... 29
- Figure 2.** Représentation schématique de trois courbes de performance en fonction de la température. La courbe en noir correspond à celle d'une espèce généraliste thermiquement. La température critique minimale (CT_{min}), la température optimale (T_{opt}), la température critique maximale (CT_{max}) ainsi que la zone de tolérance thermique (*Performance breadth*) apparaissent indiquées. Les courbes en gris représentent les courbes de performance pour des espèces spécialistes à basse température (*Low-temperature specialist*) et haute température (*High-temperature specialist*). Figure de Tattersall *et al.*, (2012). 32
- Figure 3.** Deux exemples de variation journalière dans l'activité de la fourmi *Cataglyphis floricola* (lignes noires) mesurées à l'entrée du nid au mois de Mai (**a**) et au mois de Juillet (**b**). Les carrés rouges et les cercles jaunes indiquent la température moyenne du sol et l'angle d'élévation solaire respectivement. Figure de Amor *et al.*, (2011)..... 33
- Figure 4.** Les fourmis thermophiles montrent plusieurs adaptations aux températures extrêmes. (**a**) L'apparence argentée de *C. bombycina* résulte de la présence de poils triangulaires sur leur corps qui vont refléter la chaleur. (**b**) L'espèce *C. fortis* présente un pétiole modifié qui va lui permettre de soulever le gastre, ce qui augmente la maniabilité et la vitesse de déplacement. (**c**) Chez *C. velox* les plus longues pattes des majeurs vont leur permettre d'isoler le corps de la surface chaude du sol. (**d**) Chez certaines espèces, ici *C. bombycina*, les fourrageuses grimpent sur des brindilles afin d'atténuer le stress thermique causé par les températures élevées du sol. Crédits photos : (a) BBC, (b) Jiri Bohdal, (c) Myrmecofourmis.com, (d) Shi & Yu, Columbia Engineering..... 35
- Figure 5.** Norme de réaction hypothétique représentant la valeur phénotypique en fonction d'une variable environnementale pour trois génotypes différents (G1, G2, G3)..... 44
- Figure 6.** Espèces de fourmis sur lesquelles ont porté les travaux réalisés dans cette thèse : **a**) *Aphaenogaster senilis* (Chapitre 2) et **b**) *Aphaenogaster iberica* (Chapitre 3). Espèces thermophiles et méditerranéennes. Très proches d'un point de vue écologique, ces deux espèces se différencient morphologiquement par une pilosité plus abondante chez *A. senilis*, des épines propodéales plus courtes sur cette dernière et par une massue antennaire de quatre articles contre cinq chez *A. iberica*. Crédits photos : Arnaud Lorre (a) et Jacint Cerdá (b). 46

Figure 7 Corrélations entre les valeurs de température létale supérieure (ULT50) obtenus avec les différents dispositifs de mesure selon la méthode statique (plaque chauffante, bain marie) et dynamique (four à $0,5^{\circ}\text{C min}^{-1}$ et à $1^{\circ}\text{C min}^{-1}$) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été réalisées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du <i>False Discovery Rate</i> . Seules les corrélations significatives sont affichées ($P < 0,05$).	62
Figure 8. Corrélation entre a) le temps de survie à long terme à 36°C (jours) et la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; b) le temps de survie à long terme à 4°C (jours) et le temps de <i>Chill coma recovery time</i> (min) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été réalisées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du <i>False Discovery Rate</i> . Seules les corrélations significatives sont affichées ($P < 0,05$).	64
Figure 9 Corrélation entre a) le temps de <i>Chill coma recovery time</i> (min) et la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; b) le temps de survie à long terme à 4°C (jours) et le temps de survie à long terme à 36°C (jours) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été testées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du <i>False Discovery Rate</i> . Aucune des corrélations testées est significative ($P < 0,05$).	65
Figure 10. Corrélation entre la longueur du tibia (mm) et a) la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; b) la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec le bain marie pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été testées par la méthode de Spearman. Seules les corrélations significatives sont affichées ($P < 0,05$).	66
Figure 11. Photos illustrant le type de milieu pour chacune des zones d'étude le long du gradient altitudinal.	93
Figure 12. Profil topographique du gradient altitudinal indiquant les huit zones d'étude (flèches vertes). Température (en rouge) et précipitations (en bleu) moyennes annuelles extraites de la base de données WorldClim.	94
Figure 13. Structuration génétique des populations. La longueur des traits correspond à la distance FST de Nei. Plus les traits sont longs et plus la différenciation génétique est importante. Les cercles entourent les zones qui ne sont pas significativement différentes entre elles (Test de Monte-Carlo: $P > 0,05$).	102
Figure 14. Analyse discriminante en composantes principales évaluant la divergence génétiques entre nos huit zones d'étude. L'analyse a été réalisée à partir des groupes prédéfinis par les populations d'origine.....	103

- Figure 15.** Réseau représentant les relations entre les haplotypes mitochondriaux identifiés au niveau des huit zones altitudinales. Chaque couleur correspond à une zone et chaque chiffre romain correspond à un haplotype. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus qui partagent un même haplotype et la longueur des traits correspond à la distance entre haplotypes. 104
- Figure 16.** Température moyenne (noir), maximale (rouge) et minimale (bleu) (\pm SE) en fonction de l'altitude. Ces données correspondent aux températures mesurées entre le mois d'octobre 2015 et juillet 2016 avec des data loggers enterrés à 20 cm de profondeur. Les valeurs de température moyenne, maximale et minimale ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 5. 105
- Figure 17.** Température moyenne (noir), maximale (rouge) et minimale (bleu) (\pm SE) à la surface du sol en fonction de l'altitude. Mesures prises entre le mois de mai et septembre 2015. Les valeurs de température maximale et moyenne ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux, la température minimale a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 5. 107
- Figure 18.** Activité relative moyenne (noir) (l'activité relative pour une colonie étant le nombre d'entrées et de sorties par heure sur le total journalier d'entrées et de sorties) et température moyenne (rouge) journalière (\pm SE) pour chaque zone altitudinale lors de l'été 2015. 109
- Figure 19. a)** Activité relative maximale moyenne (\pm SE) (AR max), **b)** température (rouge) et heure (vert) moyennes d'activité relative maximale (\pm SE) en fonction de l'altitude lors de l'été 2015. Les valeurs d'activité relative maximale et de température ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux; l'heure a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 6). 110
- Figure 20.** Nombre moyen d'entrées avec proie (trait noir) et température moyenne (trait rouge) journalière (\pm SE) pour chaque zone altitudinale lors de l'été 2015. 111
- Figure 21. a)** Efficacité maximale moyenne (\pm SE), **b)** température (rouge) et heure moyennes (vert) d'efficacité maximale (\pm SE) en fonction de l'altitude lors de l'été 2015. Les valeurs d'efficacité maximale et de température ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux; l'heure a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 6. 112
- Figure 22.** Occurrence moyenne d'*A. iberica* (\pm SE) pour les trois périodes d'échantillonnage durant l'été 2015 (entre 8-12h, 12-16h et 16-20h) au niveau des différentes zones altitudinales (***) quand $P < 0,0001$). 115
- Figure 23.** Longueur moyenne du tibia (\pm SE) en fonction **a)** du mois et **b)** de l'altitude pour les *A. iberica* tombées dans les pièges en 2015. Les valeurs de la fig. **a)** ont été ajustés par

une régression polynomiale d'ordre deux; les valeurs de la fig. **b)** ont été ajustés par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 8..... 117

Figure 24. Richesse spécifique en fourmis pour chacune des zones altitudinales calculée à partir du contenu des pièges posés en 2015. 117

Figure 25. Abondance (bleu) et masse sèche (gris) moyenne (\pm SE) des arthropodes tombés dans les pièges posés lors de l'été 2015, en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux. Résultats statistiques fournis en Tableau 10. 119

Figure 26. Nombre moyen d'ouvrières par colonie (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre 2. Résultats statistiques fournis en Tableau 11. 133

Figure 27. Corrélations réalisées par la méthode de Pearson entre les différentes mesures morphologiques prises sur les fourmis mises de côté lors du comptage des nids..... 135

Figure 28. Longueur moyenne du tibia (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les données correspondent **a)** aux fourmis mises de côté en 2015 lors du comptage des nids et **b)** aux fourmis issues des tests de résistance à la température échantillonnées en Octobre 2015 (rouge) et Octobre 2016 (bleu). Les valeurs ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 12. 136

Figure 29. Régression du temps de survie à 55°C en fonction de l'altitude basée sur l'analyse des résidus. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre 2. Résultats statistiques fournis en Tableau 13. 137

Figure 30. **a)** Temps de survie à 55°C et **b)** longueur du tibia des fourmis provenant des différentes zones altitudinales, juste après échantillonnage (Octobre 2015) et après avoir passé un an en conditions de laboratoire (Octobre 2015 + 1 an)..... 138

Figure 31. *Chill coma recovery time* moyen (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 13..... 139

Figure 32. Taux métabolique masse-spécifique en fonction de la température pour les fourmis de trois zones altitudinales (zone 100, 1300 et 2000). Les valeurs ont été ajustées par des régressions polynomiales d'ordre deux. Résultats statistiques fournis en Tableau 12. 141

Liste des tableaux

- Tableau 1.** Révision bibliographique des différentes méthodes, dispositifs, mesures et définitions utilisées lors des tests de résistance à la température chez les fourmis. Les auteurs réalisant plusieurs mesures dans leur article sont répertoriés plusieurs..... 56
- Tableau 2.** Liste d'espèces de fourmis utilisées dans les divers tests de résistance à la température avec leur habitat correspondant. 60
- Tableau 3.** Nombre de colonies échantillonnées (N), nombre d'allèles, hétérozygotie attendue (H_s) et haplotypes mitochondriaux pour chaque zone altitudinale. 101
- Tableau 4.** Différenciation génétique par paires entre chaque zone altitudinale estimée par la distance F_{ST} de Nei (sous la diagonale) et valeurs de P associées corrigées par la méthode du *False Discovery Rate* (significatif si $P < 0,05$)..... 101
- Tableau 5.** Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre la température et l'altitude (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$). 106
- Tableau 6.** Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre les données d'activité relative maximale (AR max) ou d'efficacité maximale et l'altitude (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$)..... 113
- Tableau 7.** Résultats des modèles linéaires mixtes généralisés décrivant la relation entre les données d'occurrence d'*A. iberica*, l'altitude et la période de la journée (distribution binomiale) (significatif si $P < 0,05$). 116
- Tableau 8.** Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre la longueur du tibia d'*A. iberica*, le mois, l'altitude et la période de la journée (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$)..... 116
- Tableau 9.** Occurrence relative (%) des espèces de fourmis à trois périodes de la journée (8-12h, 12-16h et 16-20h) et au niveau de chacune des zones altitudinales. Le pourcentage de pièges vides est indiqué et il n'a pas été pris en compte pour le calcul des occurrences relatives. En rouge sont signalées les espèces les plus présentes (Occurrence > 10%). 118
- Tableau 10.** Résultats des modèles linéaires mixtes généralisés décrivant la relation entre l'abondance en arthropodes, leur masse sèche et l'altitude (distribution Poisson pour l'abondance et Gaussienne pour la masse sèche) (significatif si $P < 0,05$). 120

Tableau 11. Résultats du modèle linéaire mixte généralisé décrivant la relation entre l'altitude et le nombre d'ouvrières par colonie (distribution Poisson) (significatif si $P < 0,05$).	134
Tableau 12. Résultats des modèles linéaires mixtes réalisés décrivant la relation entre l'altitude et la longueur du tibia d' <i>A. iberica</i> (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).	134
Tableau 13. Résultats des modèles linéaires mixtes réalisés décrivant la relation entre l'altitude et la résistance à la température chez <i>A. iberica</i> (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).	139
Tableau 14. Résultats de l'ANCOVA basé sur une régression polynomiale d'ordre deux entre le taux métabolique poids spécifique, la zone altitudinale et la température (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).	140

Liste des annexes

Annexe 1. Supplementary material for the paper: *Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?* (Chapitre 2) 185

Annexe 2 Tableau 2. Tableau récapitulatif de l'ensemble des modèles linéaires mixtes réalisés lors de l'analyse des données du terrain (Chapitre 3. B). 188

Annexe 3 Tableau 3. Tableau récapitulatif de l'ensemble des modèles linéaires mixtes réalisés lors de l'analyse des données du Chapitre 3. B. 189

INTRODUCTION

I. Prélude

Les conditions environnementales déterminent l'enveloppe environnementale des animaux. Cette enveloppe environnementale représente l'ensemble des conditions dans lesquelles une espèce peut vivre (Walker & Cocks, 1991). Parmi les divers facteurs qui constituent cette enveloppe, la température ambiante joue un rôle particulièrement important sur l'ensemble du monde vivant puisqu'elle affecte des fonctions importantes comme la reproduction, le métabolisme, le développement ou la croissance (voir par exemple Davidson, 1944; Geiser, 1988; Sparks, 1999; Reich & Oleksyn, 2004; Lamont & Fujisaki, 2014). Lorsque les températures changent, les organismes (aussi bien végétaux qu'animaux) vont, soit ajuster leur comportement et/ou leur physiologie, soit migrer vers des zones plus favorables afin de ne pas périr. Les animaux, en raison de leur grande mobilité, vont pouvoir chercher un refuge contre la chaleur, dans leurs terriers par exemple. De même, certains poissons se livrent à une migration verticale vers des profondeurs plus importantes afin d'éviter les températures plus chaudes de la surface. Ils vont alors entrer dans un état d'estivation lors duquel leur taux métabolique est réduit au minimum. Lorsque les températures sont extrêmement froides pendant l'hiver, les organismes ont également développé une série de mécanismes afin d'assurer leur survie. Ainsi, par exemple, tandis que certains animaux réduisent leur dépense énergétique par un abaissement contrôlé et réversible de la température corporelle et du métabolisme, d'autres développent une couche de poils plus dense ou une couche isolante de graisse sur leur corps.

Parmi les organismes les plus sensibles à la température ambiante se trouvent les ectothermes. En effet, les performances physiologiques de ces espèces vont directement dépendre de la température ambiante. Nous allons à présent développer la physiologie thermique de ces organismes.

II. Physiologie thermique des ectothermes

II. 1. Généralités

La température corporelle affecte profondément l'écologie des ectothermes en influençant aussi bien leur physiologie que leur comportement (Huey & Stevenson, 1979; Huey & Kingsolver, 1989). De ce fait, la température ambiante va agir sur la locomotion (Huey & Bennett, 1990; Weinstein, 1998; Ojanguren & Branta, 2000; Hurlbert *et al.*, 2008), l'immunité (Mondal & Rai, 2001), la perception sensorielle (Werner, 1976), le fourragement (Ayers & Shine, 1997; Cerdá *et al.*, 1998), l'accouplement (Navas & Bevier, 2001) ainsi que le taux de croissance (Dutton *et al.*, 1975; Kingsolver & Woods, 1997) de ces organismes. Huey & Stevenson (1979) ont décrit une courbe de performance thermique (Fig. 1) selon laquelle la performance physiologique des ectothermes pour un trait donné est bornée par une température critique minimale et une température critique maximale. Ces deux températures délimitent une zone de tolérance thermique. Ainsi, la performance augmente avec la température corporelle jusqu'à une valeur maximale appelée « température corporelle optimale ». Elle décroît ensuite rapidement lorsque l'organisme approche la température maximale que l'individu peut supporter (température critique maximale).

Les courbes de performance thermique et leurs variations temporelles et spatiales constituent un puissant outil permettant de comprendre comment les variations physiologiques des organismes peuvent affecter la distribution des espèces face au changement climatique par exemple (Crozier & Dwyer, 2006; Austin, 2007; Buckley, 2008; Kearney & Porter, 2009). Ces variations, mises en place afin d'assurer la survie et la reproduction, sont au cœur de la physiologie évolutive (Mangum & Hochachka, 1998; Feder *et al.*, 2000; Sørensen *et al.*, 2003; Chown *et al.*, 2004). Désormais, une attention renouvelée a été accordée aux études portant sur les limites thermiques des espèces, ainsi qu'à l'application de ces mesures physiologiques à des problèmes écologiques (Heinrich, 1996; Angilletta *et al.*, 2002, 2006; Chown & Nicolson, 2004; Loeschcke & Hoffmann, 2007; Chown *et al.*, 2009; Kellermann *et al.*, 2009).

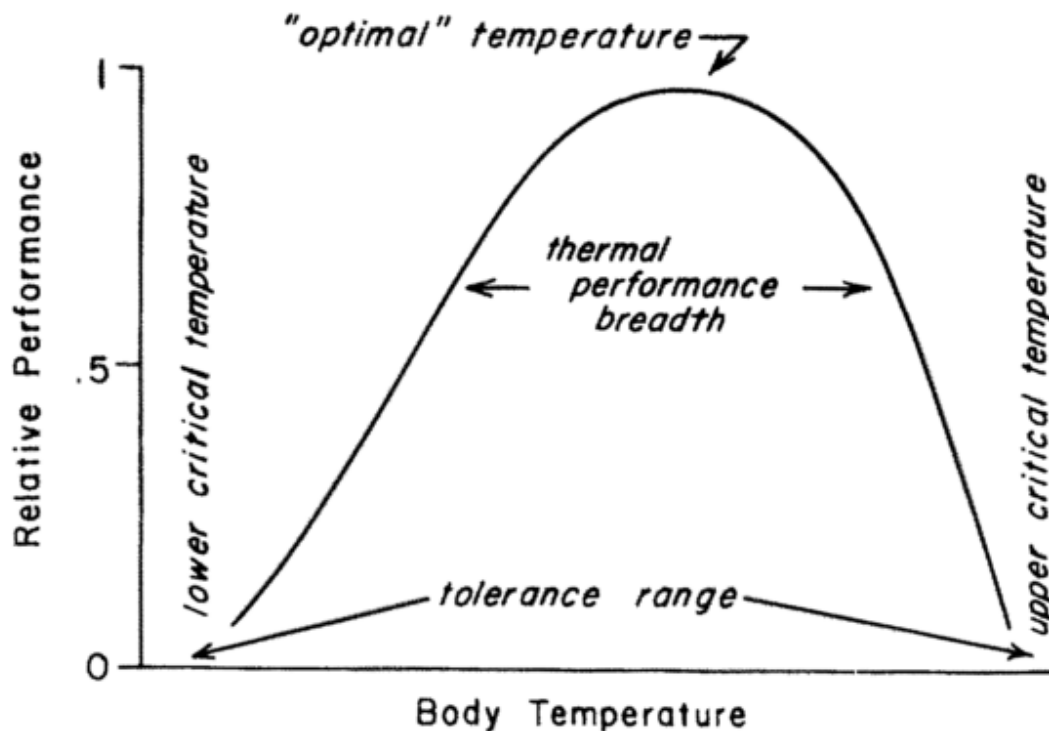


Figure 1. Courbe hypothétique de performance en fonction de la température corporelle pour un organisme ectotherme. La performance est bornée par la température critique minimale (*lower critical temperature*) et par la température critique maximale (*upper critical temperature*). Ces deux extrêmes délimitent une zone de tolérance thermique (*tolerance range*) à l'intérieur de laquelle se trouve la température optimale recherchée par l'animal (*optimal temperature*) et à laquelle ses performances sont maximales. Figure de Huey & Stevenson, (1979).

Curva hipotética de rendimiento en función de la temperatura corporal de un organismo ectotermo. El rendimiento está limitado por la temperatura crítica mínima (*lower critical temperature*) y la temperatura crítica máxima (*upper critical temperature*). Estos dos extremos delimitan una zona de tolerancia térmica (*tolerance range*) dentro de la cual se encuentra la temperatura óptima (*optimal temperature*) buscada por el animal y a la cual su rendimiento es máximo. Figura de Huey & Stevenson, (1979).

Etant donné l'extrême importance de la température sur les performances des ectothermes, il n'est pas surprenant que ces organismes cherchent à faire face à l'hétérogénéité thermique environnementale par divers moyens. Ils possèdent ainsi un large éventail de mécanismes leur permettant, dans des conditions de température extrême, de maintenir une activité (par exemple, en régulant la production de protéines de choc thermique ou « *Heat shock proteins* » (Feder & Hofmann, 1999; Sørensen *et al.*, 2003)). En effet, même des petites variations de température d'un degré peuvent conduire à des changements de près de 10% de certaines fonctions biologiques (Cossins & Bowler, 1987). Ainsi, un grand changement de température peut conduire à un dysfonctionnement métabolique et par conséquent à la mort.

Parmi les organismes ectothermes, les insectes constituent l'un des groupes d'animaux les plus diversifiés et les plus importants (Wilson, 1987). Ils ont été qualifiés de «guerriers thermiques» étant donné que leur mode de vie et leur *fitness* va directement dépendre de leurs capacités à maintenir une température optimale (Heinrich, 1996). En outre, de par leur importance écologique, cette capacité à répondre aux variations de température aura à son tour des conséquences sur l'ensemble de l'écosystème (Springett, 1978; Andresen, 2002; Weisser & Siemann, 2008). Les fourmis constituent un excellent modèle dans l'étude de la physiologie thermique car il existe toute une variété de mécanismes thermorégulateurs aussi bien au niveau individuel (Cerdá & Retana, 2000; Hurlbert *et al.*, 2008; Clémencet *et al.*, 2010; Shi *et al.*, 2015) que colonial (Kadochová *et al.*, 2014) et qu'elles utilisent afin de maintenir des températures optimales dans des conditions trop chaudes ou trop froides.

II. 2. Le rôle de la température chez les fourmis

Les fourmis sont abondantes et omniprésentes sur presque tous les continents (Hölldobler & Wilson, 1990). De par leur dépendance aux conditions de température il n'est pas surprenant qu'il existe, au niveau macroécologique, une corrélation entre les tolérances thermiques et l'habitat occupé par les espèces. Ainsi, ce sont les espèces des déserts qui présentent les tolérances thermiques supérieures les plus importantes tandis que ce sont les espèces des forêts tempérées (mais pas toutes) qui ont la tolérance thermique inférieure la plus basse (Curtis, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990; Christian & Morton, 1992; Maysov & Kipyatkov, 2009).

La température affecte fortement de nombreux traits chez les fourmis aussi bien au niveau du comportement que de l'ontogenèse et de l'écologie. Au niveau comportemental, par exemple, la température va jouer un rôle important au niveau du fourragement déterminant les saisons et les heures d'activité (Vogt *et al.*, 2003; Drees *et al.*, 2007; Amor *et al.*, 2011; Jayatilaka *et al.*, 2011; Bernstein, 1979). Elle va aussi influencer le choix des proies (Traniello *et al.*, 1984; Tizón *et al.*, 2014) ainsi que la stratégie de fourragement. En effet, dans les habitats chauds, le fourragement solitaire va être privilégié étant donné que les températures élevées limitent l'efficacité des phéromones de piste (Ruano *et al.*, 2000; van Oudenhove *et al.*, 2011, 2012). La température a également un effet direct sur la vitesse de

développement, sur la survie et sur la détermination des castes (Brian, 1973; Abril *et al.*, 2010; Sánchez Oms *et al.*, 2017). En outre, la tolérance thermique des espèces peut avoir des conséquences majeures sur la structure des communautés (Andersen, 1995; Bestelmeyer, 2000; Retana & Cerdá, 2000; Wittman *et al.*, 2010). Par exemple, dans les régions méditerranéennes, les espèces dominantes sont souvent moins tolérantes à la chaleur que les espèces subordonnées (Cerdá *et al.*, 1998). Ceci suggère l'existence d'un compromis ou *trade-off* entre dominance et tolérance thermique (Fellers, 1989; Cerdá & Retana, 1998). Ces différences de thermotolérance vont permettre la coexistence locale via partitionnement temporel de la niche écologique : les espèces dominantes sont actives à l'aube et au crépuscule lorsque les températures sont les plus fraîches, alors que les espèces subordonnées sont actives vers midi. D'autre part, l'effet de la température sur ces traits aura à son tour un impact indirect sur l'ensemble de l'écosystème. En effet, les nombreux processus écologiques dans lesquels les fourmis interviennent tels que la prédation, la dispersion de graines, la pollinisation, le recyclage des nutriments ou encore en tant que source de nourriture pour d'autres vertébrés et invertébrés (Hölldobler & Wilson, 1990; Bestelmeyer & Wiens, 2003) pourront également être affectés.

La tolérance thermique d'une ouvrière isolée est très différente de celle d'une colonie entière. Les fourrageuses vont être plus affectées par la température ambiante alors que la colonie peut contrôler le microenvironnement en se déplaçant dans des zones plus profondes du nid (Kadochová *et al.*, 2014) ou par rétention de la chaleur métabolique (Kneitz, 1964). Par conséquent, chez les espèces de fourmis habitant des milieux extrêmes comme les régions arides ou désertiques, les fourrageuses, afin de faire face à des températures très élevées, vont présenter une série d'adaptations aussi bien comportementales que physiologiques et morphologiques. Ces adaptations sont d'autant plus importantes que les performances individuelles auront des conséquences sur la performance coloniale.

II. 3. Fourmis thermophiles

Les espèces de fourmis thermophiles vont avoir une température optimale très élevée et vont être souvent exposées à des températures proches de leur température critique maximale (Fig. 2) (Cerdá *et al.*, 1998). Dans ces conditions, le fourragement repose sur une série d'adaptations comportementales, physiologiques et morphologiques qui vont être exprimées aussi bien au niveau individuel que colonial (Boulay *et al.*, 2017). L'ensemble de ces caractéristiques forment ce qui a été nommé comme le «*syndrome thermophile*» (Wehner & Wehner, 2011).

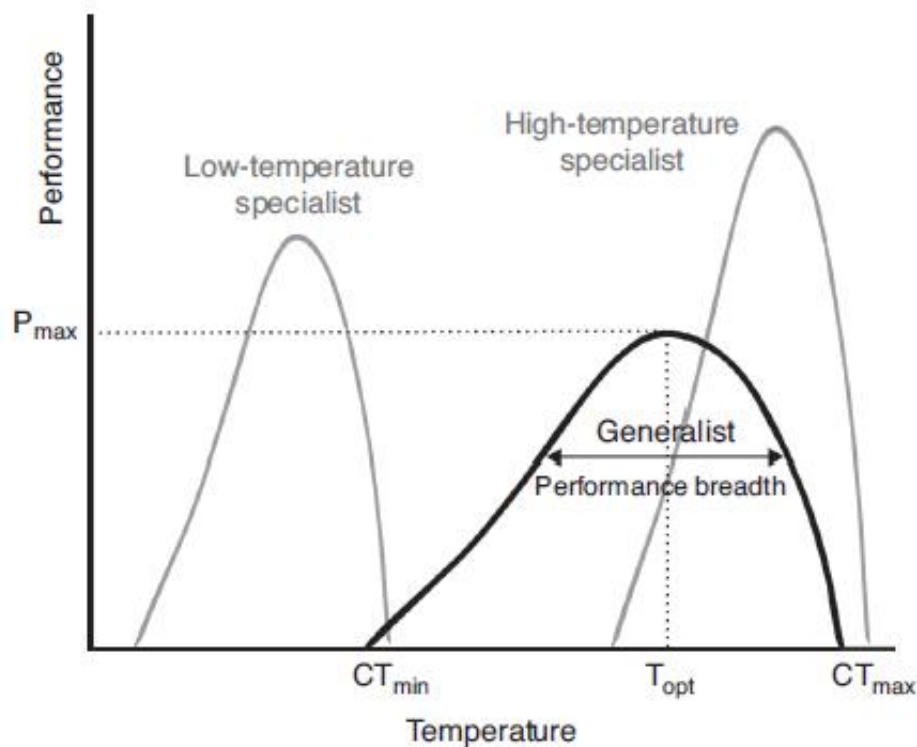


Figure 2. Représentation schématique de trois courbes de performance en fonction de la température. La courbe en noir correspond à celle d'une espèce généraliste thermiquement. La température critique minimale (CT_{min}), la température optimale (T_{opt}), la température critique maximale (CT_{max}) ainsi que la zone de tolérance thermique (*Performance breadth*) apparaissent indiquées. Les courbes en gris représentent les courbes de performance pour des espèces spécialistes à basse température (*Low-temperature specialist*) et haute température (*High-temperature specialist*). Figure de Tattersall *et al.*, (2012).

Representación esquemática de tres curvas de rendimiento en función de la temperatura. La curva en negro corresponde a la curva de una especie térmicamente generalista. Aparece indicada la temperatura crítica mínima (CT_{min}), la temperatura óptima (T_{opt}), la temperatura crítica máxima (CT_{max}) así como la zona de tolerancia térmica (*Performance breadth*). Las curvas en gris representan las curvas de rendimiento para especies especialistas de bajas temperaturas y especies especialistas de altas temperaturas. Figura de Tattersall *et al.*, (2012).

Les traits comportementaux sont probablement les plus facilement inductibles et les plus plastiques. Dans les régions chaudes d'Espagne et d'Afrique du Nord, les colonies de *Cataglyphis* modulent leur activité de fourragement en fonction des oscillations de température. Ainsi, elles passent d'un rythme d'activité unimodal pendant le printemps lorsque les températures sont moins chaudes (Fig. 3a) à un rythme bimodal, l'été, lorsque les températures deviennent extrêmes (Fig.3b) (Greenaway, 1981; Crist & MacMahon, 1991; Pol & de Casenave, 2004; Amor *et al.*, 2011; Caut *et al.*, 2013). D'autres espèces, telle que *Pogonomyrmex rugosus*, vont éviter les fortes températures de la journée en passant d'une activité diurne à une activité nocturne (Brown *et al.*, 1979; Mehlhop & Scott, 1983). Une autre stratégie adoptée par les fourrageuses est l'utilisation de refuges thermiques. Certaines espèces vont, par exemple, grimper sur des brindilles afin d'atténuer le stress thermique causé par les températures élevées du sol (Fig. 4d).

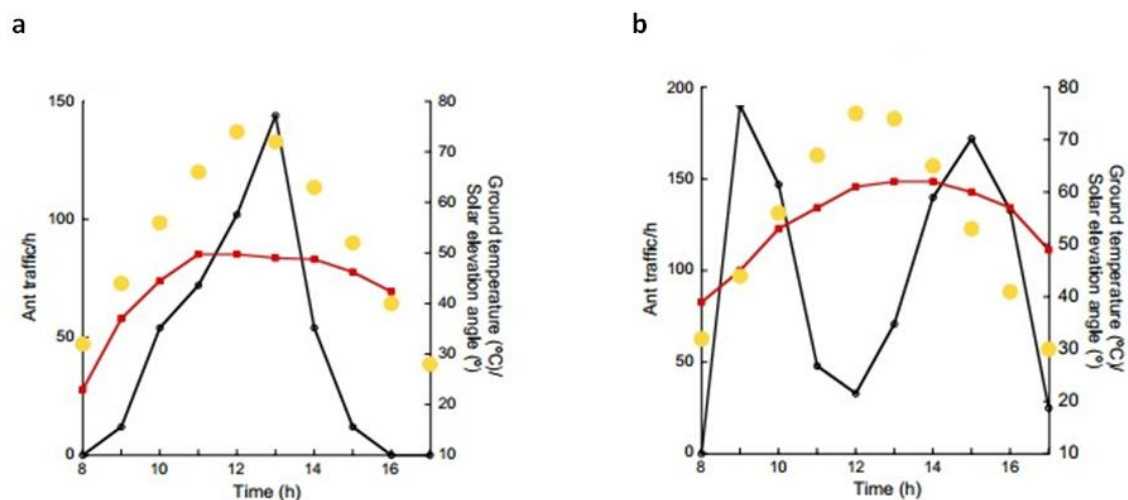


Figure 3. Deux exemples de variation journalière dans l'activité de la fourmi *Cataglyphis floricola* (lignes noires) mesurées à l'entrée du nid au mois de Mai (a) et au mois de Juillet (b). Les carrés rouges et les cercles jaunes indiquent la température moyenne du sol et l'angle d'élévation solaire respectivement. Figure de Amor *et al.*, (2011).

Dos ejemplos de variación diaria en la actividad de la hormiga *Cataglyphis floricola* (líneas negras) medidas a la entrada del nido durante el mes de Mayo (a) y el mes de Julio (b). Los cuadrados rojos y los círculos amarillos indican la temperatura media del suelo y el ángulo de elevación solar respectivamente. Figura de Amor *et al.*, (2011).

La morphologie des individus est un autre type d'adaptation importante à la chaleur. Plus les individus sont grands, plus le ratio surface-volume diminue ce qui réduit la dessiccation (Lighton & Feener, 1989; Hood & Tschinkel, 1990; Kaspari, 1993) et augmente l'inertie thermique (Kaspari *et al.*, 2015). De plus, de longues pattes vont permettre de placer le corps dans les couches thermiques supérieures tenant ainsi les organes vitaux loin de la surface chaude du sol (Cerdá & Retana, 1997a). Ainsi, chez *Cataglyphis velox* les plus longues pattes des grandes ouvrières vont maintenir leur corps à une hauteur de 1,6 à 2,0 mm au-dessus du sol, où les températures sont en moyenne 14 °C plus basses qu'au niveau de la surface du sol (50 °C au niveau du sol) (Cerdá & Retana, 2000). Les longues pattes vont également avantager les fourrageuses en leur permettant une plus grande vitesse de déplacement ce qui va en plus augmenter le refroidissement par convection (Hurlbert *et al.*, 2008; Sommer & Wehner, 2012; Boulay *et al.*, 2017). D'autres espèces, comme *Cataglyphis fortis*, vont présenter un pétiote modifié qui leur permet de surélever leur gastre au-dessus du thorax (Fig. 4b) Cette position adoptée lorsqu'elles se déplacent permet non seulement de protéger les organes des températures élevées du sol (Cerdá, 2001), mais aussi de réduire le moment d'inertie et d'augmenter la maniabilité (Wehner, 1983; McMeeking *et al.*, 2012). Ces caractéristiques vont ainsi leur permettre d'avoir une meilleure efficacité de fourrageage (Anderson & McShea, 2001). De ce fait, les colonies peuvent répondre aux températures extrêmes en produisant un polymorphisme important entre individus. En effet, bien qu'elles soient plus coûteuses à produire, le fait que les ouvrières de grande taille soient plus résistantes à la température que les petites ouvrières, va leur permettre de prolonger l'activité de fourrageage aux heures les plus chaudes et effectuer des voyages plus longs (Cerdá & Retana, 2000; Clémencet *et al.*, 2010) augmentant ainsi les performances coloniales. (Fig. 4c). Un autre type d'adaptation morphologique est la présence de poils triangulaires recouvrant les côtés dorsaux et latéraux du corps et qui donnent l'apparence argentée distinctive de *C. bombycina* (Fig. 4a). Ces poils contribuent à la thermorégulation en reflétant le rayonnement solaire et en augmentant l'émissivité et l'évacuation de la chaleur (Shi *et al.*, 2015; Willot *et al.*, 2016).

La thermorégulation morphologique est complétée par des processus cellulaires tels que la synthèse de « *Heat shock proteins* » qui empêchent la dénaturation des protéines et maintiennent l'activité enzymatique même à des températures très élevées. Chez *C. bicolor*

et *C. bombycina*, les *Heat shock proteins* sont synthétisées à des températures comprises entre 25°C et 45°C. Cette production de base à des températures qui ne sont pas toujours particulièrement élevées peut constituer une préadaptation contre un choc thermique soudain, par exemple, lorsque les ouvrières en sortant fourrager passent d'un environnement relativement frais (l'intérieur du nid) à un environnement extérieur pouvant dépasser les 55°C (Gehring & Wehner, 1995).

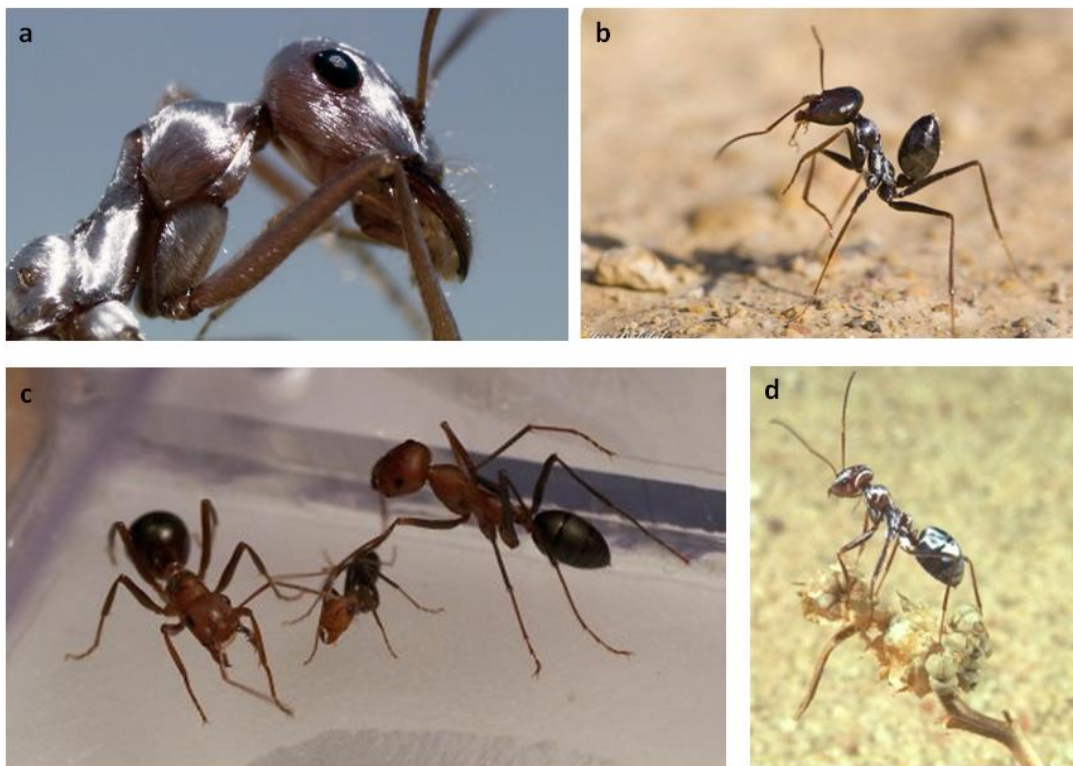


Figure 4. Les fourmis thermophiles montrent plusieurs adaptations aux températures extrêmes. **(a)** L'apparence argentée de *C. bombycina* résulte de la présence de poils triangulaires sur leur corps qui vont refléter la chaleur. **(b)** L'espèce *C. fortis* présente un pétirole modifié qui va lui permettre de soulever le gastre, ce qui augmente la maniabilité et la vitesse de déplacement. **(c)** Chez *C. velox* les plus longues pattes des majeurs vont leur permettre d'isoler le corps de la surface chaude du sol. **(d)** Chez certaines espèces, ici *C. bombycina*, les fourrageuses grimpent sur des brindilles afin d'atténuer le stress thermique causé par les températures élevées du sol. Crédits photos : (a) BBC, (b) Jiri Bohdal, (c) Myrmecofourmis.com, (d) Shi & Yu, Columbia Engineering.

Las hormigas termófilas muestran varias adaptaciones a las temperaturas extremas. **(a)** La apariencia plateada de *C. bombycina* se debe a la presencia de pelos de sección triangular sobre el cuerpo que permiten reflejar el calor. **(b)** La especie *C. fortis* presenta un peciolo modificado que le permite levantar el gáster, lo cual aumenta la maniobrabilidad y la velocidad de movimiento. **(c)** En *C. velox* las patas más largas de las obreras *major* les permiten aislar el cuerpo de la superficie caliente del suelo. **(d)** En algunas especies, aquí *C. bombycina*, las forrajeras se suben a las ramas para aliviar el estrés térmico causado por las altas temperaturas del suelo. Créditos fotográficos: (a) BBC, (b) Jiri Bohdal, (c) Myrmecofourmis.com, (d) Shi & Yu, Columbia Engineering.

Les hydrocarbures cuticulaires vont jouer une double fonction chez les fourmis. En plus d'avoir un rôle dans la communication au niveau de la reconnaissance coloniale (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987; Lahav *et al.*, 1999; Wagner *et al.*, 2000; Akino *et al.*, 2004) ou en tant que signaux de fertilité (Liebig *et al.*, 2000; De Biseau *et al.*, 2004; Lommelen *et al.*, 2006), ils vont aussi avoir un rôle dans la résistance à la dessiccation (Gibbs & Pomonis, 1995). La composition des hydrocarbures cuticulaires est un mélange d'alcanes à chaîne linéaire et de groupes ramifiés, généralement monométhyliques et diméthyl-alcanes. Par rapport aux alcanes ramifiés, les alcanes linéaires fournissent une imperméabilité beaucoup plus efficace à l'eau (Gibbs, 1995). En revanche, les ramifications offrent une plus grande diversité moléculaire ce qui facilite leur utilisation dans la communication (Akino *et al.*, 2004; Greene & Gordon, 2007). Ainsi, chez la fourmi désertique *Pogonomyrmex barbatus* les fourrageuses possèdent plus d'alcanes linéaires que les nourrices qui elles, sont exposées à des températures moins élevées (Wagner *et al.*, 2001).

Les habitats arides et désertiques offrent une gamme de conditions thermiques qui peuvent être utilisées successivement par différentes espèces de fourmis afin de réduire leur concurrence. Comme nous l'avons dit précédemment, la façon dont les niches thermiques sont réparties dépend de la dominance des espèces (Cerdá *et al.*, 2013). Dans les écosystèmes méditerranéens, arides et semi-arides, lorsqu'il y a une grande richesse spécifique, les espèces du genre *Cataglyphis* auront une concurrence réduite grâce à leur capacité à fourrager à des températures élevées (Cerdá & Retana, 1997b; Cerdá *et al.*, 1998). En outre, la tolérance thermique élevée de ces espèces leur permet d'éviter les prédateurs moins thermotolérants (Wehner *et al.*, 1992).

III. Gradients altitudinaux

Certaines espèces d'insectes sont réparties le long de gradients latitudinaux ou altitudinaux. Dans ce cas, les populations se trouvant aux extrêmes (basse et haute altitude ou latitudes) sont exposées à des conditions environnementales très différentes. Des études comparatives sur l'écologie de ces espèces peuvent fournir des indices intéressants sur leur réponse face au changement climatique. Pickett (1989) s'est référé à cette approche par analogie comme « l'espace qui substitue le temps ». Il existe toutefois des différences notables entre les gradients altitudinaux et latitudinaux. Les premiers se caractérisent généralement par des changements environnementaux rapides par rapport à des distances horizontales courtes (en Km), alors que les gradients latitudinaux représentent un changement relativement progressif sur des distances horizontales beaucoup plus longues (sur 100 km). Cela aura des conséquences par rapport à d'autres paramètres dépendants de la latitude comme la longueur du jour dont la variabilité va être minimale le long des gradients altitudinaux (Hodkinson, 2005). Ceci aura à son tour des conséquences comme par exemple sur la phénologie des espèces. Les principaux changements observés le long des gradients altitudinaux impliquent potentiellement des variations de température, de précipitations, de pression partielle des gaz atmosphériques, de turbulences atmosphériques, de vitesse du vent et de rayonnement (Barry, 1992). Ces paramètres sont souvent fortement interactifs et, ensemble, ils créent l'enveloppe environnementale dans laquelle vivent les espèces. De ce fait, l'altitude va avoir des effets directs sur de nombreux traits morphologiques comme la taille des ailes (Honek, 1981; Oswald, 1996; Strathdee & Bale, 1998), la taille des individus (Hawkins & DeVries, 1996; Hill *et al.*, 1998; De-los-Santos *et al.*, 2000; Chown & Klok, 2003; Purcell *et al.*, 2016) ou encore la couleur (Halkka *et al.*, 1980; Berry & Willmer, 1986; Stewart, 1986; Mikhailov, 2001). Des effets sur la tolérance thermique (Buse *et al.*, 2001; Warren *et al.*, 2016; Bishop *et al.*, 2017), la réponse à la diminution de l'oxygène (Massion, 1983; Rourke, 2000), le métabolisme (Nielsen *et al.*, 1999) et la fécondité (Dearn, 1977; Kingsolver, 1983; Devaux *et al.*, 1987) ont aussi été mis en évidence.

Les conditions environnementales difficiles et la nature isolée et fragmentée des habitats de montagne, font de ces zones des foyers de micro-évolution et d'adaptation

(Haslett & Salzburg, 1997). En effet, les chaînes de montagnes sont des barrières majeures au flux géniques entre les populations d'une même espèce (Baker & Williams, 1988). Les différences génétiques vont ainsi résulter d'un flux de gènes limité et de pressions de sélection agissant localement sur des traits comme ceux mentionnés précédemment. Une telle différenciation peut également se produire sous des gradients altitudinaux abrupts et est généralement liée aux capacités de dispersion de l'espèce (Burla *et al.*, 1986; Rank, 1992). De même, le long de ces gradients, les conditions locales sont souvent très spécifiques et conduisent à un fort gradient de sélection entre les populations. Ceci peut limiter le succès d'éventuels immigrants s'ils sont moins adaptés à ces conditions que les locaux (Räsänen & Hendry, 2008).

Pour résumer, les gradients altitudinaux offrent une opportunité idéale pour étudier les causes de variation des traits (Patridge & Coyne, 1997) car de nombreux facteurs environnementaux varient de façon importante sur une courte distance géographique. Bien que la plupart des études chez les animaux se sont concentrées sur les vertébrés (voir par exemple Blackburn *et al.*, 1999; Morrison & Hero, 2003; Storz *et al.*, 2010), les insectes présentent eux aussi une forte variation de traits morphologiques, comportementaux, métaboliques et physiologiques entre les populations vivant à basse ou haute altitude (Block *et al.*, 1990; Hodkinson, 2005; Danks, 2006).

IV. Adaptation locale

IV. 1. Concepts

Une méta-population est un ensemble de populations en contact à travers des flux de gènes. Ces flux de gènes peuvent être dus à la dispersion d'individus ou de gamètes (pollen, entre autres) entre populations. Au sein de tels systèmes, l'évolution des fréquences alléliques est guidée par quatre forces majeures : la mutation qui permet l'apparition de nouveaux allèles; la dérive génétique qui fait évoluer les fréquences alléliques au hasard, plus particulièrement dans les populations de petite taille; la dispersion qui crée du flux de gènes entre populations; la sélection naturelle qui guide l'évolution de certains allèles bénéfiques ou délétères.

Lorsqu'il n'y a pas de sélection (on parle alors de neutralité), seules les trois premières forces agissent sur l'évolution des fréquences alléliques. Le phénomène de dérive crée une différenciation aléatoire entre populations qui est contre-balançée par les flux de gènes engendrés par la dispersion. Ainsi, si les populations sont de petite taille ou si la dispersion entre populations est limitée, la dérive engendre une forte différenciation aléatoire entre populations. Dans le cas contraire, avec des populations de grande taille ou une forte dispersion, les populations sont plus homogènes (Lacy, 1987).

On caractérise ces scénarios à l'aide d'indicateurs de différenciation génétique entre populations, dont le plus connu est le F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984). Le F_{ST} peut être défini comme le rapport de la variabilité des fréquences alléliques entre populations sur la variabilité des fréquences alléliques au niveau de la méta-population. Un F_{ST} proche de 0 témoigne ainsi d'une faible différenciation entre populations, tandis qu'un fort F_{ST} (n'atteignant jamais le 1), est le signe d'une forte différenciation génétique entre populations.

IV. 2. Qu'est-ce que l'adaptation locale ?

L'adaptation locale intervient lorsque les populations qui constituent la méta-population se retrouvent dans des environnements différents. Si ces environnements (biotiques ou abiotiques) exercent des pressions de sélection différentes sur les populations, alors il est possible que chacune évolue vers un optimum adaptatif local. D'après cette dynamique d'adaptation locale on s'attend à ce que les individus possèdent une meilleure valeur sélective dans leur environnement local que les immigrants (Williams, 1966; Kawecki & Ebert, 2004), pouvant potentiellement conduire à la spéciation-écologique (Nosil, 2012). Cependant, comme nous le verrons par la suite, certains facteurs tels que la migration des individus ou la pléiotropie, peuvent s'opposer à cet optimum adaptatif. Par ailleurs, la sélection est un processus lent, et c'est pourquoi des changements brusques de l'environnement peuvent l'empêcher. En outre, la différenciation phénotypique et génétique sur des gradients environnementaux, ou entre différents types d'habitats, peut être indicative d'adaptation locale (Turesson, 1922; Conover *et al.*, 2009). Par exemple, il existe des variations génétiques dans la phénologie de nombreuses plantes (Savolainen *et al.*, 2007) et d'animaux (Bradshaw & Holzapfel, 2001) le long de gradients latitudinaux.

L'adaptation aux conditions environnementales locales joue un rôle fondamental dans la génération et le maintien de la biodiversité (Levene, 1953; Gavrillets, 2003; Sobel *et al.*, 2010; Wright *et al.*, 2013), dans le recul et l'expansion des frontières géographiques de distribution des espèces (Kirkpatrick & Barton, 1997) et dans la dynamique écologique et évolutive des interactions entre espèces (Kaltz & Shykoff, 1998). Parce que l'adaptation locale crée des situations où une sélection différentielle est mise en place dans différents environnements, elle agit comme une expérience de micro-évolution, où des individus d'une même espèce sont soumis à différents régimes évolutifs. Étudier les conséquences de l'adaptation locale, c'est donc étudier la façon dont les phénomènes micro-évolutifs fonctionnent. Cela permet, par conséquent, d'obtenir des informations sur la nature et les bases génétiques des traits adaptatifs, sur la nature des variables environnementales sélectives, ainsi que sur la façon dont ces différents acteurs interagissent. L'étude de l'adaptation locale possède aussi un intérêt pratique dans le contexte des changements globaux (Pimm *et al.*, 1995; Davis & Shaw, 2001; Parmesan, 2006). En effet, la dispersion des espèces, la plasticité phénotypique et l'adaptation constituent les trois mécanismes principaux et non exclusifs qui peuvent être mis en place face aux pressions que les changements globaux font peser sur les espèces (Aitken *et al.*, 2008).

IV. 3. Mécanismes générant l'adaptation locale

Une des conditions essentielles à l'émergence de l'adaptation locale est l'existence d'un environnement spatialement hétérogène générant une pression sélective également hétérogène (Kawecki & Ebert, 2004). Cette hétérogénéité doit, tout de même, être maintenue dans le temps afin que les populations aient le temps d'y répondre. Deuxièmement, l'adaptation locale va être sensible à l'équilibre entre le flux génique et la sélection locale (Levene, 1953; Nagylaki, 1980; Gavrillets & Gibson, 2002; Whitlock & Gomulkiewicz, 2005; Yeaman & Otto, 2011; Blanquart *et al.*, 2012). Lorsque le flux génique est limité, des génotypes spécialistes vont pouvoir être maintenus dans des populations isolées.

Malgré la présence d'un différentiel environnemental et un faible flux génique il est tout de même possible que l'on n'aboutisse pas à une situation d'adaptation locale (Hendry *et al.*, 2001; McKay & Latta, 2002; Kawecki & Ebert, 2004; Yeaman & Otto, 2011; Blanquart

et al., 2012). C'est notamment le cas lorsque la dérive génétique est tellement forte (par exemple dans de petites populations) qu'elle prend le pas sur la dynamique sélective; ou bien, si malgré une forte pression de sélection, le potentiel adaptatif de la population (c'est à dire sa variabilité génétique) n'est pas suffisant pour atteindre un optimum adaptatif. En outre, les fluctuations temporelles de la qualité de l'habitat favorisent une dispersion accrue et agissent ainsi contre l'adaptation locale. Les gènes pléiotropes, c'est-à-dire, les gènes qui ont des effets multiples sur deux ou plusieurs caractères, fixent également des limites à l'adaptation locale. En effet, même si un caractère peut être favorisé dans un environnement donné, d'autres traits peuvent ne pas l'être (Raven *et al.*, 2017).

Deux modèles d'adaptation locale sont classiquement définis (Anderson *et al.*, 2011). Un premier modèle de « *pléiotropie antagoniste* » stipule que les allèles ont des effets opposés, procurant un avantage sélectif dans un habitat donné et un désavantage dans un autre habitat. Une telle pléiotropie antagoniste implique qu'aucun génotype n'est supérieur sur l'ensemble des habitats ce qui entraîne des compromis ou des *trade-offs* dans l'adaptation aux différents habitats (Kawecki & Ebert, 2004). Un deuxième modèle dit de « *neutralité conditionnelle* » spécifie qu'un locus présentant un avantage sélectif dans un habitat n'aura pas de coût évolutif dans un environnement opposé. Dans la littérature, les cas d'adaptation par neutralité conditionnelle sont plus fréquents (Colautti *et al.*, 2012). Cependant, certains cas de pléiotropie antagoniste sont connus, notamment dans l'adaptation aux métaux lourds chez les plantes (Hörger *et al.*, 2013).

Finalement, les conditions de maintien du polymorphisme sont plus favorables pour les loci qui ont un grand impact sur la *fitness*. Ces loci montrent une plus grande différenciation des fréquences alléliques sous sélection divergente (Hedrick *et al.*, 1976) et vont être moins susceptibles d'être perdus par dérive génétique (Crow & Kimura, 1970) contribuant ainsi de manière disproportionnée à l'adaptation locale (Macnair, 1991).

IV. 4. Mise en évidence

L'adaptation locale se manifeste par une meilleure *fitness* de chaque population dans son habitat d'origine. Nous basant sur ce principe nous pouvons avoir recours à deux types de stratégies expérimentales pour tester l'adaptation locale (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart *et al.*, 2013). La première consiste en la mise en œuvre de transplantations réciproques

entre populations (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart *et al.*, 2013). Dans ce type d'expérience l'adaptation locale est avérée lorsque les performances en terme de valeur sélective d'une population dans son environnement d'origine sont meilleures que celles de n'importe quelle autre population transplantée dans ce même environnement. Pour ce type d'expérience Kawecki & Ebert, (2004) relèvent que comparer les performances d'une population dans son propre habitat face à celles d'une population venue d'ailleurs (« *local vs. foreign* ») ne revient pas à comparer les performances d'une population dans son propre environnement face à celles de cette même population dans un autre environnement (« *home vs. away* »). Ces auteurs stipulent que c'est le test « *local vs. foreign* » qui doit être considéré afin de tester le modèle d'adaptation locale. En effet ce protocole permet de tester l'efficacité de la sélection divergente par rapport à d'autres processus évolutifs. En revanche, le test « *home vs. away* » confond les effets d'une sélection divergente avec des différences intrinsèques à la qualité de l'habitat. Ainsi, par exemple, la survie ou la fertilité d'un génotype adapté de manière optimale à un habitat de mauvaise qualité peut encore augmenter après une transplantation vers un habitat riche en ressources.

Toutefois, ces transplantations réciproques ne sont pas toujours possibles pour des raisons pratiques, éthiques ou juridiques. Une alternative est de recréer les caractéristiques essentielles aux différents habitats en laboratoire tout en contrôlant d'autres facteurs et tester des échantillons de différentes populations. Ce type d'expérience de *common garden experiment* ou « jardin commun » permet de tester directement le rôle d'un facteur environnemental particulier en tant qu'agent de sélection pouvant conduire à de l'adaptation locale (Kawecki & Ebert, 2004). Pour ce faire, il est impératif d'utiliser des conditions d'élevage comparables aux conditions naturelles car les traits étudiés peuvent avoir des seuils environnementaux au-dessus et en dessous desquels des phénotypes différents sont exprimés (Roff, 1996; West-Eberhard, 2003). La meilleure façon de contourner ce problème serait d'élever des individus de plusieurs populations sous différents traitements, chaque traitement représentant une condition rencontrée par l'une des populations. Ce type d'expérimentation va également permettre de contrôler les effets maternels causés par l'environnement de la mère (Wolf & Wade, 2009). Ces effets peuvent venir perturber les estimations des effets génétiques en créant de fausses associations entre le phénotype et le génotype des individus.

V. Plasticité phénotypique

V.1. Définition

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse aux différentes conditions environnementales (Bradshaw, 1965; West-Eberhard, 2003; Ananthakrishnan & Whitman, 2005). Cette notion comprend l'ensemble des réponses comportementales, morphologiques, physiologiques et biologiques permanentes ou temporaires induites par la variabilité de l'environnement. L'une des façons les plus intuitives de visualiser le phénomène de plasticité phénotypique est la *norme de réaction* (Pigliucci, 2001). Cette fonction spécifique du génotype met en relation le phénotype et l'environnement dans lequel il est produit. La figure 5 montre, par un exemple très simplifié, une population composée de trois génotypes soumis à une variation environnementale. Sur cette figure, le génotype 2 a une faible valeur phénotypique vers la gauche du gradient environnemental alors qu'elle est plus élevée à l'extrême opposé du gradient. En ce qui concerne le génotype 3 il se produit exactement le contraire, c'est-à-dire, il a une valeur phénotypique élevée vers la gauche du gradient et faible vers la droite. Le génotype 1, en revanche, ne répond pas au changement environnemental, produisant le même phénotype dans toutes les conditions. Si le phénotype que nous étudions a des conséquences sur la *fitness* de l'espèce, ceci aura son importance d'un point de vue écologique et évolutif. Ainsi, si une *fitness* plus élevée est associée à une plus grande valeur phénotypique, le génotype 2 sera favorisé dans une série d'environnements et sélectionné face à un autre génotype. Toutefois, même si la représentation de la norme de réaction permet de visualiser la plasticité phénotypique, il ne faut pas confondre les deux termes. Formellement, la norme de réaction est la trajectoire propre à un génotype dans cet espace phénotype-environnement alors que la plasticité phénotypique est le degré de variation par rapport à une ligne parallèle à l'axe de l'environnement (Scheiner, 1993). Par conséquent, dans notre cas de figure, le génotype 1, contrairement aux génotypes 2 et 3, n'est pas plastique.

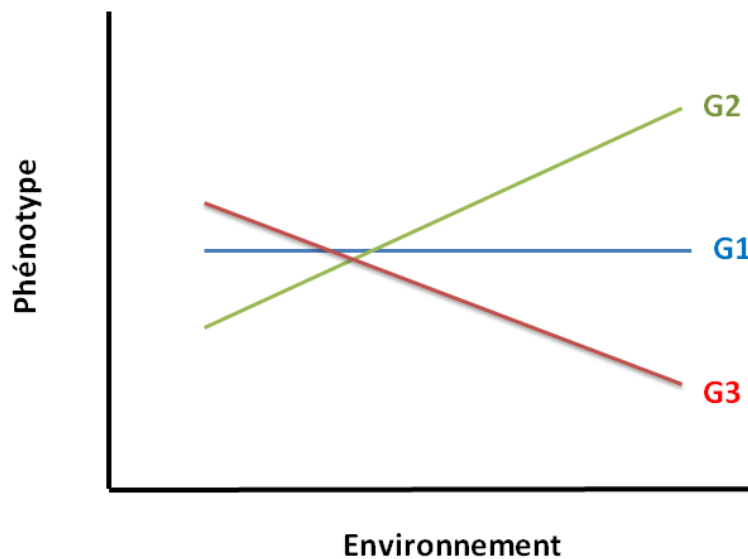


Figure 5. Norme de réaction hypothétique représentant la valeur phénotypique en fonction d'une variable environnementale pour trois génotypes différents (G1, G2, G3).

Norma de reacción hipotética que representa el valor fenotípico (*Phénotype*) en función de una variable medioambiental (*Environnement*) para tres genotipos diferentes (G1, G2, G3).

V.2. Plasticité adaptative et non adaptative

Il a longtemps été reconnu que la plasticité peut être avantageuse lorsqu'elle permet à un génotype d'avoir une tolérance plus large aux conditions environnementales et avoir ainsi une meilleure *fitness* dans ces différentes conditions (Bradshaw, 1965; Baker, 1974; Sultan, 1987, 1995; Pigliucci, 2001). Les modèles théoriques sur l'évolution de la plasticité phénotypique adaptative prédisent que la sélection favorisera la plasticité adaptative si les populations sont exposées à des environnements variables mais aussi, si les indices données par l'environnement sont fiables, si la sélection favorise plusieurs phénotypes dans chaque environnement et finalement, s'il n'y a pas un seul génotype qui soit le plus performant sur l'ensemble des environnements (Bradshaw, 1965; Via & Lande, 1985; Lively, 1986; Moran, 1992). Cependant, ces prédictions vont être sensibles aux coûts d'une telle plasticité sur la *fitness* (Moran, 1992; Relyea, 2002; Ernande & Dieckmann, 2004).

Si les bénéfices de la plasticité phénotypique semblent évidents, celle-ci peut également entraîner des coûts (DeWitt *et al.*, 1998) comme par exemple : 1) l'entretien des voies sensorielles et de réponse qui induisent des réponses plastiques; 2) la production de

structures plastiques plus élevés que ceux d'un individu au phénotype fixé génétiquement; 3) l'acquisition d'information; 4) les effets délétères des gènes plastiques lors du « *linkage* » sur d'autres gènes, ainsi que lors de la pléiotropie et l'épistasie ; 5) l'instabilité développementale (Charnov & Bull, 1977; Reeve, 1989; Getty, 1996; DeWitt *et al.*, 1998). En plus de ces coûts, DeWitt *et al.*, (1998) énoncent une série de limites qui défavorisent la plasticité. Celles-ci concernent d'une part, les informations reçues de l'environnement qui peuvent ne pas être fiables ou changer trop rapidement ; le temps de latence nécessaire à la mise en place de la réponse plastique qui peut démarrer trop tard par rapport au changement environnemental et conduire à une plasticité « maladaptative » ; les génotypes plastiques ne sont pas toujours capables de produire un phénotype équivalent à ceux des spécialistes mais aussi la réponse phénotypique pourrait avoir évolué très récemment et fonctionner plus comme un « ajout » sur la machine de développement de base qu'en tant qu'unité intégrée.

V.3. Plasticité phénotypique vs. adaptation locale

L'adaptation permet une réponse évolutive, donc génétique et pérenne, aux changements environnementaux. Ce mécanisme est lent mais il constitue une réponse durable et efficace aux changements environnementaux. Il est cependant limité par le potentiel adaptatif de l'espèce, c'est-à-dire, la variabilité génétique associée aux traits phénotypiques existant dans la population soumise à la sélection. À l'inverse, la plasticité phénotypique constitue un mécanisme de réponse aux variations environnementales extrêmement rapide pouvant être mis en place en seulement une génération (Sánchez Oms *et al.*, 2017). Cette plasticité va donc permettre aux espèces d'être plus tolérantes aux variations environnementales (Ghalambor *et al.*, 2007), soit en leur permettant de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales et de persister assez longtemps pour s'adapter (Pigliucci, 2001), soit en facilitant l'évolution par assimilation génétique (Waddington, 1953; West-Eberhard, 2005). Cette assimilation génétique se produit lorsqu'un caractère qui a été initialement déclenché par l'environnement perd cette sensibilité environnementale et finit par devenir « fixe » ou exprimé de façon constitutive dans une population.

VI. Objectifs et structure de la thèse

Les objectifs de cette thèse sont triples :

- 1) Analyser les principales méthodes utilisées dans la littérature pour mesurer la résistance aux stress thermiques et déterminer leurs limites et possibles biais.
- 2) Déterminer le degré de plasticité des caractères physiologiques et morphologiques face à une augmentation des températures chez une fourmi thermophile, *Aphaenogaster senilis* (Fig. 6a).
- 3) Déterminer chez la fourmi thermophile *Aphaenogaster iberica* (Fig. 6b) des variations phénotypiques le long d'un gradient altitudinal allant de 100 à 2000 m situé dans la le Sud de l'Espagne.

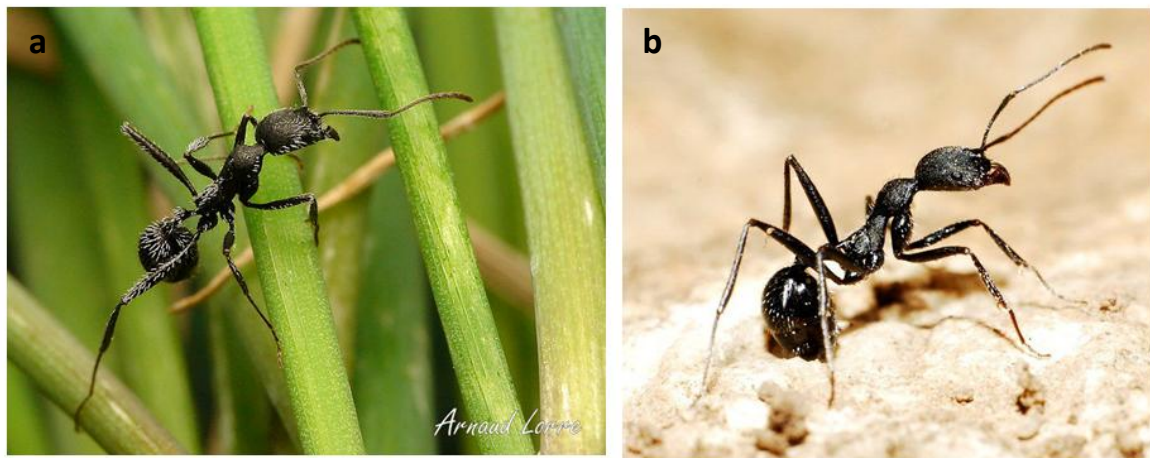


Figure 6. Espèces de fourmis sur lesquelles ont porté les travaux réalisés dans cette thèse : **a)** *Aphaenogaster senilis* (Chapitre 2) et **b)** *Aphaenogaster iberica* (Chapitre 3). Espèces thermophiles et méditerranéennes. Très proches d'un point de vue écologique, ces deux espèces se différencient morphologiquement par une pilosité plus abondante chez *A. senilis*, des épines propodéales plus courtes sur cette dernière et par une massue antennaire de quatre articles contre cinq chez *A. iberica*. Crédits photos : Arnaud Lorre (a) et Jacint Cerdá (b).

Especies de hormigas utilizadas en el trabajado de investigación realizado en esta tesis: **a)** *Aphaenogaster senilis* (Capítulo 2) y **b)** *Aphaenogaster iberica* (Capítulo 3). Especies termófilas y mediterráneas. Muy similares de un punto de vista ecológico, estas dos especies se diferencian morfológicamente por una pilosidad más abundante en *A. senilis*, espinas propodales más cortas en ésta última y una maza antenal de cuatro artejos frente a cinco en *A. iberica*. Créditos fotográficos: Arnaud Lorre (a) y Jacint Cerdá (b).

Le présent mémoire s'articule en trois chapitres.

Dans le **Chapitre 1** nous avons réalisé une révision de la littérature s'intéressant à la tolérance thermique chez les fourmis afin de mettre en évidence l'ensemble de méthodes, mesures et dispositifs utilisés pour mesurer ce trait. Nous avons ensuite testé les protocoles les plus communs sur une large gamme de fourmis d'origines géographiques très diverses dans le but de tester, d'un côté, si ces méthodes sont corrélées entre elles et de l'autre, si certaines de ces méthodes sont plus appropriées que d'autres en fonction des espèces étudiées et questions posées.

Le **Chapitre 2** a fait l'objet d'une publication dans la revue *The Science of Nature* et vise à répondre au deuxième objectif. Nous avons testé le degré de plasticité sur la résistance à la température d'une fourmi thermophile face à une variation des conditions environnementales durant son développement. La plasticité phénotypique permet aux organismes de répondre rapidement aux changements de l'environnement. Cependant cette plasticité n'est pas toujours adaptative. Chez les insectes, la vitesse de développement augmente avec la température ce qui tend à produire des individus relativement plus petits. Ce lien pourrait conduire chez les fourmis à un conflit physiologique puisque une plus grande taille et des pattes plus longues favorisent souvent une meilleure résistance à la température.

Le **Chapitre 3** répond au troisième objectif. Ce chapitre constitue le cœur de ma thèse et c'est pourquoi il est plus dense. Nous avons choisi d'en faire qu'un chapitre car tous les résultats se complètent et construisent le fil d'une même histoire. Il se divise tout de même en deux grandes parties afin de faciliter la lecture: la première partie est dédiée à l'analyse de la structure génétique le long du gradient altitudinal et au travail de terrain au cours duquel nous nous sommes focalisés sur les variations comportementales (rythmes d'activité). La deuxième partie porte sur les tests réalisés en conditions de laboratoire et lors desquels nous nous sommes intéressés aux variations physiologiques et morphologiques afin de déterminer des différences dans les traits impliqués dans la résistance à la température.

Finalement dans la **Discussion générale** nous avons repris les principaux résultats de la thèse et les avons replacés dans le contexte général du changement climatique afin de discuter les possibles réponses des espèces au regard de leur tolérance thermique.

CHAPITRE 1

Implications méthodologiques dans les tests de résistance à la température chez les fourmis

Resumen

Actualmente se encuentra en la literatura una amplia gama de métodos diferentes empleados en los tests de resistencia a la temperatura. Esto resulta ser un problema tanto a la hora de realizar estudios macro-ecológicos –donde se utilizan los datos de la literatura para hacer comparaciones a gran escala–, como para la construcción de modelos de distribución de especies, en los cuales es imprescindible incorporar datos sobre los límites fisiológicos de éstas. En este capítulo, nos hemos interesado por esta diversidad metodológica en los estudios realizados con hormigas. Éstas, además de depender directamente de la temperatura para funciones importantes como el desarrollo y la actividad, por su gran diversidad morfológica, sus diferentes velocidades de desplazamiento y sus diversos colores, ofrecen amplias posibilidades de investigación en el marco del estudio de la tolerancia térmica. Para ello, hemos realizado una amplia revisión bibliográfica a partir de la cual hemos enumerado los distintos métodos, dispositivos y medidas utilizados en el estudio de la resistencia a la temperatura. A continuación, los hemos aplicado sobre una amplia gama de especies de hormigas de orígenes muy diversos, con el objetivo de ver, por un lado, si estos métodos están correlacionados entre sí y cuáles son los más adecuados en función de las subfamilias estudiadas (Formicinae y Myrmicinae). La revisión bibliográfica ha puesto en evidencia los métodos más populares, sin embargo, su utilización puede ser discutible en función de la especie o del protocolo empleado. Los resultados obtenidos con nuestros propios tests muestran que no es posible fijar un solo y único protocolo ya que éste va a depender tanto de la especie que se estudia como de la pregunta científica. Asimismo, debemos tener en cuenta la logística, principalmente en lo que concierne el tiempo de experimentación y el esfuerzo de muestreo necesario en función del método aplicado. Por último, se deberá tener igualmente en consideración la influencia que ciertos factores intrínsecos a los individuos –como la edad o el estado nutricional– pueden tener sobre los tests. Entender con exactitud los resultados obtenidos, con uno u otro de los métodos, nos ayudará a comprender mejor la tolerancia térmica de las especies y podremos así realizar modelos de distribución lo más precisos posibles.

1.1. Introduction

Incorporer des données sur les limites physiologiques dans des modèles de distribution des espèces est devenu essentiel pour mieux comprendre la structuration de la biodiversité (Gaston, 2009; Kearney *et al.*, 2009; Buckley *et al.*, 2012). Ainsi, afin de déterminer l'enveloppe environnementale des espèces, ces modèles intègrent l'interaction entre les caractéristiques de l'environnement (climat, topographie, type de sol, végétation) et les traits fonctionnels (morphologiques, physiologiques et comportementaux). L'une des principales applications de ces modèles est de faire des prédictions sur la distribution des espèces dans un contexte de changement climatique (Thomas *et al.*, 2004). Pour évaluer l'impact de celui-ci sur les organismes, nous devons tout d'abord connaître la tolérance physiologique des espèces face aux températures extrêmes (Diamond *et al.*, 2012b; Arnan & Blüthgen, 2015). Cependant, la diversité méthodologique existante dans la littérature quant à l'analyse de la résistance à la température complique la comparaison entre études (Lutterschmidt & Hutchison, 1997; Addo-Bediako *et al.*, 2000; Folk *et al.*, 2007; Hazell & Bale, 2011). Il est donc devenu indispensable de simplifier cette méthodologie. Pour cela nous devons déterminer s'il y a des biais entre les différentes études pour ensuite choisir le protocole le plus fidèle aux conditions naturelles (Sgrò *et al.*, 2010; Terblanche *et al.*, 2011), tenant compte des multiples facteurs pouvant affecter les limites thermiques des espèces (Pereboom & Biesmeijer, 2003; Meisel, 2006; Bowler & Terblanche, 2008; Huey *et al.*, 2012; Kaspari *et al.*, 2015).

Les deux principales méthodes utilisées pour déterminer la tolérance thermique des organismes sont la méthode statique et la méthode dynamique (Lutterschmidt & Hutchison, 1997a; Hoffmann *et al.*, 2003). La première implique un changement de température à un gradient constant jusqu'à atteindre une défaillance physiologique comme par exemple la perte du réflexe de redressement ou le début des spasmes musculaires. Les mesures les plus représentatives de la méthode dynamique sont la *Température critique maximale* ou CTMax et la *Température critique minimale* ou CTMin introduits par Cowles & Bogert (1944). Dans la méthode statique on trouve deux procédures : soit la température est maintenue constante et on fait varier le temps d'exposition entre individus, ou bien, ce temps est maintenu constant et on teste différentes températures entre individus. La mesure la plus représentative est la *Température létale* ou LT50 à laquelle 50% des individus meurent dans

un temps donné (Fry, 1947, 1967). Des études sur la *Drosophile* indiquent qu'il n'y a pas de corrélation entre ces différentes mesures et donc, que les mécanismes sous-jacents sont en partie indépendants (Hoffmann *et al.*, 1997; Sørensen *et al.*, 2001; Folk *et al.*, 2007; Sgrò *et al.*, 2010). Même si les auteurs semblent favoriser la méthode dynamique car elle est considérée comme plus proche des conditions naturelles (Rezende *et al.*, 2011; Nguyen *et al.*, 2014) elle n'est néanmoins pas dépourvue de désavantages. En effet, la possible incidence d'autres facteurs peut biaiser le résultat recherché (état nutritionnel ou dessiccation des individus) (Nguyen *et al.*, 2014). De plus, définir la CTMax et la CTMin par des critères qui ne sont ni ambigus ni trop variables entre chaque mesure peut s'avérer compliqué (Lutterschmidt & Hutchison, 1997b; Folk *et al.*, 2007; Hazell & Bale, 2011). Dans la méthode statique, parfois considérée comme peu réaliste, un laps de temps est nécessaire avant que les individus s'équilibrent avec la température expérimentale, laquelle, en plus, est choisie de façon arbitraire (Lighton & Turner, 2004).

Les fourmis constituent un excellent modèle dans l'étude de la résistance à la température. Comme nous l'avons vu dans l'introduction générale (p. 28), en tant que ectothermes, leurs performances physiologiques dépendent directement de la température extérieure. C'est pourquoi certains auteurs se sont intéressés non seulement aux limites thermiques des fourmis mais aussi aux relations entre performance et résistance à la température aussi bien au niveau individuel que colonial. Ces études ont porté sur la relation entre la *Température critique maximale* des adultes et les besoins en température lors du développement (Curtis, 1985; Penick *et al.*, 2017) et sur la relation entre tolérance thermique et activité de fourragement (Stuble *et al.*, 2013). D'autres aspects tels que l'impact de la température sur la vitesse de déplacement ont également été abordés (Meisel, 2006). Par ailleurs, on trouve chez les fourmis une large gamme de tailles (de près de 4 ordres de magnitude), différentes vitesses de déplacement, diverses couleurs et des colonies de taille très variable ce qui offre de nombreux axes exploratoires dans l'étude de la thermo-tolérance (Kaspari & Weiser, 1999; Pereboom & Biesmeijer, 2003). Enfin, de par leur présence dans la plupart des écosystèmes et l'hétérogénéité des microhabitats qu'elles occupent, elles vont présenter des limites thermiques très diverses (Christian & Morton, 1992; Foucaud *et al.*, 2013; Baudier *et al.*, 2015; Kaspari *et al.*, 2015; Bishop *et al.*, 2016; Hemmings & Andrew, 2017).

De nombreuses études, que ce soit au niveau de la construction de modèles de distribution en vue du changement climatique ou des modèles de distribution d'espèces invasives, des études sur la structuration des communautés ou même des études sur la physiologie thermique nécessitent des données sur les limites de tolérance thermique. Pour réaliser ces tests de résistance à la température, les auteurs ont souvent réclamé la mise en place d'une méthode standard mais, tout comme pour les autres taxons, une grande variété de mesures et de dispositifs sont encore utilisés chez les fourmis (Lighton & Turner, 2004; Chown *et al.*, 2009; Ribeiro *et al.*, 2012). Afin de faire un point sur l'ensemble des méthodes, mesures et dispositifs employés dans ces études nous avons réalisé une révision bibliographique la plus exhaustive possible nous permettant de lister les différents protocoles et de relever les plus communs. Nous avons ensuite testé ces derniers sur une large gamme de fourmis d'origines géographiques très diverses dans le but de voir, d'un côté, si ces méthodes sont corrélées entre elles et de l'autre, de voir si certaines de ces méthodes sont plus appropriées que d'autres en fonction de différentes sous familles (Formicinae et Myrmicinae).

1. 2. Matériel et méthodes

1. 2. 1. Révision bibliographique

La révision bibliographique s'est portée sur les articles où les auteurs ont réalisé des tests de résistance à la température chez les fourmis (Hymenoptera : Formicidae). Pour cela nous avons interrogé la base de données *Web of Science* en introduisant comme mots clés « ant AND X », substituant X par « heat resistance », « heat tolerance », « lethal temperature », « critical thermal limits », « cold resistance » ou « cold tolerance ». Ces recherches ont donné 36, 44, 26, 28, 35 et 44 résultats respectivement sur une période allant de 1934 à 2017. Nous avons également examiné la littérature citée dans ces articles. Au final nous avons répertorié un total de 57 articles dans lesquels les auteurs ont réalisé des tests de résistance à la température. À partir de ces articles, nous avons réalisé une révision des différentes méthodes, dispositifs, mesures et définitions utilisées lors des tests de résistance à la température (Tableau 1). Vingt articles sont répertoriés plusieurs fois dans Tableau 1 car ils utilisent plusieurs méthodes.

1. 2. 2. Espèces d'étude

Notre étude se base sur 38 espèces de fourmis, appartenant à 15 genres différents de la sous-famille des Myrmicinae et Formicinae et provenant de la région méditerranéenne, tropicale ou tempérée (Tableau 2). Après leur récolte, elles ont été maintenues dans une même salle d'élevage, à $24 \pm 2^\circ\text{C}$ avec un accès à l'eau *ad libitum* et nourries une fois par semaine avec des *Tenebrio molitor* et des pommes coupées en petits morceaux. Des tubes à essai placés à l'intérieur des boîtes d'élevage servaient de nid. Le temps passé au laboratoire avant le début des expériences varie selon les espèces allant de quelques semaines à plusieurs mois. Pour l'ensemble des tests de résistance à la température nous n'avons testé que les fourmis fourrageuses, présentes à l'extérieur des tubes à essai.

1. 2. 3. Tests de résistance à la température

Chaud

Afin de tester la **méthode statique** nous avons utilisé deux dispositifs différents : une **plaque chauffante** ayant un rang de température de 5 à 200°C et une précision de mesure d' 1°C (rectangular precision hot plate « Plactronic », J. P. Selecta, Barcelone, Espagne) et un **bain-marie** (Bioblock Scientific Polystat μ pros 16000). Pour la plaque chauffante nous avons suivi le protocole de Cerdá *et al.*, (1998). Des fourmis ont été déposées dans un récipient en plastique (Longueur \times largeur \times hauteur : 14 x 10 x 8), dont les parois étaient fluonnées, sans couvercle et dont le fond était découpé afin de permettre aux ouvrières de reposer directement sur la surface de la plaque. Les ouvrières ont été placées sur la plaque par groupes de quatre pendant 10 minutes à une température donnée. Pour chaque température, le nombre de fourmis mortes a été noté et la température augmenté d' 1°C afin de tester d'autres fourmis suivant la même procédure.

Tableau 1. Révision bibliographique des différentes méthodes, dispositifs, mesures et définitions utilisées lors des tests de résistance à la température chez les fourmis. Les auteurs réalisant plusieurs mesures dans leur article sont répertoriés plusieurs.

Revisión bibliográfica de los distintos métodos, dispositivos, medidas y definiciones utilizados durante los tests de resistencia a la temperatura en hormigas. Los autores que se interesan a varios tipos de medidas aparecen listados varias veces.

Stress	Mesure	Unité	Méthode	Dispositif	Point final ou <i>endpoint</i>	Bibliographie
Chaud	CTMax	Température	Dynamique * exceptions (Cerdá & Retana, 1997a, 2000; Cerdá <i>et al.</i> , 1998)	Bain marie Bain à sec Etuve Plaque chauffante Thermo respirometrie	Immobilité Arrêt de la locomotion Spasmes musculaires et paralysie Perte de la coordination musculaire Perte du reflexe de redressement Mort Défaillance spiraculaire et/ou motrice	(Schumacher & Whitford, 1974; Whitford & Ettershank, 1975; Kay & Whitford, 1978; Marsh, 1985; Curtis, 1985; Cokendolpher & Sherman, 1990; De Bie & Hewitt, 1990; Christian & Morton, 1992; Gehring & Wehner, 1995; Fernández-Escudero & Tinaut, 1998; Lighton & Turner, 2004; Jumbam <i>et al.</i> , 2008; Chown <i>et al.</i> , 2009; Jayatilaka <i>et al.</i> , 2011; Wehner & Wehner, 2011; Ribeiro <i>et al.</i> , 2012; Diamond <i>et al.</i> , 2012a, 2012b; Stuble <i>et al.</i> , 2013; Baudier <i>et al.</i> , 2015; Kaspari <i>et al.</i> , 2015, 2016; Verble-Pearson <i>et al.</i> , 2015; Wendt & Verble-Pearson, 2016; Bishop <i>et al.</i> , 2017; Hemmings & Andrew, 2017; Spicer <i>et al.</i> , 2017)
	ULT	Température	Statique *une exception (Wehner & Wehner, 2011)	Bain marie Etuve Plaque chauffante	Immobilité Perte de la coordination musculaire Mort	(Kay & Whitford, 1978; Cerdá <i>et al.</i> , 1998; Walters & Mackay, 2004; Jumbam <i>et al.</i> , 2008; Wiescher <i>et al.</i> , 2012; Andrew <i>et al.</i> , 2013; Arnan & Blüthgen, 2015; Sánchez Oms <i>et al.</i> , 2017)
	Heat tolerance	Température	Dynamique Statique	Bain marie Etuve Four Radiateur	Immobilité Mort	(Francke <i>et al.</i> , 1985; Christian & Morton, 1992; Meisel, 2006; Wittman <i>et al.</i> , 2010; Oberg <i>et al.</i> , 2012; Solis & Bueno, 2012; Foucaud <i>et al.</i> , 2013; Willot <i>et al.</i> , 2017)
	Heat resistance	Temps	Statique	Bain marie Etuve Plaque chauffante	Immobilité Perte de la coordination musculaire	(Talbot, 1934; De Bie & Hewitt, 1990; Angilletta <i>et al.</i> , 2007; Boyles <i>et al.</i> , 2009; Clémencet <i>et al.</i> , 2010; Bouchebti <i>et al.</i> , 2015)
	Lethal time	Temps	Statique	Bain marie	Mort	(Braulick <i>et al.</i> , 1988)

Stress	Mesure	Unité	Méthode	Dispositif	Point final ou endpoint	Bibliographie
Froid	CTMin	Température	Dynamique	Bain marie Glace/Cryopak Etuve	Immobilité Arrêt de la locomotion Perte de la coordination musculaire Perte du reflexe de redressement	(Schumacher & Whitford, 1974; Whitford & Ettershank, 1975; Kay & Whitford, 1978; Curtis, 1985; Cokendolpher & Sherman, 1990; Christian & Morton, 1992; Jumbam <i>et al.</i> , 2008; Chown <i>et al.</i> , 2009; Maysov & Kipyatkov, 2009; Jayatilaka <i>et al.</i> , 2011; Kaspari <i>et al.</i> , 2015, 2016; Bishop <i>et al.</i> , 2017; Penick <i>et al.</i> , 2017; Hemmings & Andrew, 2017)
	LLT	Température	Statique	Bain marie Etuve	Perte de la coordination musculaire Mort	(Kay & Whitford, 1978; Jumbam <i>et al.</i> , 2008; Andrew <i>et al.</i> , 2013)
	Supercooling point	Température	Dynamique	Plaque refroidissante Congélateur Glace	Pic de chaleur (potentiomètre)	(Francke <i>et al.</i> , 1986; Cannon & Fell, 1992; James <i>et al.</i> , 2002; Hahn <i>et al.</i> , 2008)
	Chill Coma	Température	Dynamique	Plaque refroidissante	Immobilité	(Maysov & Kipyatkov, 2011; Maysov, 2014)
	Chill Coma Recovery Time	Temps	Dynamique Statique	Plaque refroidissante Congélateur	Mouvement coordonné des pattes Redressement Sortie d'un cercle	(Angilletta <i>et al.</i> , 2007; Boyles <i>et al.</i> , 2009; Maysov & Kipyatkov, 2011; Modlmeier <i>et al.</i> , 2012; Maysov, 2014)

Pour le bain-marie chaque fourmi a été introduite individuellement dans un flacon en verre (diamètre x longueur: 1 x 3 cm) (voir par exemple Jumbam *et al.*, 2008). Afin d'éviter des biais liés au récipient contenant les individus, il est important d'utiliser un matériau transmettant la chaleur et de taille réduite. Le septum en silicone du bouchon a été percé par une aiguille (G 18 x 1/2") afin d'éviter une pression trop élevée à l'intérieur des flacons. Pour chaque température, dix fourmis par espèce étaient submergées dans l'eau à l'aide d'un portoir. Dans un flacon supplémentaire une sonde thermique (Digital Thermometer GTH 1170, précision de mesure : 0,1°C) était introduite afin de vérifier les variations de température à l'intérieur du flacon. Au bout de 10 minutes nous notions si les fourmis étaient vivantes ou mortes. Avec les deux dispositifs nous avons testé différents rangs de température pour chaque espèce dans le but de calculer la **température létale supérieure** ou **ULT50** (*Upper Lethal Temperature 50*), c'est-à-dire, la température à laquelle 50% des individus meurent (Jumbam *et al.*, 2008).

La **méthode dynamique** a été testée en utilisant le four d'un chromatographe (Perkin Elmer Autosystem XL Gas Chromatograph). Ce dispositif nous a permis de tester deux gradients de température : 0,5°C.min⁻¹ et 1°C.min⁻¹, ce dernier étant le plus utilisé dans la littérature (voir résultats). Comme pour le bain-marie, les fourmis ont été introduites dans un flacon percé par une aiguille pour permettre la dépressurisation. Pour l'ensemble des espèces, la température de départ était de 30°C avec un plateau de 10 minutes avant de lancer le gradient. Tous les 5°C nous avons vérifié si les fourmis étaient vivantes ou mortes jusqu'à une température maximale de 60°C. Après chaque vérification nous changions les fourmis par de nouvelles (10 fourmis par espèce et par test) et nous recommençons un nouveau test à 30°C jusqu'à atteindre la température suivante (ex. test 1 : de 30 à 35°C, test 2 : de 30 à 40°C..., test 6 : de 30 à 60°C). Nous avons également testé les températures intermédiaires entre celle où les fourmis étaient toutes mortes et celle où elles étaient toutes vivantes. A partir de ces données nous avons calculé la ULT50 pour chaque espèce.

Froid

Chaque fourmi a été introduite dans un flacon en verre et plongé dans un bac de glace pendant 20 minutes. Suivant le protocole de Boyles *et al.*, (2009), à la fin de cette période et dans une pièce maintenue à 24 ± 2°C, chaque fourmi a été déposée au centre d'un cercle de 4,5 cm de diamètre dessiné au fond d'une boîte de pétri de 9 cm de diamètre. Nous avons

mesuré le *Chill coma recovery time*, c'est-à-dire, le temps nécessaire pour que la fourmi se réveille et sorte complètement du cercle pendant un temps maximum de 20 minutes. Nous avons attribué un temps de minimal de 21 minutes aux individus n'étant pas sorti du cercle à la fin du temps d'observation.

Résistance à long terme

Chaque fourmi a été introduite dans un tube à essai (diamètre x longueur : 2 x 20cm) rempli d'eau jusqu'à la moitié et bouché avec du coton. Pour chaque espèce, un total de 45 tubes ont été introduits dans trois étuves réglées à 4°C, 20°C et 36°C (15 tubes par étuve) et ont été maintenus dans l'obscurité. Afin de vérifier la mortalité nous avons réalisé une révision cinq fois par semaine les deux premières semaines et trois fois par semaine les semaines suivantes. L'expérimentation a été arrêtée lorsque toutes les fourmis étaient mortes ou au maximum au bout de deux mois. Nous avons attribué une survie de 61 jours aux individus ayant survécu pendant toute la durée de l'expérience.

1. 2. 4. Mesures morphologiques

A la fin des tests de résistance à la température, les fourmis ont été conservées dans de l'alcool à 70°C afin de mesurer postérieurement la longueur du tibia arrière droit de 20 individus pris au hasard. Pour cela, les tibias ont été photographiés grâce à une loupe (LEICA S8APO) équipée d'une caméra vidéo (LEICA EC3) et mesurés à l'aide du logiciel Image J (Schneider *et al.*, 2012).

1. 2. 5. Analyse des données

Les données ont été analysées avec le logiciel R (RStudio-Team, 2016). La ULT50 et son erreur standard ont été calculées pour chaque espèce et pour chaque méthode en ajustant un modèle linéaire généralisé (GLM) de la bibliothèque LME4 (Bates *et al.*, 2015) et en utilisant la fonction `dose.p` de la bibliothèque MASS (Venables & Ripley, 2002). Pour l'effet de la température à long terme, la médiane a été calculée à partir d'une analyse de survie avec la bibliothèque survival (Therneau, 2015). Nous avons soustrait le nombre médian de jours de survie à 20°C (condition contrôle) aux deux autres températures afin de contrôler la mortalité due à d'autres causes que la température (famine, isolement). Nous supposons ici qu'il n'y a pas d'interaction entre les différentes sources de stress. Pour la résistance au

froid, nous avons calculé le temps médian de récupération par espèce. Des corrélations deux à deux ont été ensuite réalisées pour chacune des méthodes testées en utilisant la méthode de Spearman. Les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode de *False Discovery Rate*. Nous avons également testé par cette même méthode la corrélation entre la longueur moyenne du tibia pour chaque espèce et la ULT50 obtenue avec la plaque chauffante et le bain marie.

Tableau 2. Liste d'espèces de fourmis utilisées dans les divers tests de résistance à la température avec leur habitat correspondant.

Lista de especies de hormigas utilizadas en los diversos tests de resistencia a la temperatura y su hábitat correspondiente.

Formicinae		Myrmicinae	
Espèce	Habitat	Espèce	Habitat
<i>Camponotus aethiops</i>	Méditerranéenne	<i>Acromyrmex sp</i>	Tropicale
<i>Camponotus atriceps</i>	Tropicale	<i>Aphaenogaster gibbosa</i>	Méditerranéenne
<i>Camponotus cruentatus</i>	Méditerranéenne	<i>Aphaenogaster iberica</i>	Méditerranéenne
<i>Camponotus foreli</i>	Méditerranéenne	<i>Aphaenogaster senilis</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis albicans</i>	Méditerranéenne	<i>Crematogaster auberti</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis espadaleri</i>	Méditerranéenne	<i>Messor barbarus</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis hispanica</i>	Méditerranéenne	<i>Messor bouvieri</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis humeya</i>	Méditerranéenne	<i>Monomorium salomonis</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis otini</i>	Méditerranéenne	<i>Myrmica rubra</i>	Tempérée
<i>Cataglyphis rosenhaueri</i>	Méditerranéenne	<i>Myrmica ruginodis</i>	Tempérée
<i>Cataglyphis theryi</i>	Méditerranéenne	<i>Pheidole pallidula</i>	Méditerranéenne
<i>Cataglyphis velox</i>	Méditerranéenne	<i>Temnothorax nylanderii</i>	Tempérée
<i>Formica cunicularia</i>	Tempérée	<i>Tetramorium caespitum</i>	Tempérée
<i>Formica fusca</i>	Tempérée	<i>Tetramorium forte</i>	Méditerranéenne
<i>Formica gagates</i>	Tempérée		
<i>Formica lugubris</i>	Tempérée		
<i>Formica polyctena</i>	Tempérée		
<i>Formica selysi</i>	Tempérée		
<i>Formica subrufa</i>	Tempérée		
<i>Lasius flavus</i>	Tempérée		
<i>Lasius fuliginosus</i>	Tempérée		
<i>Lasius niger</i>	Tempérée		
<i>Plagiolepis sp</i>	Méditerranéenne		
<i>Polyrhachis dives</i>	Tropicale		

1. 3. Résultats

1. 3. 1. Révision bibliographique

Parmi les 57 articles recensés, 34 s'intéressent uniquement à la résistance au chaud, 7 à la résistance au froid et 16 aux deux. Les principales questions abordées dans ces études sont : la résistance à la température chez des espèces invasives, la distribution des espèces dans un contexte de changement climatique, l'étude des aspects écologiques et physiologiques liés à la résistance à la température et l'étude des communautés. Dans 38 de ces études les auteurs font une comparaison entre deux espèces.

Cette revue montre une très grande diversité de méthodes, de mesures et de dispositifs. Concernant la résistance au chaud, 58 % des articles utilisent la méthode dynamique contre 42% pour la méthode statique. Parmi ceux utilisant la méthode dynamique, la **Température Critique Maximale (CTMax)**, c'est-à-dire, la température à laquelle l'activité locomotive des individus devient désordonnée et à laquelle ils perdent par conséquent leur capacité à échapper à des conditions mortelles de température (Cowles & Bogert, 1944; Schumacher & Whitford, 1974; Kay & Whitford, 1978), ainsi que le bain-marie se révèlent être la mesure et le dispositif les plus communs avec 77% et 43% respectivement. Pour la méthode statique c'est la ULT et l'étuve qui ressortent avec 39% et 47%.

Pour la résistance au froid la méthode dynamique est employée dans 67% des études contre 33% pour la méthode statique. Pour la première, la **Température Critique Minimale (CTMin)**, définie comme la température à laquelle les individus perdent la coordination de leurs mouvements et sont immobilisés (Hazell & Bale, 2011) est utilisée dans 60% des cas. Les dispositifs les plus communs dans la méthode dynamique sont : le bain-marie et l'étuve utilisés de manière équivalente par 31% des auteurs chacun. Dans la méthode statique c'est le *Chill coma recovery time* qui est le plus souvent utilisé avec 60% et l'étuve et la glace sont les dispositifs les plus fréquents (40 % chacun).

En fonction de la mesure souhaitée les auteurs suivent soit la méthode dynamique soit la statique à l'exception de la mesure du *Heat tolerance* et du *Chill coma recovery time*

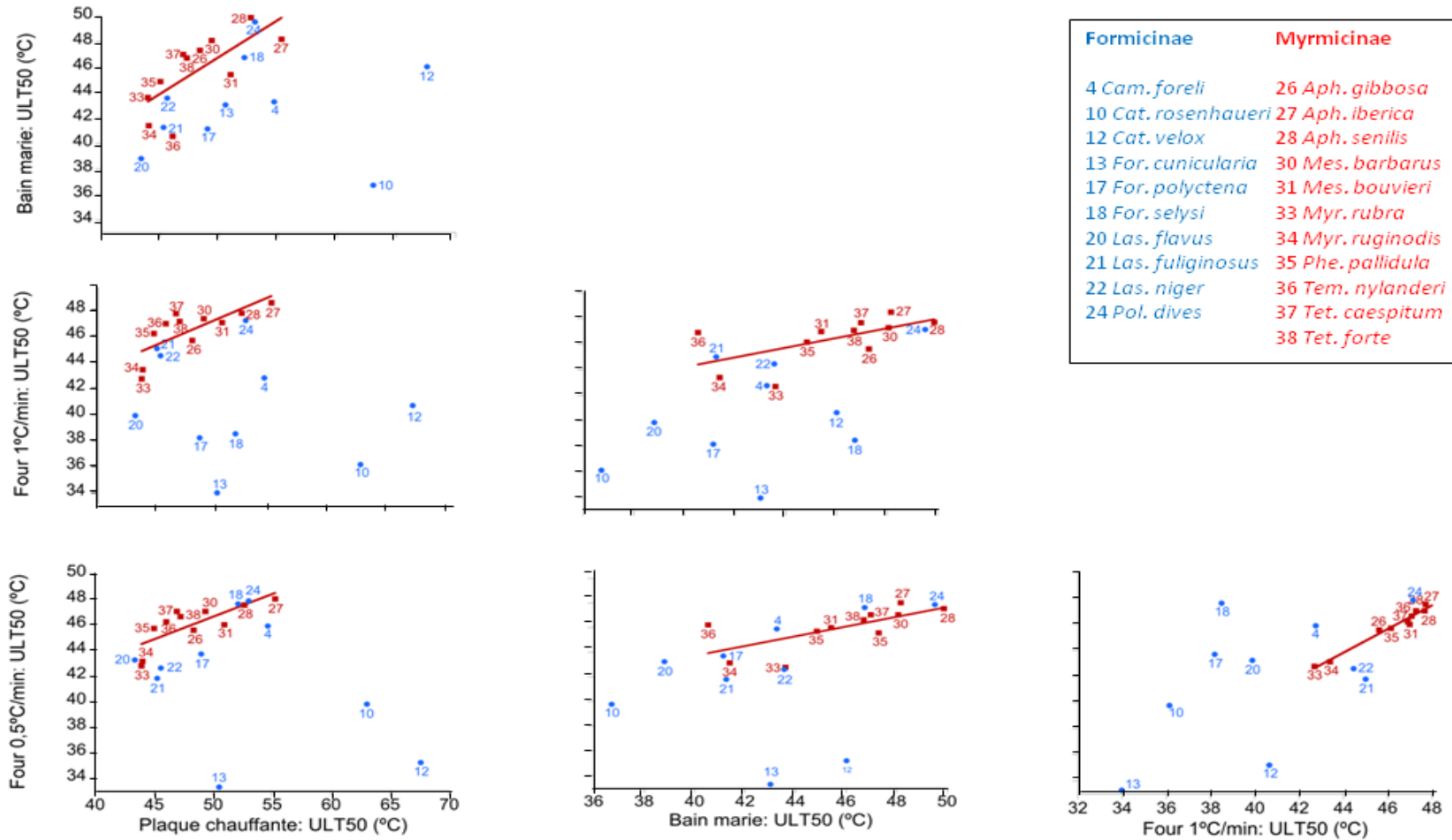


Figure 7 Corrélations entre les valeurs de température létale supérieure (ULT50) obtenus avec les différents dispositifs de mesure selon la méthode statique (plaque chauffante, bain marie) et dynamique (four à 0,5°C min⁻¹ et à 1°C min⁻¹) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été réalisées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du *False Discovery Rate*. Seules les corrélations significatives sont affichées (P < 0,05).

Correlaciones entre los valores de temperatura letal superior (ULT50) obtenidos con los diferentes dispositivos de medida siguiendo el método estático (plancha térmica y baño maría) y dinámica (horno a 0,5°C min⁻¹ et à 1°C min⁻¹) para las diferentes especies de hormigas. Las correlaciones se han calculado utilizando el método de Spearman y los valores de p se han ajustado según el método del *False Discovery Rate*. Únicamente se visualizan las correlaciones significativas (P < 0,05).

où les deux types de méthodes sont utilisés (Tableau 1). Les dispositifs, quelle que soit la méthode, sont nombreux. Les points finaux, c'est-à-dire, le comportement observé pour déterminer une mesure donnée, sont divers et incluent dans le cas de la CTMax la perte de coordination musculaire, la perte du réflexe de redressement et les spasmes musculaires et la paralysie (25, 25 et 21% respectivement). Pour la CTMin la perte du réflexe de redressement est utilisée dans 36% des cas et l'immobilité dans 27% des cas. Les autres mesures sont mieux définies avec seulement un ou deux points finaux qui les caractérisent.

Nous avons également regardé si les auteurs utilisent une méthode, mesure ou dispositif particulier dans les 38 études où une comparaison d'espèces est réalisée. Parmi ces études, 27 comparent la résistance au chaud, seulement 3 comparent la résistance au froid et 8 s'intéressent aux deux types de résistance. Pour les auteurs comparant la résistance au chaud, 68% utilisent la méthode dynamique contre 32% pour la méthode statique. La CTMax et le bain à sec sont la mesure et le dispositif les plus employés dans la méthode dynamique (66% et 47% respectivement) tandis que dans la statique les différentes mesures sont utilisées indistinctement avec une préférence pour le bain-marie comme dispositif (66%). Pour les comparaisons par rapport à la résistance au froid, tous les auteurs utilisent la méthode dynamique, 7 sur 11 mesurent la CTMin et il n'y a aucune préférence quant aux dispositifs.

1. 3. 2. Tests de résistance à la température

Méthode dynamique et statique

Pour l'ensemble des corrélations nous avons comparé la ULT50 obtenue avec les différents dispositifs de 11 espèces appartenant aux Myrmicinae et 10 aux Formicinae. La variabilité de résistance à la température quel que soit le dispositif est plus importante chez les Formicinae que chez les Myrmicinae (les valeurs de ULT50 sont comprises entre 33 et 67°C et entre 40 et 55°C respectivement). Chez les Formicinae aucune corrélation n'est significative entre les différents dispositifs (plaque vs bain-marie : $r_s = 0,321$, $P = 0,551$; plaque vs four 1°C/min : $r_s = -0,127$, $P = 0,865$; plaque vs four 0,5°C/min : $r_s = -0,067$, $P = 0,865$; bain-marie vs four 1°C/min : $r_s = 0,5$, $P = 0,465$; bain-marie vs four 0,5°C/min : $r_s = 0,418$, $P = 0,465$; four 1°C/min vs four 0,5°C/min : $r_s = 0,43$, $P = 0,465$). A l'inverse, la ULT50 des Myrmicinae est corrélée significativement entre tous les dispositifs (plaque vs bain-

marie : $r_s = 0,827$, $P = 0,009$; plaque vs four $1^\circ\text{C}/\text{min}$: $r_s = 0,8$, $P = 0,01$; plaque vs four $0,5^\circ\text{C}/\text{min}$: $r_s = 0,755$, $P = 0,013$; bain-marie vs four $1^\circ\text{C}/\text{min}$: $r_s = 0,754$, $P = 0,013$; bain-marie vs four $0,5^\circ\text{C}/\text{min}$: $r_s = 0,718$, $P = 0,017$; four $1^\circ\text{C}/\text{min}$ vs four $0,5^\circ\text{C}/\text{min}$: $r_s = 0,99$, $P = 0,001$) (Fig. 7).

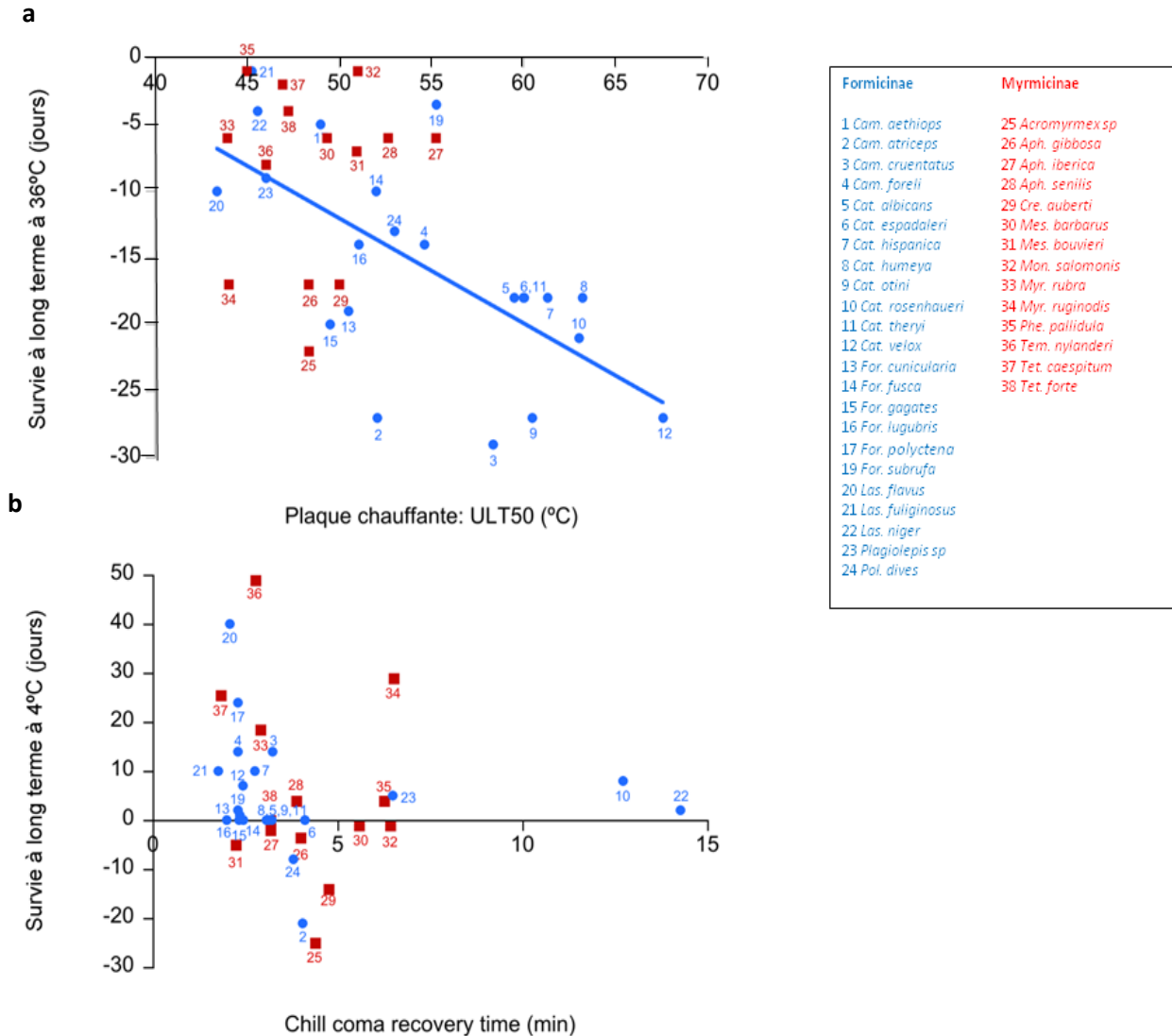


Figure 8. Corrélation entre **a)** le temps de survie à long terme à 36°C (jours) et la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; **b)** le temps de survie à long terme à 4°C (jours) et le temps de *Chill coma recovery time* (min) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été réalisées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du *False Discovery Rate*. Seules les corrélations significatives sont affichées ($P < 0,05$).

Correlaciones entre **a)** el tiempo de supervivencia a largo plazo a 36°C (días) y la temperatura letal superior (ULT50) obtenida con la plancha; **b)** el tiempo de supervivencia a largo plazo a 4°C (días) y el tiempo de *Chill coma recovery time* (min) para las diferentes especies de hormigas. Las correlaciones se han calculado utilizando el método de Spearman y los valores de p se han ajustado según el método del *False Discovery Rate*. Únicamente se visualizan las correlaciones significativas ($P < 0,05$).

Résistance à long terme

La corrélation entre la ULT50 obtenue par la plaque chauffante et le temps de survie à 36°C à long terme est significative pour les Formicinae ($r_s = -0,61$, $P = 0,01$, $n = 22$) mais ne l'est pas pour les Myrmicinae ($r_s = 0,029$, $P = 1$, $n = 14$). Ainsi, chez les Formicinae, les espèces qui présentent la ULT50 la plus élevée résistent moins longtemps à 36°C. La corrélation entre le *chill coma recovery time* et le temps de survie à 4°C n'est pas significative ni pour les Formicinae ($r_s = -0,196$, $P = 0,345$, $n = 22$) ni pour les Myrmicinae ($r_s = -0,136$, $P = 1$, $n = 14$) (Fig. 8).

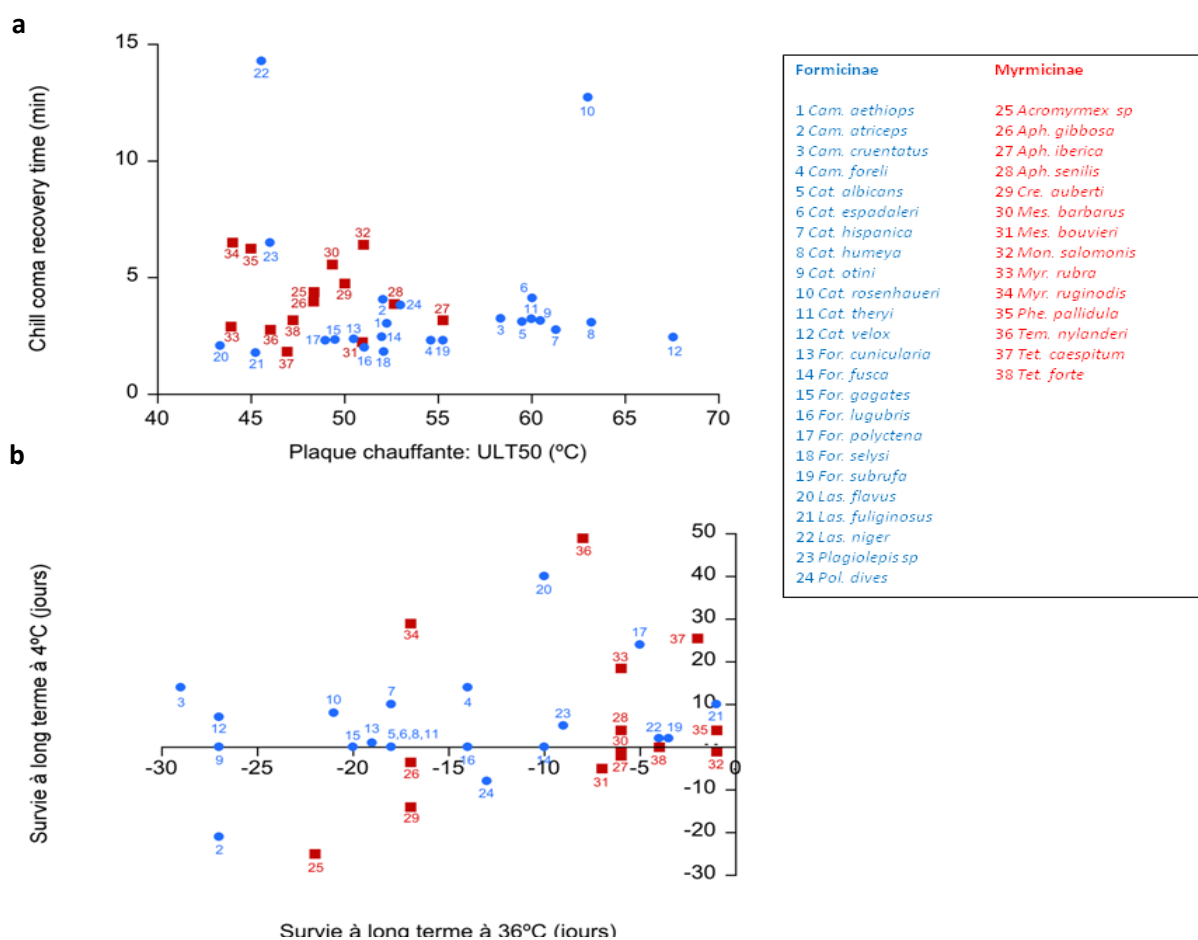


Figure 9 Corrélation entre **a)** le temps de *Chill coma recovery time* (min) et la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; **b)** le temps de survie à long terme à 4°C (jours) et le temps de survie à long terme à 36°C (jours) pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été testées par la méthode de Spearman et les valeurs de p ont été ajustées selon la méthode du *False Discovery Rate*. Aucune des corrélations testées est significative ($P < 0,05$).

Correlaciones entre **a)** el tiempo de *Chill coma recovery time* (min) y la temperatura letal superior (ULT50) obtenida con la plancha térmica; **b)** el tiempo de supervivencia a largo plazo a 4°C (días) y el tiempo de supervivencia a largo plazo a 36°C (días) para las diferentes especies de hormigas. Las correlaciones se han calculado utilizando el método de Spearman y los valores de p se han ajustado según el método del *False Discovery Rate*. Ninguna de las correlaciones son significativas ($P < 0,05$).

Résistance au chaud et au froid

Il n'existe pas de corrélation ni pour les Formicinae ni pour les Myrmicinae entre la résistance au chaud et la résistance au froid et cela pour les méthodes à court terme (plaque vs chill coma recovery time : Formicinae : $r_s = 0,32$, $P = 0,196$, $n = 24$; Myrmicinae : $r_s = -0,002$, $P = 1$, $n = 14$) et pour la méthode à long terme (survie à 4°C vs survie à 36°C : Formicinae : $r_s = 0,243$, $P = 0,276$, $n = 22$; Myrmicinae : $r_s = 0,352$, $P = 0,87$, $n = 14$) (Fig. 9).

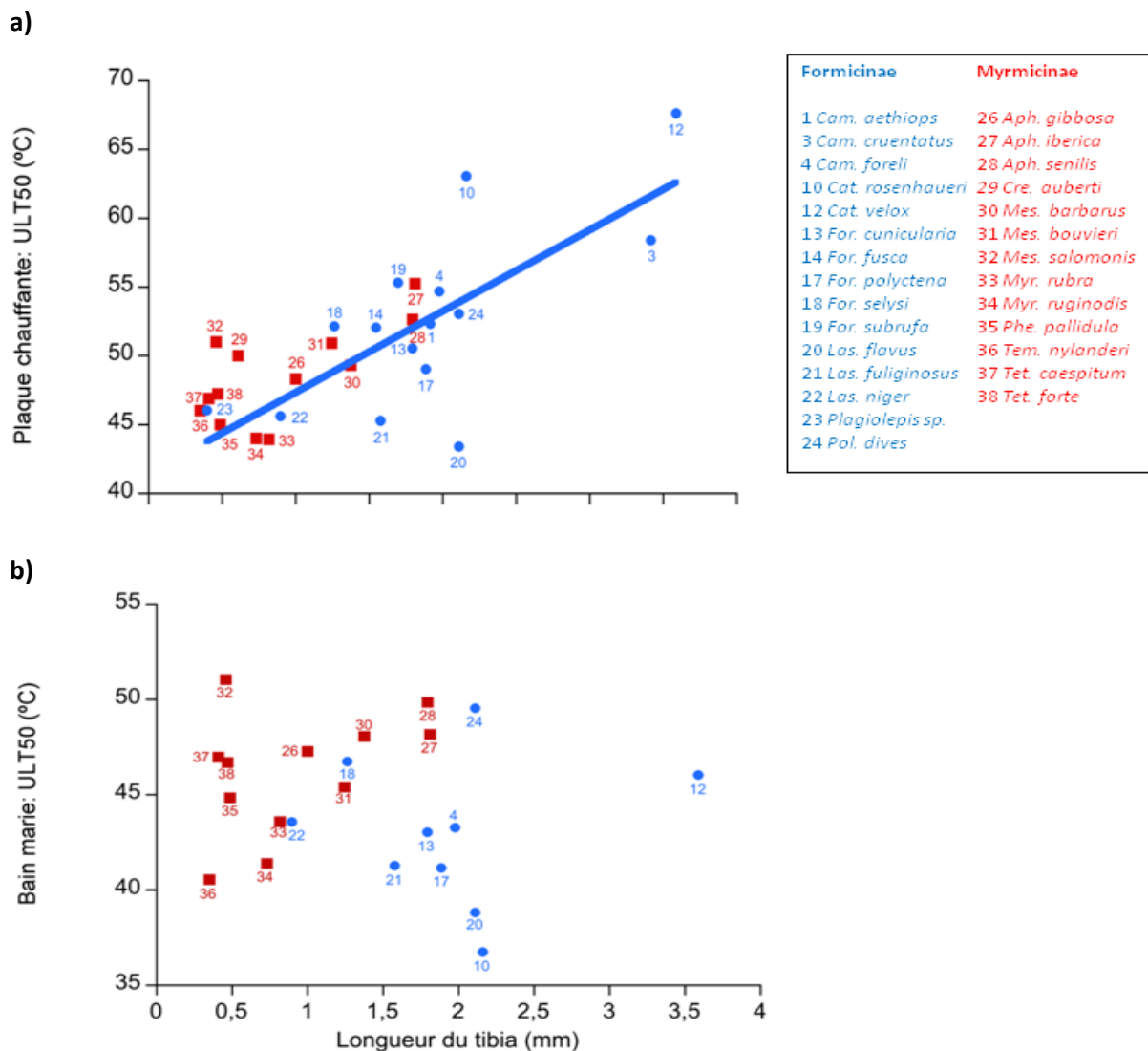


Figure 10. Corrélation entre la longueur du tibia (mm) et **a)** la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec la plaque chauffante ; **b)** la température létale supérieure (ULT50) obtenue avec le bain marie pour différentes espèces de fourmis. Les corrélations ont été testées par la méthode de Spearman. Seules les corrélations significatives sont affichées ($P < 0,05$).

Correlación entre la longitud del tibia (mm) y **a)** la temperatura letal superior (ULT50) obtenida con la plancha; **b)** la temperatura letal superior (ULT50) obtenida con el baño maría para diferentes especies de hormigas. Las correlaciones se han calculado utilizando el método de Spearman. Únicamente se visualizan las correlaciones significativas ($P < 0,05$).

Corrélation entre la ULT50 et la longueur du tibia

Il n'y a pas de corrélation significative entre la longueur moyenne du tibia et la ULT50 obtenue par la plaque chauffante et le bain-marie ni pour les Myrmicinae (tibia vs plaque : $r_s = 0,489$, $P = 0,186$, $n = 13$; tibia vs bain-marie : $r_s = 0,426$, $P = 0,225$; $n = 12$) ni pour les Formicinae (tibia vs plaque : $r_s = -0,617$, $P = 0,057$, $n = 15$; tibia vs bain-marie : $r_s = -0,188$, $P = 0,602$; $n = 10$) (Fig. 10). Néanmoins, cette corrélation est significative pour les Formicinae entre la longueur du tibia et la ULT50 obtenue avec la plaque avant d'appliquer la méthode du *False Discovery Rate* ($r_s = -0,617$, $P = 0,014$, $n = 15$). Elle reste non significative pour les Myrmicinae ($r_s = 0,489$, $P = 0,093$, $n = 13$). On observe que les espèces désertiques *C. rosenhaueri* et *C. velox* (#10 et 12), en plus d'être les plus grandes sont celles qui résistent le plus à la chaleur avec la plaque chauffante alors que ce n'est pas le cas avec le bain-marie.

1. 4. Discussion

Nous avons révisé 57 articles publiés depuis 1934 afin de créer une base de données sur les études utilisant différents tests de résistance à la température chez les fourmis. Auparavant, Lutterschmidt & Hutchison, (1997a) avaient réalisé une révision et une critique sur l'utilisation de la *CTMax* et de la *Température Létale* sans restriction taxonomique. Chez les insectes, et principalement chez *Drosophila melanogaster*, plusieurs auteurs se sont penché sur la problématique du choix du gradient dans la méthode dynamique (Terblanche *et al.*, 2007; Mitchell & Hoffmann, 2010; Santos *et al.*, 2011), sur l'utilisation de différentes mesures (Hoffmann *et al.*, 1997; Berrigan, 2000; Hazell & Bale, 2011) et sur le choix des points finaux ou « *endpoints* » (Folk *et al.*, 2007). Chez les fourmis, si certains auteurs se sont déjà intéressés à l'effet du gradient pour la méthode dynamique (Hahn *et al.*, 2008; Chown *et al.*, 2009; Ribeiro *et al.*, 2012) notre étude est la première à récapituler l'ensemble des protocoles présents dans la littérature pour ce type de tests.

1. 4. 1. Comparaison entre méthode dynamique et statique

La méthode dynamique est la plus utilisée dans la littérature. Les auteurs mettent en avant sa pertinence d'un point de vue écologique puisque dans le milieu naturel les individus sont soumis à une augmentation graduelle des températures (Rezende *et al.*, 2011; Nguyen *et al.*,

2014). Cependant cet argument est contestable pour les fourmis, comme il peut l'être aussi pour d'autres organismes, car souvent elles sont exposées à des changements brusques de température. Par exemple, les fourmis du genre *Cataglyphis*, habitant des zones arides, vont passer d'une température de confort inférieure à 30°C à l'intérieur de leur nid, à une température extrême dépassant les 50°C au sol lorsqu'elles sortent fourrager (Lenoir *et al.*, 2013), et cela en quelques secondes. De même, l'hétérogénéité de certains habitats (milieu forestier, par exemple) accompagnée du déplacement du soleil au cours de la journée, conduit à des conditions microclimatiques diverses auxquelles les individus peuvent être exposés soudainement (Pincebourde *et al.*, 2007; Spicer *et al.*, 2017).

D'un autre côté, la méthode dynamique est plus longue que la statique ce qui a forcément des conséquences sur les résultats observés. Ainsi, elle va favoriser l'acclimatation des individus et permettre la mise en place de mécanismes physiologiques comme l'expression d'*Heat Shock Proteins* (Hoffmann *et al.*, 2003; Terblanche *et al.*, 2007; Chown *et al.*, 2009; Nyamukondiwa & Terblanche, 2010; Sørensen *et al.*, 2013; Nguyen *et al.*, 2014). Néanmoins, la méthode dynamique peut aussi avoir un impact négatif sur l'état nutritionnel ou l'hydratation des individus (Nguyen *et al.*, 2014). De même, pour les différents gradients de température utilisés, plus le gradient est lent et plus les effets d'autres facteurs peuvent biaiser l'étude (Rezende *et al.*, 2011) conduisant à une sous-estimation de la résistance à la température (Mitchell & Hoffmann, 2010). Le choix de la température de départ va également jouer sur le temps de déroulement du test. Quant à la méthode statique, le temps d'exposition est déterminé par l'expérimentateur de façon arbitraire ainsi que le choix des températures testées. Ceci a son importance car plus le temps d'exposition est long et plus les individus ont de chance de mourir, et plus la température est élevée, plus les individus mourront rapidement. Ces choix vont ainsi influencer les mesures recherchées. Afin de permettre la comparaison entre différentes études, il serait donc souhaitable que ces paramètres soient déterminés au préalable par consensus.

La plupart des auteurs emploient la CTMax comme mesure avec la méthode dynamique mais ceci sous-entend que les observateurs soient qualifiés pour déterminer les différents *endpoints* (Mitchell *et al.*, 1993; Lighton & Turner, 2004) et que le dispositif permette d'observer les individus sans encombre tout le long du test. En tout état de cause,

l'acuité de l'expérimentateur peut avoir un grand impact sur ces mesures. C'est pour ces raisons que dans notre étude nous avons choisi de mesurer l'ULT50. En effet, déterminer visuellement la mort des individus est plus objectif que déterminer les spasmes musculaires, la paralysie ou encore la perte de coordination musculaire. Par ailleurs, l'ensemble de nos dispositifs ne nous permettaient pas d'observer les individus en continu. Cependant il faut garder à l'esprit que CTMax et ULT50 ne mesurent pas la même chose : alors que la CTMax correspond à la température létale écologique, c'est-à-dire, la température à laquelle les individus ne peuvent plus échapper dans le milieu naturel aux conditions mortelles (Cowles & Bogert, 1944; Schumacher & Whitford, 1974; Kay & Whitford, 1978), l'ULT50 est la température létale physiologique à laquelle a réellement lieu la mort de l'individu.

Nos résultats montrent une corrélation entre la méthode dynamique (four) et la méthode statique (plaque chauffante et bain-marie) pour les espèces de la sous-famille des Myrmicinae mais pas pour celles de la sous-famille des Formicinae. Nous retrouvons ce même résultat entre les deux gradients utilisés dans la méthode dynamique. Cette différence entre les deux sous-familles est certainement due aux tubes employés pour contenir les fourmis dans le bain-marie et le four. En effet, les Formicinae peuvent lancer des jets d'acide en situation de stress, contrairement aux Myrmicinae, ce qui peut entraîner leur mort dans un environnement confiné. Ce biais conduit à une sous-estimation de la ULT50. En outre, les valeurs obtenues pour les Myrmicinae avec les deux gradients de température sont quasiment les mêmes, ce qui est contraire aux résultats obtenus chez d'autres insectes comme chez la Drosophile (Overgaard *et al.*, 2012), la mouche tsétsé (Terblanche *et al.*, 2007) ou encore chez la fourmi d'Argentine (Chown *et al.*, 2009). Pour l'ensemble de ces organismes, la résistance à la température est augmentée lorsqu'ils sont exposés à des gradients plus rapides. Toutefois, Chown *et al.*, (2009) ont utilisé dans leur étude sur la fourmi d'Argentine deux gradients différents d'un facteur 10 ($0,05^{\circ}\text{C min}^{-1}$ et $0,5^{\circ}\text{C min}^{-1}$) alors que le notre ne varie que d'un facteur 2 ce qui n'est peut-être pas suffisant pour observer des différences. Nous avons également vu que la variabilité chez les Formicinae est plus importante que chez les Myrmicinae ce qui peut être lié à la plus grande diversité géographique de ces premières : chez les Formicinae nous avons testé des espèces en provenance de climats tempéré, désertique, méditerranéen et tropical, tandis que chez les Myrmicinae nous avons uniquement testé des espèces de climats tempéré et

méditerranéen. Ces premiers résultats nous indiquent deux choses : 1) le choix du dispositif devra être fait en fonction des espèces étudiées (Myrmicinae ou Formicinae); 2) au moins pour les Myrmicinae, ces méthodes sont corrélées entre elles, et donc les différences de résistance entre espèces sont les mêmes quel que soit la méthode utilisée.

1. 4. 2. Comparaison entre dispositifs pour la méthode statique

Les résultats obtenus avec nos deux dispositifs utilisés dans la méthode statique (plaque chauffante et bain-marie) sont corrélés pour les Myrmicinae mais pas pour les Formicinae, certainement pour la même raison que nous avons expliquée précédemment. Les ULT50 estimées sont supérieures avec la plaque chauffante qu'avec le bain-marie. En effet, ces deux dispositifs produisent deux types de chaleurs différentes : tandis que la plaque génère des couches thermiques (plus on s'éloigne de la surface et moins il fait chaud), le bain-marie crée un environnement thermique uniforme. Kaspari *et al.*, (2015) ont trouvé une corrélation entre la taille des individus et la résistance à la température mesurée avec une plaque chauffante tandis qu'il n'y en a pas lorsque le test est réalisé avec un bain-marie. La raison est que, comme nous l'avons indiqué dans l'introduction générale (p. 34), plus les individus sont grands et mieux ils résistent à la chaleur (Cerdá & Retana, 1997a; Hurlbert *et al.*, 2008; Sommer & Wehner, 2012; Kaspari *et al.*, 2015; Boulay *et al.*, 2017).

Contrairement aux résultats de Kaspari *et al.*, (2015), nous n'obtenons pas de corrélation entre la longueur du tibia et la résistance à la température mesurée avec la plaque chauffante. En revanche, les fourmis présentes dans les régions arides du genre *Cataglyphis* présentent les plus longues pattes et la plus haute ULT50. En effet, ce type d'adaptation morphologique prend tout son sens pour des espèces exposées dans leur milieu naturel à des températures extrêmes. Il serait néanmoins intéressant de corriger nos résultats en tenant compte de la phylogénie car les ULT50 des espèces appartenant à un même genre sont très similaires. Pour le moment, la relation phylogénétique entre les espèces étudiées est encore mal connue.

Tout comme la taille, d'autres caractères morphologiques peuvent affecter la résistance à la température. La couleur peut notamment avoir un effet important sur la réflexion de chaleur. On peut s'attendre par exemple que les fourmis rouges résistent mieux aux fortes températures que les fourmis noires. Spicer *et al.*, (2017) ont déjà montré que des

fourmis peintes en blanc cumulent moins de chaleur que des fourmis peintes en noir. Cependant, le choix de la couleur dans cette étude n'est pas pertinent car on ne trouve pas de fourmis blanches dans la nature.

1. 4. 3. Long terme et court terme

La corrélation entre les mesures de résistance au chaud à court et à long terme est négative pour les Formicinae mais n'est pas significative pas pour les Myrmicinae. Comme pour le bain-marie, l'environnement thermique dans l'étuve est uniforme contrairement à la plaque et donc ici aussi, les avantages morphologiques comme les plus longues pattes de certaines espèces peuvent favoriser la résistance à la température sur la plaque mais pas dans l'étuve. En outre, une plus grande proportion en hydrocarbures cuticulaires linéaires et saturés (Gibbs & Pomonis, 1995) vont favoriser la résistance à la dessiccation ce qui est étroitement lié à la résistance à la température (voir Introduction générale p. 36). Cependant, l'eau présente dans les tubes introduits dans l'étuve limite les pertes en eau. D'autres adaptations comme la production de *Heat shock proteins* lors d'une exposition à des températures élevées vont également favoriser la tolérance thermique des individus (Neven, 2000). L'effet bénéfique de ces *Heat shock proteins* n'est néanmoins utile qu'à court terme car lors d'une longue exposition à des températures élevées les dommages excèdent la fonction protectrice de ces protéines (Neven, 2000). Une forte teneur en phosphore peut aussi favoriser la résistance aux températures extrêmes (Kaspari *et al.*, 2016). Une possible différence dans la teneur en phosphore proviendrait des différents régimes alimentaires de nos espèces. Cet élément pourrait agir au niveau des ribosomes lors de l'activation des *Heat shock proteins* et/ou agir au niveau métabolique. L'absence de corrélation pour le groupe des Myrmicinae est peut être due au fait qu'on a testé beaucoup plus de genres différents que pour les Formicinae (pour les premières on a 9 genres pour un total de 14 espèces alors que pour les deuxièmes on a 6 genres pour 22 espèces dont 14 appartenant uniquement à deux genres). Le fait que la plus grande partie des Formicinae soient phylogénétiquement proches favorise la corrélation.

La résistance au froid à court et long terme n'était pas corrélée. Plusieurs réponses physiologiques qui se succèdent lors d'une exposition au froid avant d'atteindre le *Chill coma* (Macmillan & Sinclair, 2011) et une longue exposition peut favoriser la mise en place de

mécanismes physiologiques de protection (Somme, 1999) contrairement à une exposition de courte durée. Cependant, lorsqu'on regarde la distribution des espèces le long de l'axe Y, c'est-à-dire, le long de l'axe de résistance au froid à long terme, elle correspond avec l'origine des espèces aussi bien pour les Formicinae que pour les Myrmicinae. Ainsi, les espèces qui se trouvent au-dessus de 0, c'est-à-dire, celles qui résistent le plus au froid, sont les espèces originaires de zones tempérées, tandis que les espèces qui se trouvent en dessous de 0 et qui donc résistent le moins au froid, sont les espèces tropicales. Souvent les variations de résistance au froid interspécifiques correspondent aux variations climatiques observées le long de gradients latitudinaux et altitudinaux alors que ceci n'est toujours pas le cas pour la résistance au chaud (Addo-Bediako *et al.*, 2000; Bishop *et al.*, 2017).

1. 4. 4. Résistance au chaud et au froid

La résistance au chaud et la résistance au froid ne sont pas corrélées que ce soit pour les méthodes à court terme (plaque chauffante et chill coma recovery time) ou à long terme. A l'égal de ce qui a été observé chez d'autres insectes comme la *Drosophile* (Sørensen *et al.*, 2015), il n'existe pas de compromis ou *trade-off* entre ces deux résistances. Bishop *et al.*, (2017) ont trouvé que la CTMin des fourmis le long d'un gradient altitudinal varie significativement contrairement à la CTMax. De même, il n'existe pas de corrélation entre ces deux mesures dans une communauté de fourmis de forêt (Kaspari *et al.*, 2015). En effet, ni les mécanismes physiologiques (Neven, 2000; Macmillan & Sinclair, 2011) ni les bases génétiques (Hercus *et al.*, 2000; Anderson *et al.*, 2005) sous-jacents ne sont les mêmes dans les réponses au chaud et au froid.

Le protocole utilisé dans l'étude du *chill coma recovery time* (Angilletta *et al.*, 2007; Boyles *et al.*, 2009) présente tout de même quelques défaillances : certains individus qui sont complètement récupérés suite à l'exposition au froid ne se décident pas à sortir du cercle et restent sur place tandis que d'autres qui n'arrivent pas à se mettre debout sortent du cercle car ils roulent sur eux-mêmes. C'est pour cela qu'il serait plus judicieux de prendre un autre point de référence comme par exemple le temps que l'individu prend à se mettre en position debout.

1. 4. 5. Autres mesures

D'après la révision bibliographique, nombreuses sont les mesures à être définies par plusieurs points finaux ou *endpoints*. Certains auteurs se sont déjà interrogés sur l'équivalence de ces différents points aussi bien chez les vertébrés (Lutterschmidt & Hutchison, 1997b) que chez les insectes, en particulier chez la Drosophile (Hoffmann *et al.*, 1997; Berrigan, 2000; Folk *et al.*, 2007; Hazell & Bale, 2011). Ces études montrent qu'il n'y a pas de corrélation entre ces différents indexes. Par conséquent, le choix des *endpoints* est crucial lors des études de résistance à la température. En effet, les gènes impliqués dans les différentes réponses que l'on peut observer ne sont pas forcément les mêmes (Hoffmann *et al.*, 1997; Berrigan, 2000). De plus, comme on a déjà pu le dire précédemment, déterminer ces différents indexes va dépendre de la qualification de l'observateur à les distinguer ce qui peut introduire un biais entre les différentes études. Des dispositifs comme le thermo-respiromètre (Lighton & Turner, 2004) ou le potentiomètre (Francke *et al.*, 1986; Cannon & Fell, 1992; James *et al.*, 2002; Hahn *et al.*, 2008) vont permettre de déterminer des mesures plus objectives comme l'ouverture des spiracles caractéristique de la CTMax.

1. 5. Conclusion

Il existe dans la littérature un grand nombre de méthodes, mesures et dispositifs utilisés dans les tests de résistance à la température chez les fourmis. Pour que les résultats soient comparables, il faudrait fixer un protocole standard. Cependant, le choix de celui-ci dépend de l'espèce d'étude et de la question posée. De plus, il faut tenir compte de l'aspect logistique et notamment du temps et du nombre d'individus nécessaire à la réalisation des tests : la méthode dynamique peut être avantageuse en termes d'échantillonnage mais en fonction du gradient choisi elle peut s'avérer longue. Il faut également garder à l'esprit que des facteurs intrinsèques aux individus peuvent influencer la résistance à la température comme l'âge ou l'état nutritionnel (Bowler & Terblanche, 2008; Nguyen *et al.*, 2014). Comprendre exactement les résultats obtenus avec une méthode ou une autre aidera à mieux connaître la tolérance thermique des espèces et à réaliser des prévisions plus précises sur leur distribution dans un contexte de changement climatique. Par ailleurs, ces divergences méthodologiques rendent les études macro écologiques qui utilisent les

données de résistance à la température présentes dans la littérature pour faire des comparaisons à grande échelle difficiles à interpréter.

CHAPITRE 2

La plasticité phénotypique :
Mécanisme de réponse clé face au
stress thermique

Prólogo

Este capítulo ha sido objeto de mi primer artículo « *Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?* » publicado en la revista *The Science of Nature*. En este estudio hemos testado el efecto de cuatro temperaturas (20, 24, 28 o 32°C) sobre el desarrollo y la resistencia a la temperatura de los adultos de *Aphaenogaster senilis*. Los resultados muestran una velocidad de desarrollo nula a 20°C y que aumenta a temperaturas más altas. Además, los adultos son de menor tamaño cuando la temperatura aumenta. En los tests de resistencia a la temperatura, las hormigas criadas a 28 y 32°C tienen una temperatura letal 2°C superior a la temperatura letal de las hormigas criadas a 24°C. De este modo, las hormigas criadas a altas temperaturas son más termoresistentes a pesar de su menor tamaño. *A. senilis* mediante el mecanismo de plasticidad fenotípica puede ajustar rápidamente su resistencia a la temperatura en respuesta a las condiciones ambientales y esto, independientemente de adaptaciones morfológicas. Este mecanismo puede ser especialmente importante en el contexto actual de cambio climático.

Avant-propos

Ce chapitre a fait l'objet de mon premier article « *Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?* » publié dans le journal *The Science of Nature*. Dans cette étude nous avons testé l'effet de quatre températures (20, 24, 28 ou 32°C) sur le développement et la résistance à la température des adultes chez *Aphaenogaster senilis*. Nos résultats montrent une vitesse de développement nulle à 20°C et qui augmente aux températures plus élevées, avec une production d'adultes de plus petite taille lorsque la température augmente. Lors des tests de résistance à la température, les fourmis élevées à 28 et 32°C présentent une température létale de 2°C supérieure à celle des fourmis élevées à 24°C. Ainsi, les fourmis élevées à hautes températures sont plus thermorésistantes malgré leur plus petite taille. *A. senilis* par le mécanisme de plasticité phénotypique peut ajuster rapidement sa résistance à la température en réponse aux conditions locales et cela indépendamment des adaptations morphologiques. Ce mécanisme peut être particulièrement important dans le contexte actuel de réchauffement climatique.

Article : Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?



Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?

Cristela Sánchez Oms^{1,2} · Xim Cerdá¹ · Raphaël Boulay² 

Received: 24 February 2017 / Revised: 12 April 2017 / Accepted: 21 April 2017
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017

Abstract Unlike natural selection, phenotypic plasticity allows organisms to respond quickly to changing environmental conditions. However, plasticity may not always be adaptive. In insects, body size and other morphological measurements have been shown to decrease as temperature increases. This relationship may lead to a physiological conflict in ants, where larger body size and longer legs often confer better thermal resistance. Here, we tested the effect of developmental temperature (20, 24, 28 or 32 °C) on adult thermal resistance in the thermophilic ant species *Aphaenogaster senilis*. We found that no larval development occurred at 20 °C. However, at higher temperatures, developmental speed increased as expected and smaller adults were produced. In thermal resistance tests, we found that ants reared at 28 and 32 °C had half-lethal temperatures that were 2 °C higher than those of ants reared at 24 °C. Thus, although ants reared at higher temperatures were smaller in size, they were nonetheless more thermoresistant. These results show that *A. senilis* can exploit phenotypic plasticity to quickly adjust its thermal resistance to local conditions and that this process is independent of morphological adaptations. This mechanism may be particularly relevant given current rapid climate warming.

Keywords Phenotypic plasticity · Ants · *Aphaenogaster senilis* · Rearing temperature · Thermal resistance · Body size

Introduction

Predicting species' responses to global warming is one of the major challenges in ecology and evolutionary biology. Under climate change, species are expected to either modify their distributions (Parmesan et al. 1999), acclimate (Somero 2010) or adapt to new environmental conditions through natural selection (Hoffmann and Sgrò 2011). If species cannot adopt one of these solutions, they are likely to rapidly go extinct. There are numerous examples in the literature of natural populations responding to global warming with phenotypic changes, but debate exists over whether such changes are caused by natural selection or phenotypic plasticity (Merilä and Hendry 2014). Unlike natural selection, which acts over long time spans, phenotypic plasticity allows an organism to quickly respond to environmental conditions without relying on genotypic modifications. Phenotypic plasticity may therefore be particularly relevant in the context of rapid global warming (Chown et al. 2007; Berg et al. 2010). However, its utilisation by non-model organisms is largely unknown and probably underestimated.

Ants abound in almost all terrestrial ecosystems, where they serve important ecological functions. As ectotherms, their physiological performance is directly dependent on environmental temperatures, and they may be among the species with the greatest sensitivity to global warming. Temperature strongly affects many features of ant behaviour, ontogeny and ecology. For example, when faced with extreme temperatures, ants alter daily and seasonal foraging activity as well as prey choice (Traniello et al. 1984; Marsh 1985; Fernández-Escudero and Tinaut 1998; Amor et al. 2011; Jayatilaka

Communicated by: Alain Dejean

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00114-017-1464-6) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Raphaël Boulay
raphael.boulay@univ-tours.fr

¹ Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avenida Americo Vesputio 26, 41092 Sevilla, Spain

² Institute of Insect Biology, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France

et al. 2011). Moreover, in hot habitats, there is a shift towards solitary foraging since high temperatures limit the efficacy of trail pheromones (van Oudenhove et al. 2011, 2012). Temperature is also a major structuring factor at the community level (Andersen 1995; Bestelmeyer 2000; Retana and Cerdá 2000; Wittman et al. 2010). In particular, in Mediterranean regions, behaviourally dominant species are often heat intolerant and risk averse, while behaviourally subordinate species tend to be heat tolerant and risk prone (Cerdá et al. 1998). Thus, species-specific differences in thermotolerance allow local coexistence via temporal niche partitioning: dominant species are active at dawn and dusk, whereas subordinate species are active around midday. In turn, this pattern has major consequences for ant interactions with other taxa, including plants (Boulay et al. 2007a, 2009a).

Thermophilic ants have numerous adaptations that allow them to cope with elevated temperatures (Boulay et al. 2017), including the enhanced synthesis of heat-shock proteins (Gehring and Wehner 1995; Ślipiński et al. 2015), low metabolic rates and limited cuticular transpiration (Gibbs and Pomonis 1995; Cerdá and Retana 2000). In addition, increased body size may greatly improve heat resistance (Cerdá and Retana 1997; Clémencet et al. 2010). First, since larger insects tend to have lower surface area-to-volume ratios, larger workers have lower desiccation rates than do small workers (Lighton and Feener 1989; Hood and Tschinkel 1990; Kaspari 1993). Second, Lighton et al. (1994) reported that larger ants can store more water. Third, body size is positively associated with maximum foraging time (Lighton and Feener 1989) and foraging temperature (Rissing and Pollok 1984). Long-legged ants can distance their bodies from hot surfaces and can run faster, which enhances convective cooling (Hurlbert et al. 2008; Sommer and Wehner 2012).

In this study, we analysed how the temperatures experienced by larvae and pupae affected thermal resistance in adults in the thermophilic species *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). To date, this question has received little attention in ants. In *Camponotus rufipes*, Weidenmüller et al. (2009) showed that pre-imagos exposed to warmer temperatures had higher temperature response thresholds and temperature preferences as adult brood-tending workers. However, insect developmental time is known to be shorter when temperatures are higher and the result is smaller adults (Atkinson 1994; Forster and Hirst 2012). In ants, morphological traits present a high degree of phenotypic plasticity (Purcell et al. 2016) and high temperatures have also been reported to reduce developmental time (Brian 1973; Porter 1988; Southerland 1988; Abril et al. 2010). This situation could lead to a physiological conflict, in which warmer developmental temperatures actually reduce adult thermal resistance by decreasing the average adult body size or by increasing its variance. To test this hypothesis, we examined how temperature affected developmental speed in

larvae and then measured the size and thermal resistance of the resulting adults.

Materials and methods

Model system

Aphaenogaster senilis is a thermophilic ant found in the western Mediterranean basin (Cagniant and Ledoux 1974). It is strictly monogynous (Boulay et al. 2007b), and its nests contain an average of 1260 ± 69 monomorphic workers (Boulay et al. 2010). Fifty-seven colonies were collected in Doñana National Park ($37^{\circ} 1' N$, $6^{\circ} 33' W$, Huelva Province, SW Spain) from November 2009 to March 2014. They were all maintained in the same rearing room at $23 \pm 2^{\circ} C$, given ad libitum access to water and fed twice a week with sliced mealworms (*Tenebrio molitor*).

Experimental design

A total of 72 experimental groups were created; each contained 150 workers and 20 first-instar larvae. Forty-two of the field-collected colonies were used to create one experimental group each. The other 15 colonies were large enough to create two experimental groups each. The experimental groups were kept in artificial nests in glass tubes (diameter x length 2×20 cm) half-filled with water behind a cotton plug. The nests were connected to foraging arenas (length x width x height $18 \times 11.5 \times 7.5$ cm), whose walls were covered in Fluon to prevent the ants from escaping. The experimental groups were kept in environmental chambers at 20, 24, 28 or $32^{\circ} C$ (18 experimental groups per condition). They were maintained in complete darkness and fed a diced mealworm twice weekly. Experimental groups created from the same colonies were assigned to different treatments.

Data measurements

The number of larvae that reached the pupal stage and the number of pupae of each caste (worker, male or queen) were recorded every 3 days for 103 days. A picture of each pupa was taken, and its body length was measured to the nearest 0.005 mm using ImageJ software (Schneider et al. 2012). New pupae were transferred into round plastic containers (diameter x height 8.5×4 cm); they were cared for by ten workers, which were marked with a dot of paint on their gasters to distinguish them from newly emerged workers. The boxes were connected to a glass tube (diameter x length 2×20 cm) half-filled with water behind a cotton plug. The number of pupal eclosions and the survival of the callows over their first 2 weeks of life were recorded. Pupae and callows

were kept at the same treatment temperature as larvae (20, 24, 28 or 32 °C).

The thermal resistance of the callows was estimated using half-lethal temperatures (hereafter, LT50). Randomly chosen ants from the same colony and temperature treatment were placed in groups of four on an electric Plactronic Selecta hot plate set to 48 °C; they remained on the hot plate for 10 min. The number of ants that died was recorded. Then, the hot plate temperature was increased by 1 °C, and the test was repeated using another group of ants. The procedure was repeated ten times in total (i.e., until the temperature reached 57 °C). At the end of each test, all the ants, whether dead or alive, were put in 70% alcohol until further morphological measurements could take place. For each worker, two traits were measured using ImageJ software: mesosoma length in profile when the ant was in an extended position and right hindleg length (from femur to tarsus). We then also calculated the ratio between mesosoma length and hindleg length (hereafter, mesosoma/leg length ratio).

Data analysis

The data were analysed using R (RStudio-Team 2016). A series of generalised linear mixed models (GLMMs) were fitted to the data using the LME4 and lmerTest packages (Bates et al. 2015; Kuznetsova et al. 2015). In all the GLMMs, colony identity and the year of colony collection were included as random factors. Pairwise comparisons were performed using the *relevel* function in the stats package (RCore-Team 2015). First, we tested the effect of developmental temperature on the numbers of worker pupae produced (model 1; Poisson link function) and on the time to pupation (model 2; Gaussian link function). Then, we tested whether developmental temperature affected the probability that worker pupae reached eclosion (model 3; binomial link function) and that callows survived at least 2 weeks (model 4; binomial link function). The homogeneity of variance of pupae and callow worker morphological traits among temperature treatments was tested with the Levene's test. Since the variance of pupae length was significantly different (see below), we tested whether developmental temperature affected pupae length using a Kruskal-Wallis and a Dunn's post hoc test (Bonferroni-adjusted for multiple comparisons). The variance of callow worker morphological traits did not differ among treatments. Thus, we tested whether developmental temperature affected callow mesosoma length, leg length and the mesosoma/leg length ratio (models 5 to 7; Gaussian link function).

The results of the thermal resistance tests (death or survival) were analysed using a model where developmental temperature and hot plate temperature were explanatory variables (model 8; binomial link function). LT50s and their standard errors were estimated for each temperature treatment using the

dose.p function in the MASS package (Venables and Ripley 2002). We also determined, for each developmental temperature, whether the probability of death at a given temperature depended on mesosoma length, leg length or the mesosoma/leg length ratio (models 9 to 11, binomial link function). Unless otherwise mentioned, model-adjusted means were obtained and standard errors were calculated from the parameter estimates (Littell et al. 1996).

Results

The effect of temperature on ant development and survival

Across all treatments, most of the pupae belonged to the worker caste (66, 85, 91 and 98% at 20, 24, 28 and 32 °C, respectively). Significantly more worker pupae were produced at 32 and 28 °C than at 24 °C (model 1: $z_{32-24} = -2.63$, $P = 0.0085$; $z_{28-24} = -2.36$, $P = 0.018$) and 20 °C (model 1: $z_{32-20} = -6.23$, $P < 0.0001$; $z_{28-20} = -6.05$, $P < 0.0001$) and at 24 °C than at 20 °C (model 1: $z_{24-20} = -5.34$, $P < 0.0001$). There was no significant difference between 28 and 32 °C (model 1: $z_{28-32} = 0.55$, $P = 0.5811$) (Fig. 1a). The numbers of males produced were 1 at 20 °C, 16 at 24 °C, 11 at 28 °C, and 2 at 32 °C. Only three queen pupae were produced: 2 at 28 °C and 1 at 32 °C.

Larval developmental times differed significantly among temperature treatments. Worker pupae were produced significantly faster at 32 and 28 °C than at 24 and 20 °C (model 2: $t_{32-24} = 11.26$, $P < 0.0001$; $t_{32-20} = 6.23$, $P < 0.0001$; $t_{28-24} = 11.69$, $P < 0.0001$; $t_{28-20} = 6.05$, $P < 0.0001$) and at 24 °C than at 20 °C (model 2: $t_{20-24} = -2.26$, $P = 0.024$). However, there was no significant difference between 28 and 32 °C (model 2: $t_{32-28} = -0.71$, $P = 0.48$) (Fig. 1b).

Because there was a general failure to develop at 20 °C, this temperature was excluded from further analyses. There was no significant difference in the proportion of worker pupae that reached eclosion among the temperature treatments (model 3: $z_{24-28} = -0.68$, $P = 0.49$; $z_{24-32} = -1.59$, $P = 0.11$; $z_{28-32} = -0.98$, $P = 0.33$). However, the mortality of callow workers was significantly higher at 28 and 32 °C than at 24 °C (model 4: $z_{24-28} = 2.83$, $P = 0.005$; $z_{24-32} = 3.03$, $P = 0.002$) (Fig. 2). Few males and queens eclosed: one male emerged at 24 °C, two males and one queen emerged at 28 °C and one male emerged at 32 °C.

The effect of temperature on pupal and adult morphology

Only worker pupae were measured since almost no males or queens were produced. The variance of pupae length was significantly greater at 28 °C than at 24 and 32 °C (Levene's test: 24–28: $F_{1,1} = 5.29$, $P = 0.022$; 32–28: $F_{1,1} = 8.36$,

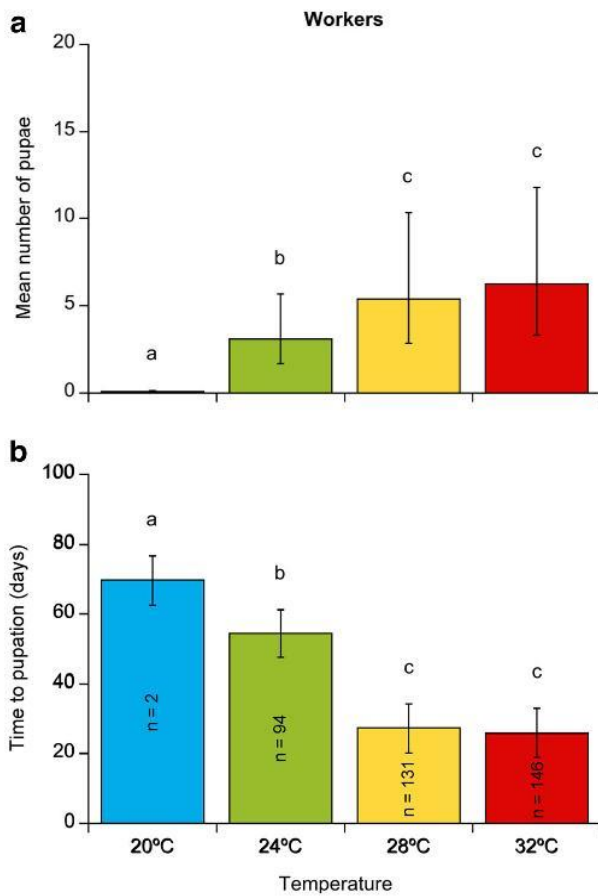


Fig. 1 Number of worker pupae produced (**a**; mean \pm SE) and time to pupation (in days) for workers (**b**; mean \pm SE) reared at four different temperatures. The different letters indicate significantly different means ($P < 0.05$)

$P = 0.004$; 24–32: $F_{1,1} = 0.07$, $P = 0.78$). Moreover, pupae length was significantly different among temperature

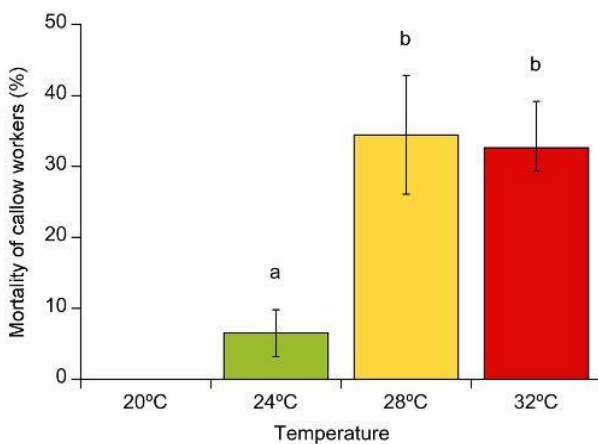


Fig. 2 Mortality (%; mean \pm SE) of callow workers reared at four different temperatures. The different letters indicate significant differences ($P < 0.05$). There was no data for the 20 °C treatment

treatments ($\chi^2 = 44.54$, $df = 2$; $P < 0.0001$). Worker pupae reared at 24 °C were significantly longer than those reared at 28 and 32 °C (Fig. 3; $P_{24-28} < 0.0001$; $P_{24-32} = 0.0001$). The length of worker pupae reared at 28 and 32 °C was not significantly different ($P_{28-32} = 1$).

The variance of callow worker morphological traits did not differ among treatments (mesosoma: $F_{1,2} = 1.20$, $P = 0.3$; leg: $F_{1,2} = 1.04$, $P = 0.35$; mesosoma to leg length ratio: $F_{1,2} = 1.77$, $P = 0.17$). Callow workers reared at 24 °C had longer mesosomas than callow workers reared at 28 and 32 °C (model 5: $t_{24-28} = -2.54$, $P = 0.02$; $t_{24-32} = -2.81$, $P = 0.01$). The mesosomas of callow workers reared at 28 and 32 °C did not significantly differ in length (model 5: $t_{28-32} = -0.368$, $P = 0.71$). Leg length was similar among treatments (model 6: $F_{2,48} = 1.24$, $P = 0.299$). However, callow workers reared at 24 and 28 °C had greater mesosoma/leg length ratios than callow workers reared at 32 °C (Fig. 4; model 7: $t_{24-32} = -3.21$, $P = 0.001$; $t_{28-32} = -2.13$, $P = 0.035$). There was no difference between 24 and 28 °C (model 8: $t_{24-28} = -1.04$, $P = 0.3$).

Thermal resistance

Temperature treatment had a major effect on adult thermal resistance. Ants reared at 24 °C were significantly less resistant to thermal stress than those reared at 28 and 32 °C (Fig. 5; model 8: $z_{24-28} = -3.87$, $P = 0.0001$; $z_{24-32} = -3.59$; $P = 0.0003$). The LT50s for ants reared at 24, 28 and 32 °C were 50.55 ± 0.27 , 52.47 ± 0.21 and 52.22 ± 0.3 °C, respectively. Within treatments, the thermal resistance of callow workers was not significantly related to any of the morphological measurements (models 9–11; Supplementary Material, Tables S1, S2 and S3).

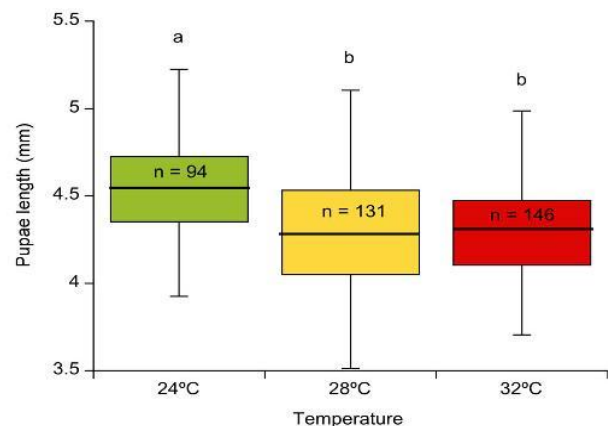


Fig. 3 Length of worker pupae reared at four different temperatures. In the boxplots, the boxes indicate the inter quartiles (Q1, Q3) and central lines within the boxes indicate median. The different letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$)

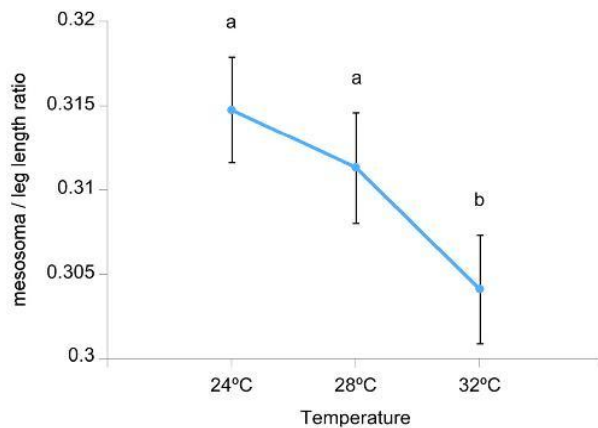


Fig. 4 Mesosoma/leg length ratio (mean ± SE) of callow workers reared at three different temperatures

Discussion

The results of our study show that variation in temperature experienced during development and the early adult life can result in significant plasticity in ant development and thermal resistance. Higher rearing temperatures enhanced developmental success and reduced both developmental duration and callow size. As a consequence, when larvae and pupae were reared at higher temperatures, they produced smaller callows. However, smaller workers were more thermoresistant than larger workers and, within temperature treatments, there was no relationship between body size and thermal resistance. These results show that *A. senilis* has a tremendous capacity to adjust its thermal resistance based on local conditions.

Development was limited at low temperatures: at 20 °C, almost no brood developed, even over a relatively long period of time. Similar temperature constraints have been observed in *Solenopsis invicta* (Porter 1988), *Linepithema humile* (Abril et al. 2010) and *Aphaenogaster rudis* (Southerland 1988). In

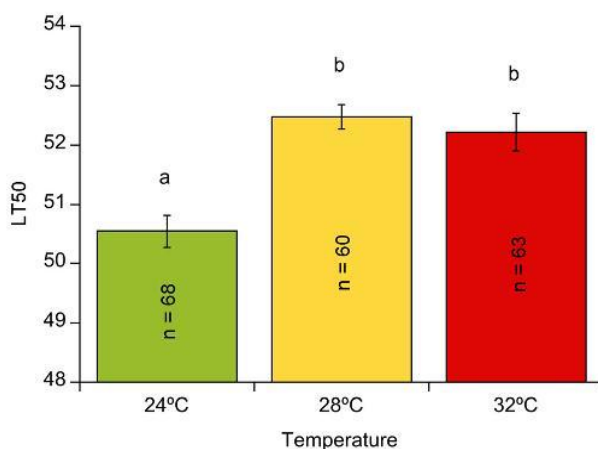


Fig. 5 Half-lethal temperatures (±SE; °C) for callow workers reared at three different temperatures

nature, workers move larvae within the nest, placing them at the temperature that most favours development (Hölldobler and Wilson 1990; Anderson and Munger 2003). For example, in early spring, *A. senilis* workers place the pupae just below the ground surface, where temperatures are warmest. Our results suggest that the optimum developmental temperature for *A. senilis* is approximately 30 °C, which is similar to that of species such as *Camponotus mus* (Roces and Núñez 1989) and *S. invicta* (Porter and Tschinkel 1993). The high rates of pupal survival at all temperatures indicates that this developmental phase was the most resistant to temperature variation.

Most pupae were workers, but a few males and queens were also produced. Some males could be the progeny of workers. Indeed, Boulay et al. (2009b) found that *A. senilis* workers in orphaned groups laid eggs that yielded males and that male production increased about 3 months after orphaning, which is the duration of our study. Villalta et al. (2015) further reported that only a small proportion of individuals laid eggs and that this proportion decreased with group size. In our study, adult workers mortality may have impacted the number of egg-laying workers, especially at high temperature treatments which is known to reduce since worker longevity (Calabi and Porter 1989). Moreover, the higher temperatures could have directly inhibited worker laying capacity or have enhanced egg death, as in *L. humile* (Abril et al. 2010). Regarding queens, only three were produced across all treatments. In *A. senilis*, queens form from young bipotent larvae that, until the second instar, can develop into either queens or workers, depending on their social environment (Boulay et al. 2009b). Low queen production may have been due to a greater mortality rate of the workers that cared for the larvae since queen production increases with group size (Ruel et al. 2012).

Ants reared at higher temperatures had greater thermal resistance. The LT50 of callow workers reared at 24 °C was about 2 °C lower than the LT50 of callow workers reared at 28 and 32 °C. However, higher temperatures speeded up development and, consequently, decreased pupa size, as is usually the case in insects (Atkinson 1994; Forster and Hirst 2012). In callow workers, mesosoma length decreased with rearing temperature, whereas leg length was not significantly affected. Thus, the mesosoma/leg length ratio decreased with temperature: workers reared at higher temperatures had longer legs relative to the length of their mesosomas than did workers reared at cooler temperatures. These results suggest that the greater thermal resistance of workers reared at higher temperatures did not result from morphological differences. This finding contrasts with what was observed in *Cataglyphis* desert ants, where larger workers resisted heat shocks longer than did smaller workers (Cerdá and Retana 1997; Clémencet et al. 2010). Indeed, a non-morphological mechanism or mechanisms may be in play. Traits that could be sufficiently plastic in response to variable rearing temperatures include heat-shock protein synthesis, metabolic rate,

and/or cuticular hydrocarbon synthesis. All three factors are known to be involved in generating thermal resistance in other ants.

Given the advent of global warming, it is crucial to understand how species will respond to increasing temperatures; ectotherms are of particular interest since, unlike endotherms, their physiology is highly dependent on ambient temperatures (Huey and Stevenson 1979; Angilletta et al. 2002). Developmental plasticity could provide a quick and relatively straightforward solution to climate change. As this study highlights, only one generation is necessary to respond to changes in ambient temperatures. This is similar to what has been found in other insects. For example, developmental temperature determines the probability of surviving to a heat shock in fruit flies *Drosophila melanogaster* (Forster and Hirst 2012). It also affects cold tolerance in the butterfly *Lycaena tityrus* (Zeilstra and Fischer 2005). Alternative solutions, such as the colonisation of new geographical regions with favourable habitats (Root et al. 2003; Chen et al. 2011) or the emergence of better performing genotypes via natural selection (Hoffmann and Sgrò 2011), are also possible but would take much longer. Phenotypic plasticity allows species to be more tolerant of changes in environmental conditions (Ghalambor et al. 2007), either by allowing species to deal with new environmental conditions and thus persist long enough to adapt (Pigliucci 2001) or by facilitating evolution through genetic assimilation (Waddington 1953; West-Eberhard 2005).

Acknowledgements Cristela Sanchez Oms was supported by a PhD grant co-funded by the Centre regional government and the French Ministry of Higher Education and Research. Part of this work was supported by CNRS funds (PICS: 24698).

References

- Abril S, Oliveras J, Gómez C (2010) Effect of temperature on the development and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *J Insect Sci* 10:1–13
- Amor F, Ortega P, Cerdá X, Boulay R (2011) Solar elevation triggers foraging activity in a thermophilic ant. *Ethology* 117:1031–1039
- Andersen AN (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *J Biogeogr* 22:15–29
- Anderson K, Munger J (2003) Effect of temperature on brood relocation in *Pogonomyrmex salinus* (Hymenoptera: Formicidae). *Western North American Naturalist* 63
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27:249–268
- Atkinson D (1994) Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Adv Ecol Res* 25:1–58
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using {lme4}. *J Stat Softw* 67:1–48
- Berg MP, Kiers ET, Driessen G, van der Heijden M, Kooi BW, Kuenen F et al (2010) Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Glob Chang Biol* 16:587–598
- Bestelmeyer BT (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *J Anim Ecol* 69:998–1009
- Boulay R, Aron S, Cerdá X, Doums C, Graham P, Hefetz A et al (2017) Social life in arid environments: the case study of *Cataglyphis* ants. *Annu Rev Entomol* 62:13–21
- Boulay R, Carro F, Soriguer RC, Cerdá X (2007a) Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:2515–2522
- Boulay R, Carro F, Soriguer RC, Cerdá X (2009a) Small-scale indirect effects determine the outcome of a tripartite plant–disperser–granivore interaction. *Oecologia* 161:529–537
- Boulay R, Cerdá X, Fertin A, Ichinose K, Lenoir A (2009b) Brood development into sexual females depends on the presence of a queen but not on temperature in an ant dispersing by colony fission, *Aphaenogaster senilis*. *Ecological Entomology* 34:595–602
- Boulay R, Galarza JA, Chéron B, Hefetz A, Lenoir A, van Oudenhove L et al (2010) Intraspecific competition affects population size and resource allocation in an ant dispersing by colony fission. *Ecology* 91:3312–3321
- Boulay R, Hefetz A, Cerdá X, Devers S, Francke W, Twele R et al (2007b) Production of sexuals in a fission-performing ant: dual effects of queen pheromones and colony size. *Behav Ecol Sociobiol* 61:1531–1541
- Brian MV (1973) Temperature choice and its relevance to brood survival and caste determination in the ant *Myrmica rubra*. *Physiol Zool* 46:245–252
- Cagniant H, Ledoux A (1974) Nouvelle description d'*Aphaenogaster senilis* sur des exemplaires de la région de Banyuls-sur-Mer (P.-O.), France. *Vie Milieu Série C* 24:97–110
- Calabi P, Porter SD (1989) Worker longevity in the fire ant *Solenopsis invicta*: ergonomic considerations of correlations between temperature, size and metabolic rates. *J Insect Physiol* 35:643–649
- Cerdá X, Retana J (1997) Links between worker polymorphism and thermal biology in a thermophilic ant species. *Oikos* 78:467–474
- Cerdá X, Retana J (2000) Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos* 89:155–163
- Cerdá X, Retana J, Cros S (1998) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Funct Ecol* 12:45–55
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024–1026
- Chown SL, Slabber S, McGeoch MA, Janion C, Leinaas HP (2007) Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:2531–2537
- Clémencet J, Coumault L, Odent A, Doums C (2010) Worker thermal tolerance in the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Soc* 57:11–15
- Fernández-Escudero I, Tinaut A (1998) Heat-cold dialectic in the activity of *Proformica longisetata*, a thermophilous ant inhabiting a high mountain (Sierra Nevada, Spain). *Int J Biometeorol* 41:175–182
- Forster J, Hirst AG (2012) The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Funct Ecol* 26:483–492
- Gehring WJ, Wehner R (1995) Heat shock protein synthesis and thermotolerance in *Cataglyphis*, an ant from the Sahara desert. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92:2994–2998
- Ghalambor C, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct Ecol* 21:394–407
- Gibbs A, Pomonis JG (1995) Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: the effects of chain length, methyl-branching and

- unsaturation. *Comp Biochem Physiol B: Biochem Mol Biol* 112: 243–249
- Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479–485
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press, Blackwell Science Ltd
- Hood GW, Tschinkel WR (1990) Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiol Entomol* 15:23–35
- Huey RB, Stevenson R (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am Zool* 19:357–366
- Hurlbert AH, Ballantyne F, Powell S (2008) Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology* 33:144–154
- Jayatilaka P, Narendra A, Reid SF, Cooper P, Zeil J (2011) Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *J Exp Biol* 214:2730–2738
- Kaspari M (1993) Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96:500–507
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2015) Tests in linear mixed effects model. R package version 2.0–29
- Lighton JRB, Feener DH (1989) Water-loss rate and cuticular permeability in foragers of the desert ant *Pogonomyrmex rugosus*. *Physiol Zool* 62:1232–1256
- Lighton JRB, Quinlan MC, Feener DH (1994) Is bigger better? Water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*. *Physiol Entomol* 19:325–334
- Littell R, Milliken G, Stroup W, Wolfinger R (1996) *SAS system for mixed models*. SAS Institute, Cary Mehdiabadi
- Marsh A (1985) Thermal responses and temperature tolerance in a diurnal desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Physiol Zool* 58:629–636
- Merilä J, Hendry AP (2014) Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evol Appl* 7:1–14
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H et al (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Porter SD (1988) Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. *J Insect Physiol* 34:1127–1133
- Porter SD, Tschinkel WR (1993) Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behav Ecol Sociobiol* 32:321–329
- Purcell J, Pirogan D, Avril A, Bouyarden F, Chapuisat M (2016) Environmental influence on the phenotype of ant workers revealed by common garden experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 70:357–367
- RCore-Team (2015) *R: a language and environment for statistical computing*
- Retana J, Cerdá X (2000) Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123:436–444
- Rissing SW, Pollok GB (1984) Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 15:121–126
- Roces F, Núñez J (1989) Brood translocation and circadian variation of temperature preference in the ant *Camponotus mus*. *Oecologia* 81: 33–37
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57–60
- RStudio-Team (2016) *RStudio: integrated development environment for R*
- Ruel C, Cerdá X, Boulay R (2012) Behaviour-mediated group size effect constrains reproductive decisions in a social insect. *Anim Behav* 84: 853–860
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9:671–675
- Ślipiński P, Pomorski JJ, Kowalewska K (2015) Heat shock proteins expression during thermal risk exposure in the temperate xerothermic ant *Formica cinerea*. *Sociobiology* 62:457
- Somero GN (2010) The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers.”. *J Exp Biol* 213:912–920
- Sommer S, Wehner R (2012) Leg allometry in ants: extreme long-leggedness in thermophilic species. *Arthropod Structure & Development* 41:71–77
- Southerland MT (1988) The effects of temperature and food on the growth of laboratory colonies of *Aphaenogaster rudis* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Soc* 35:304–309
- Traniello JFA, Fujita MS, Bowen RV (1984) Ant foraging behavior: ambient temperature influences prey selection. *Behav Ecol Sociobiol* 15:65–68
- van Oudenhove L, Billoir E, Boulay R, Bemstein C, Cerdá X (2011) Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. *Naturwissenschaften* 98:1009–1017
- van Oudenhove L, Boulay R, Lenoir A, Bemstein C, Cerdá X (2012) Substrate temperature constrains recruitment and trail following behavior in ants. *J Chem Ecol* 38:802–809
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S, for the MASS package*
- Villalta I, Angulo E, Devers S, Cerdá X, Boulay R (2015) Regulation of worker egg laying by larvae in a fission-performing ant. *Anim Behav* 106:149–156
- Waddington C (1953) Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7:118–126
- Weidenmüller A, Mayr C, Kleineidam CJ, Roces F (2009) Preimaginal and adult experience modulates the thermal response behavior of ants. *Curr Biol* 19:1897–1902
- West-Eberhard MJ (2005) Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:6543–6549
- Wittman SE, Sanders NJ, Ellison AM, Jules ES, Ratchford JS, Gotelli NJ (2010) Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos* 119:551–559
- Zeilstra I, Fischer C (2005) Cold tolerance in relation to developmental and adult temperature in a butterfly. *Physiol Entomol* 30:92–95

CHAPITRE 3

Variations altitudinales dans la
résistance à la température chez une
fourmi thermophile

Resumen

La temperatura afecta directamente a numerosos rasgos de historia de vida de las hormigas, tanto comportamentales como a nivel de su desarrollo, lo cual conlleva a su vez consecuencias a nivel ecológico. Las especies con una amplia distribución geográfica toleran diferentes condiciones ambientales, lo cual puede conducir a cambios evolutivos. Cuando las condiciones son favorables, la selección natural actúa sobre distintas poblaciones facilitando la fijación de diversos rasgos adaptativos. En las hormigas, debido a su dependencia de la temperatura, se espera que los rasgos involucrados en la resistencia térmica estén sometidos a una fuerte selección. A diferencia de la selección natural, la plasticidad fenotípica constituye un mecanismo extremadamente rápido que permite a los individuos ser más tolerantes frente a las variaciones medioambientales. En este tercer capítulo hemos realizado un estudio sobre la hormiga termófila *Aphaenogaster iberica* a lo largo de un gradiente de 100 a 2000 m de altitud en Sierra Nevada (Granada). Hemos realizado una serie de análisis comportamentales, fisiológicos, morfológicos y moleculares con el fin de determinar variaciones altitudinales en los rasgos implicados en la resistencia a la temperatura. Los datos recolectados en la campaña de campo han puesto en evidencia una plasticidad comportamental: las obreras de media altitud (ahí donde la temperatura del suelo puede superar los 70°C), presentan su máxima actividad a temperaturas más elevadas que las obreras de baja y alta altitud. En condiciones de laboratorio, las obreras de media altitud resisten mejor al calor que las de baja y alta altitud. Sin embargo no parece haber una adecuación entre las condiciones medioambientales y los datos morfológicos. El estudio metabólico muestra que las hormigas de media y alta altitud presentan un metabolismo más alto, sin embargo, son las hormigas de baja altitud las más sensibles a un aumento de las temperaturas. El estudio genético a lo largo del gradiente altitudinal (con ocho microsatélites polimórficos y un marcador mitocondrial (COI)) muestra una estructuración genética que puede contribuir a explicar las diferencias fenotípicas señaladas anteriormente.

Introduction

Dans l'Introduction générale nous avons parlé de ces espèces qui par leur distribution le long de larges gradients altitudinaux ou latitudinaux sont exposées à des conditions environnementales variables (voir p. 36). Ce cas de figure peut conduire à de l'adaptation locale ou à de la plasticité phénotypique des traits augmentant la résistance à la température. Chez les fourmis, de par leur dépendance à la température, on s'attend à ce que les traits impliqués dans la résistance aux conditions climatiques soient soumis à une forte sélection.

L'objectif de la troisième partie de ma thèse a été de déterminer les variations phénotypiques dues aux conditions environnementales le long d'un gradient altitudinal chez une espèce thermophile, *Aphaenogaster iberica* (Hymenoptera : Formicidae). L'étude est menée en région méditerranéenne où le biotope de haute altitude se caractérise par un taux de radiation très important et un taux d'humidité très bas. L'amplitude thermique journalière est supérieure à celle des montagnes situées plus au nord, et le taux de précipitations lors de la saison estivale est similaire à celui des environnements arides. Cependant, la montagne méditerranéenne diffère des déserts chauds par un contraste thermique entre la surface du sol, l'air beaucoup plus extrême et des températures nocturnes beaucoup plus basses (Fernández-Escudero & Tinaut, 1998). Ces caractéristiques conduisent à un impact des facteurs abiotiques particulièrement important sur les écosystèmes et les organismes dans cette région.

De nombreux auteurs ont travaillé sur des gradients latitudinaux ou altitudinaux afin d'étudier les phénomènes d'adaptation locale et de plasticité phénotypique en particulier chez les plantes (Santamaría *et al.*, 2003; Byars *et al.*, 2007; Giménez-Benavides *et al.*, 2007; Mercer *et al.*, 2008; Gonzalo-Turpin & Hazard, 2009) mais aussi chez de nombreux ectothermes (Berner *et al.*, 2004; Samietz *et al.*, 2005; Sørensen *et al.*, 2005; Zamora-Camacho *et al.*, 2013; Zamora Camacho *et al.*, 2015) et même chez les fourmis (MacKay, 1982; Cushman *et al.*, 1993; Fernández-Escudero & Tinaut, 1998; Nielsen *et al.*, 1999; Maysov, 2014; Purcell *et al.*, 2016; Warren *et al.*, 2016). Face aux gradients latitudinaux, les gradients altitudinaux ont l'avantage de présenter des conditions environnementales très différentes dans une zone géographique relativement restreinte. Pendant que certaines

études réalisées sur les fourmis se basent sur deux ou trois espèces caractéristiques chacune d'un étage altitudinal, d'autres travaillent sur un gradient assez restreint. Ce travail est le premier dédié à une seule espèce de fourmi répartie le long d'un large gradient, allant de 100 à 2000 m d'altitude.

Une force importante limitant l'adaptation locale est le flux génique. Dans une première partie nous allons réaliser une étude génétique afin de déterminer la structure des populations le long du gradient. Nous développerons également dans cette première partie le travail de terrain lors duquel nous avons étudié les variations comportementales dans l'activité de fourragement. Dans une deuxième partie, consacrée aux tests réalisés en conditions de laboratoire, nous nous sommes intéressés aux variations physiologiques au niveau de la résistance à la température et du métabolisme, et aux variations morphologiques. On s'attend à ce que les individus de basse altitude, là où les températures devraient être les plus chaudes, aient des caractéristiques phénotypiques leur permettant de faire face aux fortes températures. Ces traits seraient absents chez les individus de plus haute altitude normalement bien plus exposés au froid.

3. A. Etude de terrain : Génétique des populations et étude comportementale

3. A. 1. Matériel et méthodes

Espèce d'étude

Aphaenogaster iberica (Emery, 1908) appartient à la sous-famille des Myrmicinae ; il s'agit d'une espèce diurne et thermophile distribuée dans les régions xériques de la Péninsule Ibérique (Espadaler & Riasol, 1983). Les colonies comportent en moyenne 575 ± 48 (\pm SE ; n = 52 colonies) ouvrières monomorphes, sont strictement monogynes et très probablement monandres. La dispersion se fait par fission, processus au cours duquel une nouvelle reine accompagnée par un groupe d'ouvrières établit une nouvelle colonie à proximité du nid maternel. Les femelles sont aptères et les males, bien qu'ayant des ailes, ont des capacités incertaines.

Zone d'étude

L'étude a été conduite dans la chaîne montagneuse méditerranéenne de Sierra Nevada ($36^{\circ}56'$ N, $3^{\circ}29'$ W) située dans la région de Grenade, dans le sud-est de l'Espagne. Nous avons travaillé le long d'un gradient altitudinal allant de 100 à 2000 m d'altitude. Lors d'une première campagne de terrain menée de mai à octobre 2015 nous avons travaillé sur 6 zones situées à 100, 600, 1000, 1300, 1700 et 2000 m d'altitude. Lors d'une deuxième campagne de terrain en juillet 2016 nous avons rajouté deux zones situées à 150 et 300 m d'altitude afin d'améliorer la continuité de notre gradient (Fig. 11 et 12). Les conditions de température et d'humidité annuelles pour chacune des zones ont été tirées du site WorldClim (Fick & Hijmans, 2017) et extraites grâce au logiciel R (RStudio-Team, 2016) en utilisant une résolution spatiale de 1 km^2 (Fig. 12). De plus, nous avons placé à 20 cm de profondeur deux data loggers (HOBO TidbiT v2 UTBI-001, précision de $\pm 0,21^{\circ}\text{C}$) par zone, qui nous ont fourni des données de température de septembre 2015 à juillet 2016 avec un enregistrement toutes les 30 minutes.

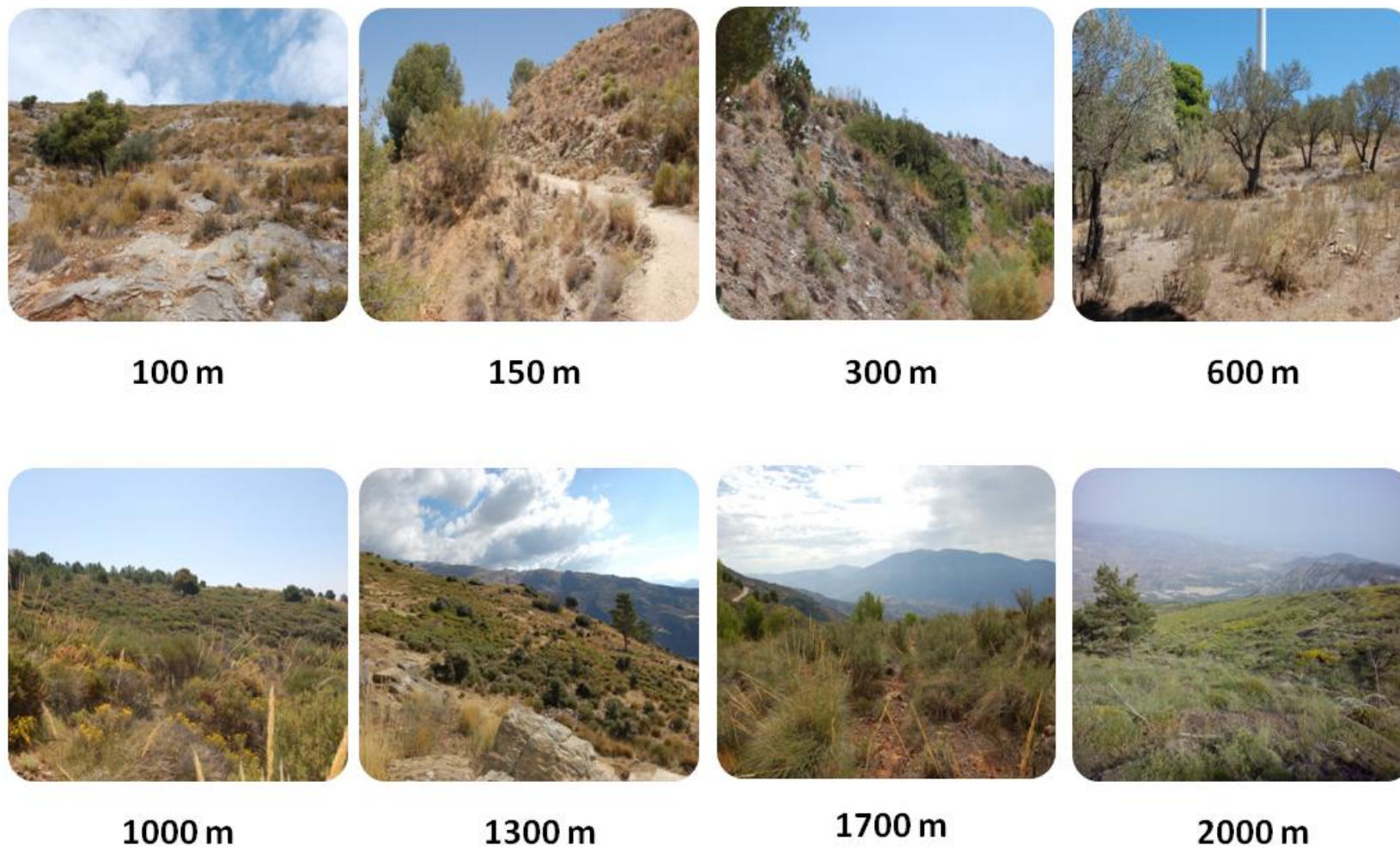


Figure 11. Photos illustrant le type de milieu pour chacune des zones d'étude le long du gradient altitudinal.

Fotografías que ilustran el tipo de ambiente en cada una de las zonas de estudio a lo largo del gradiente altitudinal.

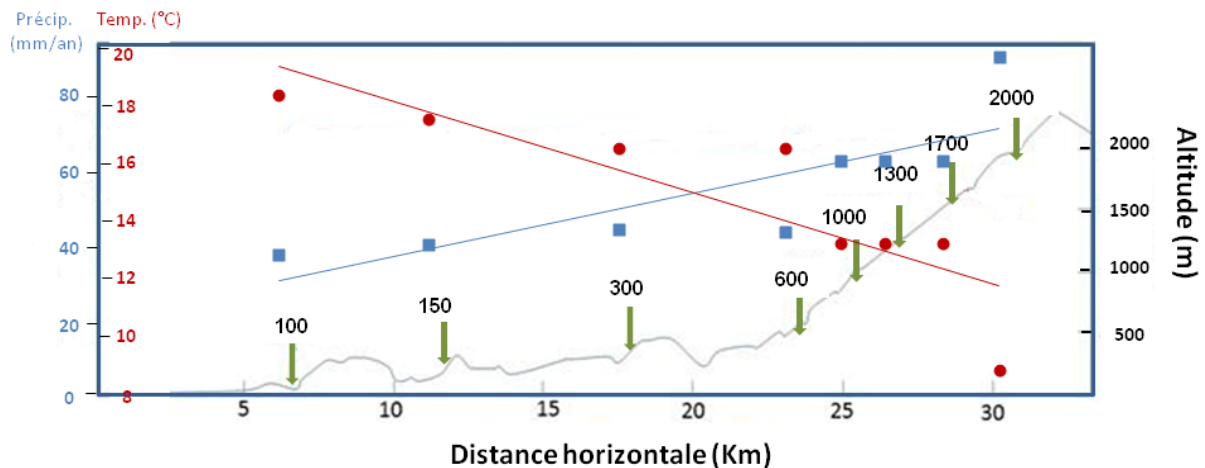


Figure 12. Profil topographique du gradient altitudinal indiquant les huit zones d'étude (flèches vertes). Température (en rouge) et précipitations (en bleu) moyennes annuelles extraites de la base de données WorldClim.

Perfil topográfico del gradiente altitudinal indicando las ocho zonas de estudio (flechas verdes). La temperatura (en rojo) y las precipitaciones (en azul) medias anuales han sido extraídas de la base de datos WorldClim.

Génétique des populations

Nous avons échantillonné au hasard une fourmi par colonie sur un total de 233 colonies (30, 30, 25, 29, 32, 30, 30 et 27 colonies à 100, 150, 300, 600, 1000, 1300, 1700 et 2000 m respectivement) et nous les avons conservé individuellement dans de l'alcool à 90°. Chaque point d'échantillonnage a été enregistré avec un GPS différentiel RTK (Real-Time Kinematic, Leica GPS1200) d'une précision de positionnement au centimètre près.

a. Extraction d'ADN

Après avoir évaporé individuellement l'alcool de chacune des fourmis échantillonnées (10 minutes), nous avons retiré le gastre en sectionnant au niveau du pétiole et nous avons utilisé tête, mesosoma et pattes pour réaliser l'extraction d'ADN en utilisant le kit Wizard® Genomic DNA Purification (Promega). Chaque fourmi a été écrasée avec un pilon dans un tube Eppendorf® de 1,5 ml dans lequel nous avons ensuite ajouté 200 µL de mix Nuclei Lysis-EDTA (166,7 µL de Nuclei Lysis solution et 40 µL de 0,5 M EDTA (pH 8)) suivis de 4 µL de Proteinase K à une concentration de 10 mg/ml. Les tubes ont été mis à 55°C pendant 3 heures. Après ce temps, 100 µL de solution de précipitation de protéines ont été ajoutés, passés au vortex à haute vitesse pendant 20 secondes puis mis au congélateur pendant 5

minutes. Ensuite, après 10 minutes de centrifugation (12500 rpm) nous avons transféré le surnageant dans un nouveau tube contenant 600 µL d'isopropanol. Nous avons de nouveau centrifugé 5 minutes et enlevé le surnageant. Un volume de 600 µL d'éthanol 70% a été ajouté, suivi d'une centrifugation de 10 minutes. L'éthanol a été aspiré et laissé évaporer toute une nuit pour ensuite réhydrater le précipitât avec 30 µL de Solution de réhydratation Buffer AE. L'ADN a été conservé dans un congélateur à -20°C.

b. Microsatellites

Afin d'étudier le polymorphisme nucléaire de nos individus nous avons utilisé des microsatellites développés préalablement pour *Aphaenogaster senilis* et d'autres espèces de fourmis (Galarza *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2014). Deux PCR (*Polymerase Chain Reaction*) multiplexes pour 11 marqueurs microsatellites (Multiplexe 1 : Asen178, Ant8498, Ant1343, Ant12220 et Ant8424 ; Multiplexe 2 : Asen15, Ant2936, Ant11893, Ant7680, Ant3653 et Asen94) ont été réalisées par la société GenoScreen (Lille, France). Les marqueurs Asen178, Ant1343 et Ant3653 ont été écartés de la composition des multiplexes lors de la mise au point après plusieurs essais infructueux. Chaque PCR a été réalisée dans un volume final de 10 µL contenant 1 µL de la solution d'ADN, des dNTP à 0,24 mM, du MgCl₂ à 1,5 mM, 0,5 unités de polymérase *Taq* (QIAGEN) et 2, 4 ou 5 pmol d'amorces selon le marqueur. Le programme PCR utilisé comprend une dénaturation initiale à 95°C de 10 minutes, suivie de 40 cycles de 45 secondes de dénaturation à 95°C, 1 minute d'hybridation à 56°C et 1 minute 30 secondes d'élongation à 72°C, ceux-là suivis d'une élongation finale à 72°C de 10 minutes. Pour chaque produit PCR 1 µL a été migré sur séquenceur ABI3730XL avec le marqueur de taille *GeneScan 500LIZ* (Applied Biosystems®). La détermination de la taille et le tri des allèles ont été effectués grâce au plugin Microsatellite de Geneious version 8.0.3 (Kearse *et al.*, 2012). L'occurrence d'allèles nuls et les erreurs de cotation à chaque locus ont été testées avec le logiciel MICROCHECKER 2.2.3 (van Oosterhout *et al.*, 2004).

c. Séquençage du COI

L'étude du polymorphisme de l'ADN mitochondrial a été réalisée avec le marqueur correspondant à la sous-unité 1 du cytochrome oxydase (COI). Chaque PCR a été réalisée dans un volume final de 20 µL contenant 1 µL de la solution d'ADN, 10 µL de Hotstart Master Mix (QIAGEN), 3,5 µL d'H₂O et 1 µL de chaque amorce à une concentration de 5 µM. Le

programme PCR utilisé comprend une dénaturation initiale à 95°C de 15 minutes, suivie de 35 cycles de 45 secondes de dénaturation à 94°C, 1 minute d'hybridation à 49°C et 1 minute 30 secondes d'élongation à 72°C, ceux-là suivis d'une élongation finale à 72°C de 10 minutes. Ensuite, à partir du produit PCR un séquençage selon la méthode de Sanger a été réalisé par GenoScreen (Lille, France) sur un séquenceur capillaire 3730XL (Applied Biosystems®). La correction des séquences a été réalisée manuellement avec le logiciel Geneious version 8.0.3 (Kearse *et al.*, 2012).

Rythmes d'activité

Le rythme d'activité a été mesuré sur 12 nids par zone et par mois, du mois de mai à octobre 2015 et sur 6 nids par zone en juillet 2016. Chaque nid a été observé pendant une seule journée. Les mesures ont été effectuées pendant 5 minutes toutes les heures, de 8 à 20 heures. Nous avons noté le nombre d'entrées et de sorties du nid. L'absence de jabot social chez *A. iberica* a permis de distinguer les entrées avec et sans proie. Les ouvrières réalisant de la maintenance du nid et qui n'allaient pas plus loin que quelques centimètres par rapport à l'entrée du nid n'ont pas été prises en compte. Avant et après chaque observation la température au niveau de l'entrée du nid a été enregistrée avec un thermomètre infrarouge (PCE-777N, précision $\pm 2\%$).

Pièges Barber

Parallèlement aux observations de rythmes d'activité nous avons placé des pièges Barber ou *pitfall traps* (Agosti *et al.*, 2000). Ces pièges fournissent des données sur l'abondance d'*A. iberica*, sur la communauté de fourmis et permettent d'avoir une estimation de la disponibilité en proies. Il s'agit de gobelets blancs en plastique, de 7 cm de diamètre et 9,9 cm de longueur enterrés au ras du sol et remplis au tiers avec de l'eau savonneuse afin de réduire la tension superficielle. Deux pièges par nid ont été disposés à 5 mètres au minimum du nid et entre eux. Le contenu des pièges a été prélevé toutes les 4 heures, à 12h, 16h et 20h et a été conservé dans de l'alcool à 70°. Nous avons ensuite, en laboratoire, séparé le contenu en trois classes :

- Les *A. iberica* ont été comptées et nous avons mesuré leur tibia arrière gauche pour voir s'il existe des différences de taille entre les fourrageuses tombées dans

les pièges aux différents moments de la journée. Après dissection, les tibias ont été photographiés grâce à une loupe binoculaire (LEICA S8APO) équipée d'une caméra vidéo (LEICA EC3) et mesurés à l'aide du logiciel Image J (Schneider *et al.*, 2012).

- Les autres espèces de fourmis ont été identifiées jusqu'à l'espèce.
- Les autres arthropodes ont été comptés et pesés en termes de masse sèche (Mettler Toledo AX105 ; précision: $\pm 5 \mu\text{g}$) après les avoir fait sécher pendant 2 jours dans une étuve à 40°C.

Analyses des données

a. Génétique des populations

L'analyse des microsatellites a été réalisée sur GENEPOP 4.2 (Raymond & Rousset, 1995) et sur R (RStudio-Team, 2016) en utilisant les bibliothèques adegenet (Jombart, 2008), hierfstat (Goudet & Jombart, 2015), ade4 (Dray & Dufour, 2007) et ape (Paradis *et al.*, 2004). La déviation à l'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque locus et le déséquilibre de liaison entre chaque paire de loci ont été examinés par des tests exacts. La distance F_{ST} de Nei (Nei, 1972) a été calculée pour décrire la différenciation génétique globale. La statistique G de Goudet (Goudet *et al.*, 1996) testée par la procédure de Monte-Carlo a permis d'évaluer la significativité de la valeur de F_{ST} . La différenciation génétique par paires entre chaque zone altitudinale a également été estimée avec la distance F_{ST} de Nei. Pour tester la significativité des valeurs de F_{ST} par paires un test de permutation avec 999 permutations a été appliqué. La corrélation entre les valeurs de F_{ST} et la distance géographique entre sites (distance horizontale et verticale) a ensuite été testée par un test de Mantel à 9999 permutations en utilisant la méthode de Pearson. La divergence génétique a également été évaluée par une analyse discriminante en composantes principales réalisée à partir des groupes prédéfinis par les populations d'origine. Cette méthode est exempte d'hypothèses sur l'équilibre de Hardy-Weinberg ou le déséquilibre de liaison (Jombart *et al.*, 2010). Un test de Monte-Carlo a été utilisé afin de tester la significativité de l'analyse discriminante.

A partir des données mitochondriales un réseau d'haplotypes a été créé en utilisant la bibliothèque pegas (Paradis, 2010).

b. Etude sur le terrain

Les données ont été analysées avec le logiciel R (RStudio-Team, 2016). Des modèles linéaires mixtes généralisés ont été réalisés pour l'ensemble des données avec les bibliothèques LME4 et lmerTest (Bates *et al.*, 2015; Kuznetsova *et al.*, 2015). L'ensemble des modèles décrits par la suite sont récapitulés en Annexe 2 dans le Tableau 2.

- Température et altitude

Les data loggers enterrés au niveau de la zone 1300 ont été perdus sur le terrain, nous n'avons donc pas de données pour cette zone. Nous avons testé l'effet de l'altitude sur les données de température (moyenne, maximale et minimale) recueillies avec les data loggers et le thermomètre infrarouge (modèles 1 à 9, distribution Gaussienne). La référence du data logger ou du nid où les températures ont été prises ont été introduits comme facteurs aléatoires. Pour les données recueillies avec le thermomètre infrarouge nous avons réalisé d'un côté les modèles avec les données recueillies en 2015 et de l'autre, les modèles avec les données de juillet 2015 et juillet 2016. Pour ces derniers, l'année a été introduite comme facteur aléatoire. Pour ajuster les modèles nous avons testé une relation linéaire et polynomiale d'ordre 2. Seuls les modèles présentant le meilleure Critère d'Information d'Akaike (AIC) sont rapportés.

- Rythmes d'activité

A partir des données des rythmes d'activité nous avons calculé l'**activité relative** pour chacune des colonies, c'est-à-dire, la somme des entrées et sorties à chaque heure sur le total d'entrées et de sorties journalières. Nous avons ensuite retenu les données d'activité relative maximale de chaque colonie ainsi que la température et l'heure qui lui étaient associées. Lorsqu'une colonie présente plusieurs fois un même indice d'activité relative maximale dans la journée, nous ne retenons que le premier. Pour les données de 2015 nous avons testé l'effet de l'altitude sur l'activité relative maximale ainsi que sur la température et sur l'heure d'activité relative maximale (modèles 10 à 12, distribution Gaussienne). Le mois a été introduit comme facteur aléatoire. Une transformation logarithmique a été appliquée sur les données d'activité relative maximale afin de les normaliser. D'autre part, nous avons regardé l'**efficacité** par heure pour chaque colonie, c'est-à-dire, le nombre d'entrées dans le nid avec proie. Comme pour l'activité relative maximale, nous avons

retenu pour chaque colonie l'efficacité maximale, sa température et son heure et lorsqu'une colonie présente plusieurs fois un même indice d'efficacité maximale, nous ne retenons que le premier. Pour les données de 2015, l'effet de l'altitude sur l'efficacité maximale ainsi que sur sa température et sur l'heure ont été testées (modèles 13 à 15, distribution Gaussienne) avec le mois comme facteur aléatoire. Les données d'activité relative maximale et d'efficacité maximale de juillet 2015 et juillet 2016 ont été analysées en testant l'effet de l'altitude (modèles 17 à 21, distribution Gaussienne). L'année a été introduite comme facteur aléatoire. L'ensemble de ces modèles ont été également ajustés selon une relation linéaire et polynomiale d'ordre 2 et les interactions non significatives ont été retirées des modèles.

- Pièges Barber

Pour les occurrences d'*A. iberica* en 2015, les effets de l'altitude et de la période de la journée ont été testés (modèle 22, distribution binomiale) en introduisant le mois et le numéro de piège comme facteurs aléatoires. Pour les comparaisons deux à deux nous avons utilisé la fonction `relevel` dans la bibliothèque `stats` (R-Core-Team & RCore-Team, 2015). L'effet du mois, de l'altitude et de la période de la journée sur la longueur du tibia des *A. iberica* de 2015 ont également été testés avec le numéro de piège comme facteur aléatoire (modèle 24 et 25, distribution Gaussienne). Aussi bien pour les occurrences que pour la longueur du tibia, l'effet de l'altitude et de la période ont été testés pour les données de juillet 2015 et 2016 (modèle 23 et 26, distribution binomiale et Gaussienne respectivement) en introduisant l'année comme facteur aléatoire.

Pour les données sur l'abondance des autres arthropodes et leur masse sèche nous ne disposons que des données de 2015. L'effet de l'altitude a été testé sur l'abondance (modèle 27, distribution Poisson) et sur la masse sèche (modèle 28, distribution Gaussienne) en introduisant le mois et le numéro de piège comme facteurs aléatoires. Afin de normaliser les données de masse sèche nous avons appliqué une transformation de type `log`.

Comme précédemment, l'ensemble de ces modèles ont été ajustés selon une relation linéaire et polynomiale d'ordre 2. Les interactions non significatives ont été retirées des modèles.

3. A. 2. Résultats

Génétique des populations

Un seul test de déviation à l'équilibre de Hardy-Weinberg sur les 64 réalisés est significatif ($P = 0,02$). Cependant, après correction par la méthode du *False discovery rate* aucun test n'est significatif. Le test de déséquilibre de liaison est significatif pour deux paires de loci (Ant11893 – Ant8424 et Asen15 – Ant8498, $P < 0,05$). Tous les autres loci peuvent être considérés comme indépendants. Le nombre total d'allèles par locus va de 2 pour Ant7680 à 45 pour Asen94, le nombre d'allèles par zone va de 62 pour la zone 2000 à 77 pour la zone 100 et la diversité génétique (H_s) va de 0,11 pour la zone 300 à 0,9 pour les zones 150, 1000 et 1700 (Tableau 3). Le F_{ST} calculé pour décrire la différenciation génétique globale est de 0,03 et bien que faible, la structuration génétique est significative (Test de Monte-Carlo: $P = 0,002$). La différenciation génétique par paires entre chaque zone (Tableau 4, Fig. 13) montre que se sont les zones 1700 et 2000 qui diffèrent le plus clairement des autres zones. Les tests de Monte-Carlo montrent des différences significatives ($P < 0,05$) au niveau des zones 1700 et 2000 entre elles et avec toutes les autres zones. Les zones 100 et 150 diffèrent des zones 1000 et 1300. Finalement, la zone 300 diffère de 1000 et 1300 et celle de 600 diffère de celles de 100 et 150 mais il n'y a pas de différence entre les zones 300 et 600. Il n'y a pas de corrélation significative entre la distance génétique et la distance horizontale (Test de Mantel : $r = 0,13$, $P = 0,21$). En revanche, il existe une corrélation significative entre la distance génétique et la différence d'altitude entre les populations (Test de Mantel : $r = 0,6$, $P = 0,008$). Ainsi, plus la différence d'altitude est grande, plus la différenciation génétique l'est aussi.

Tableau 3. Nombre de colonies échantillonnées (N), nombre d'allèles, hétérozygotie attendue (H_s) et haplotypes mitochondriaux pour chaque zone altitudinale.

Número de colonias muestreadas (N), número de alelos, proporción esperada de loci heterocigóticos (H_s) y haplotipos mitocondriales para cada zona altitudinal.

Zone altitudinale (m)	N	Nombre d'allèles	H_s	Haplotypes
100	31	77	0,83	H ₁ , H ₂ , H ₃ , H ₄ , H ₆
150	30	67	0,9	H ₅ , H ₇ , H ₈ , H ₉ , H ₁₀ , H ₁₁
300	25	67	0,11	H ₁₂ , H ₁₃ , H ₁₄ , H ₁₆ , H ₁₇
600	30	74	0,72	H ₁₅ , H ₁₈ , H ₁₉ , H ₂₀ , H ₂₁ , H ₂₂ , H ₂₃ , H ₂₄ , H ₂₆
1000	32	63	0,9	H ₂₅ , H ₂₇ , H ₂₈ , H ₂₉ , H ₃₀ , H ₃₁ , H ₃₂
1300	30	71	0,26	H ₃₃ , H ₃₄
1700	30	73	0,9	H ₃₅ , H ₃₆
2000	27	62	0,75	H ₃₇ , H ₃₈

Tableau 4. Différenciation génétique par paires entre chaque zone altitudinale estimée par la distance F_{ST} de Nei (sous la diagonale) et valeurs de P associées corrigées par la méthode du *False Discovery Rate* (significatif si $P < 0,05$).

Diferenciación genética entre cada par de zonas altitudinales estimada por la distancia F_{ST} de Nei (bajo la diagonal) y los valores de P correspondientes corregidos por el método del *False Discovery Rate* (significativo si $P < 0,05$).

	100 m	150 m	300 m	600 m	1000 m	1300 m	1700 m	2000 m
100 m		0,146	0,179	0,013	0,001	0,001	0,001	0,001
150 m	0,011		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
300 m	0,011	0,023		0,18	0,001	0,001	0,001	0,001
600 m	0,015	0,024	0,012		0,144	0,23	0,001	0,001
1000 m	0,026	0,036	0,021	0,011		0,497	0,001	0,001
1300 m	0,020	0,029	0,019	0,01	0,009		0,003	0,001
1700 m	0,022	0,029	0,035	0,026	0,029	0,021		0,001
2000 m	0,033	0,035	0,046	0,043	0,052	0,041	0,029	0,001

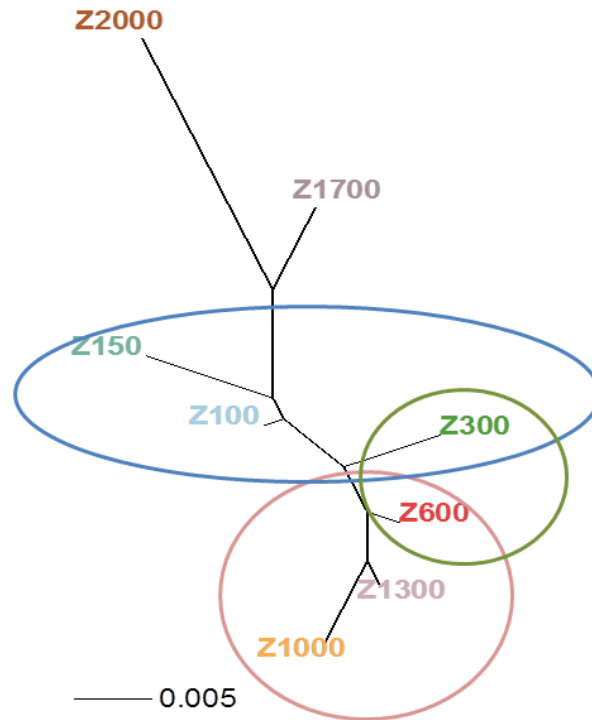


Figure 13. Structuration génétique des populations. La longueur des traits correspond à la distance FST de Nei. Plus les traits sont longs et plus la différenciation génétique est importante. Les cercles entourent les zones qui ne sont pas significativement différentes entre elles (Test de Monte-Carlo: $P > 0,05$).

Estructuración genética de las poblaciones. La longitud de las líneas corresponde a la distancia FST de Nei. Cuanto más largas son las líneas, mayor es la diferenciación genética. Los círculos rodean las zonas que no son significativamente diferentes (Test de Monte-Carlo: $P > 0,05$).

L'analyse discriminante en composantes principales qui permet de visualiser la diversité génétique entre groupes, montre une claire séparation des zones 1700 et 2000 (Fig. 14) aussi bien entre elles que par rapport aux autres zones. Les zones de 100 à 1300 apparaissent agglomérées mais on trouve tout de même une structuration : en dessous de l'axe 1 et à gauche de l'axe 2 se trouvent les zones de 600, 1000 et 1300 alors qu'au-dessus se trouvent les zones 100, 150 et 300.

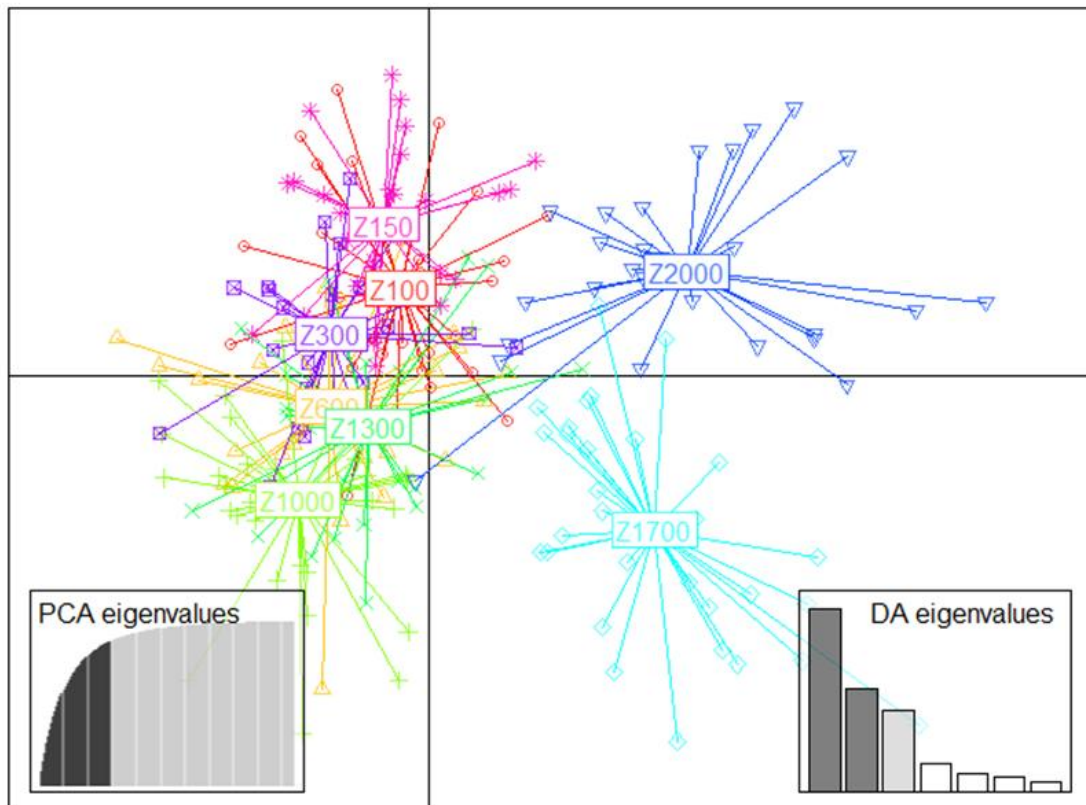


Figure 14. Analyse discriminante en composantes principales évaluant la divergence génétiques entre nos huit zones d'étude. L'analyse a été réalisée à partir des groupes prédéfinis par les populations d'origine.

Análisis discriminante de componentes principales sobre la divergencia genética entre las ocho zonas de estudio. El análisis ha sido realizado a partir de grupos predefinidos a partir de las poblaciones de origen.

Au total, 38 haplotypes mitochondriaux ont été identifiés. Aucun des haplotypes ne se retrouve dans plusieurs zones (Tableau 3, Fig. 15). C'est à moyenne altitude qu'on trouve la plus grande diversité avec 9 et 8 haplotypes à 600 et 1000 m respectivement et à haute altitude où on en trouve le moins avec seulement deux haplotypes à 1300, 1700 et 2000 m.

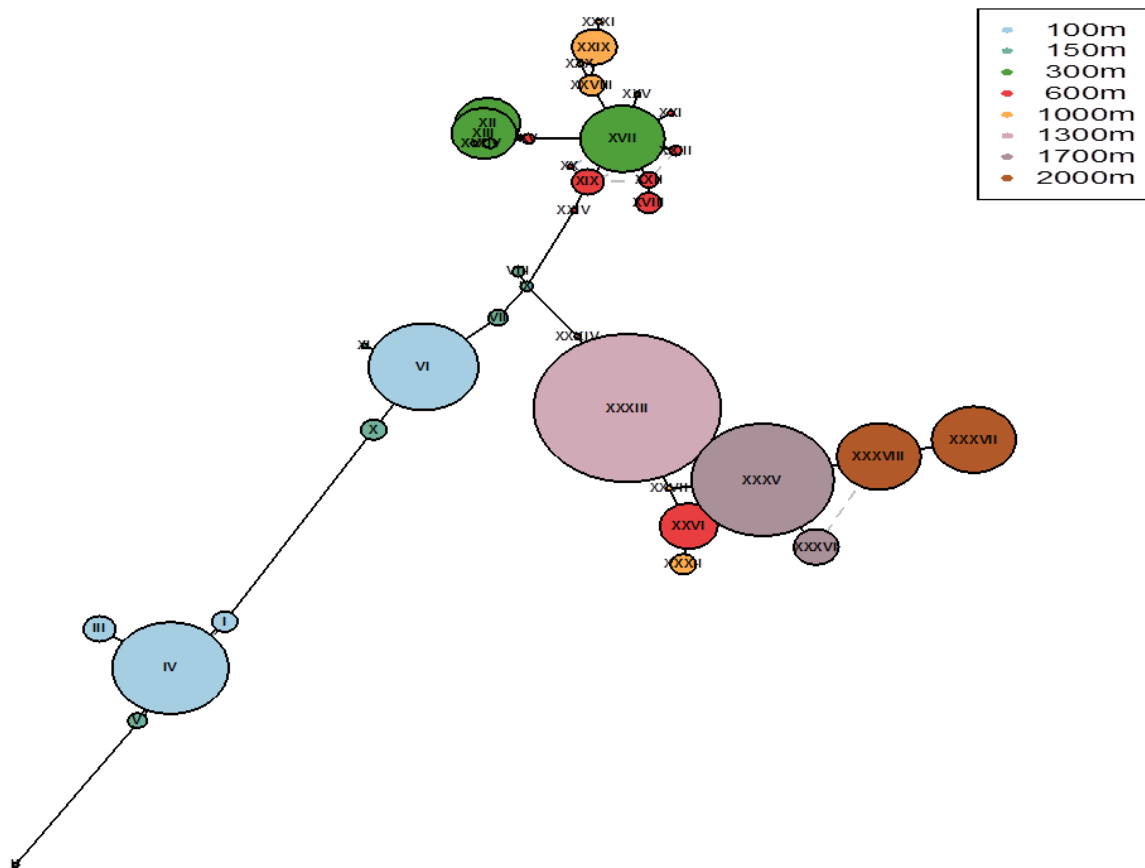


Figure 15. Réseau représentant les relations entre les haplotypes mitochondriaux identifiés au niveau des huit zones altitudinales. Chaque couleur correspond à une zone et chaque chiffre romain correspond à un haplotype. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus qui partagent un même haplotype et la longueur des traits correspond à la distance entre haplotypes.

Esquema representativo de las relaciones entre haplotipos mitocondriales identificados para cada una de las zonas altitudinales. Cada color corresponde a una zona de estudio y cada número romano corresponde a un haplotipo. El tamaño de los círculos es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo y la longitud de las líneas corresponde a la distancia entre haplotipos.

Température et altitude

Les données climatiques fournies par la base de données WorldClim donnent la moyenne annuelle de température et de précipitations estimée pour la période de 1970 à 2000. La température moyenne diminue graduellement avec l'altitude passant de 17,8°C au niveau de la zone 100 à 8,5°C au niveau de la zone 2000. Les précipitations annuelles, à l'inverse, augmentent avec l'altitude de 33,2 mm³ à 100 m à 83.3 mm³ à 2000 m (Fig. 12).

Les données de température obtenues à partir des data loggers enterrés à 20 cm de profondeur entre octobre 2015 et juillet 2016 montrent une diminution significative de la température moyenne avec l'altitude ($F_{1,7} = 38,69$, $P = 0,0004$) passant de $22,5 \pm 0,04$ °C à 100 m d'altitude à $9,56 \pm 0,003$ °C à 2000 m (moyenne \pm SE) (Fig. 16). Les températures maximale et minimale diminuent également avec l'altitude ($F_{1,7} = 23$, $P = 0,002$; $F_{1,7} = 93,39$, $P < 0,0001$ respectivement) (Résultats statistiques fournis dans le Tableau 5). Globalement, l'amplitude thermique n'est pas très importante mais elle est supérieure à moyenne altitude avec un Δ de $6,89$ °C à 1700 m alors qu'à 100 m et 2000 m le Δ est de $2,67$ °C et de $4,42$ °C respectivement.

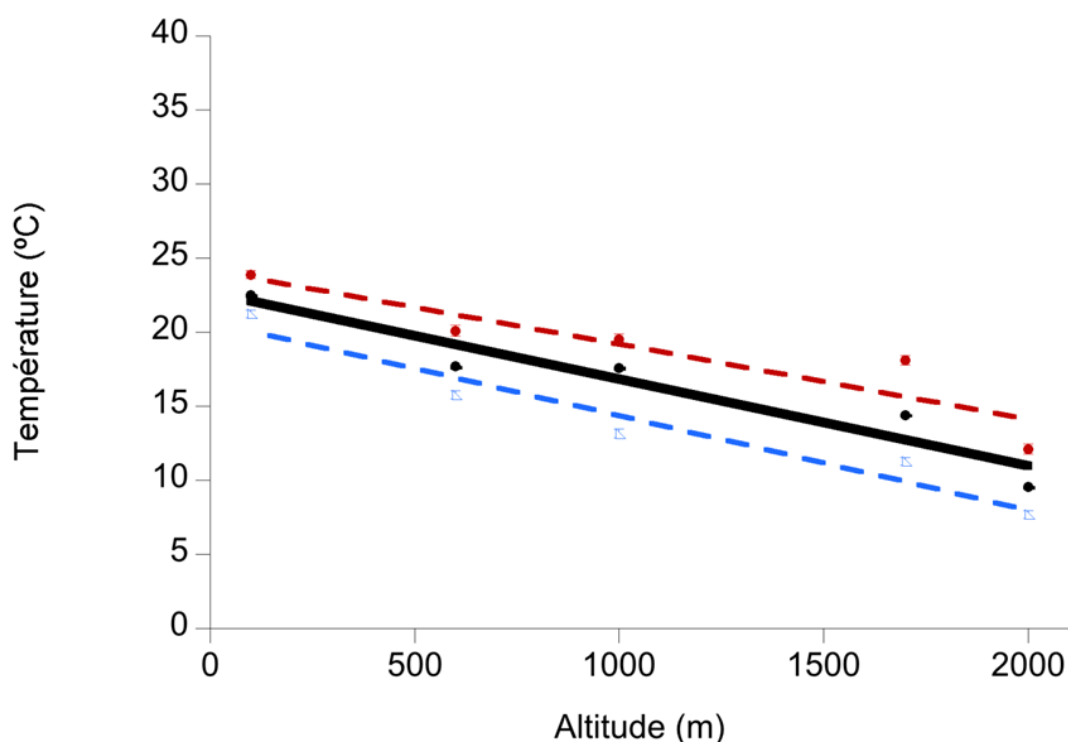


Figure 16. Température moyenne (noir), maximale (rouge) et minimale (bleu) (\pm SE) en fonction de l'altitude. Ces données correspondent aux températures mesurées entre le mois d'octobre 2015 et juillet 2016 avec des data loggers enterrés à 20 cm de profondeur. Les valeurs de température moyenne, maximale et minimale ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 5.

Temperatura media (negra), máxima (rojo) y mínima (azul) (\pm SE) en función de la altitud. Los datos corresponden a las temperaturas medidas entre el mes de octubre 2015 y julio 2016 con los data logger enterrados a 20 cm de profundidad. Los datos de temperatura media, máxima y mínima han sido ajustados con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 5.

Les modèles réalisés pour les températures à la surface du sol pendant l'été 2015 montrent, aussi bien pour la température moyenne que pour la température maximale, un effet de l'altitude ($F_{1,320} = 20,54$, $P < 0,0001$; $F_{1,320} = 8,29$, $P = 0,004$ respectivement) et de l'altitude² ($F_{1,320} = 41,8$, $P < 0,0001$; $F_{1,320} = 93,5$, $P < 0,0001$ respectivement) décrivant une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 17). Ainsi, c'est à moyenne altitude que la température moyenne et la température maximale sont les plus importantes. Quant à la température minimale, elle diminue significativement avec l'altitude ($F_{1,321} = 235,61$, $P < 0,0001$) (Résultats statistiques fournis en Tableau 5). L'amplitude thermique est la plus importante à 1300 m avec un Δ de 36,19°C et la plus faible à 100 et 2000 m avec un Δ de 18,99 °C et 26,55°C respectivement. Ces résultats corroborent les résultats précédents obtenus avec les data loggers enterrées.

Tableau 5. Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre la température et l'altitude (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre la temperatura y la altitud (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse		Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	t	P
Température du sol à 20 cm de profondeur	Moyenne	Data logger	Altitude	-0,006	0,0009	-6,22	0,0004
	Maximale	Data logger	Altitude	-0,005	0,001	-4,8	0,002
	Minimale	Data logger	Altitude	-0,006	0,0006	-9,8	< 0,0001
Température à la surface du sol : été 2015	Moyenne	Nid	Altitude	9,10E-03	2,00E-03	4,53	< 0,0001
			Altitude ²	-5,90E-06	9,12E-07	-6,46	< 0,0001
	Maximale		Altitude	2,56E-02	2,99E-03	8,57	< 0,0001
			Altitude ²	-1,31E-05	1,36E-06	-9,67	< 0,0001
Minimale		Altitude	-6,00E-03	4,00E-04	-15,35	< 0,0001	
Température à la surface du sol : juillet	Moyenne	Nid	Altitude	1,82E-02	2,66E-03	6,85	< 0,0001
			Altitude ²	-9,96E-06	1,26E-06	-7,89	< 0,0001
	Maximale	Année	Altitude	4,44E-02	3,94E-03	11,27	< 0,0001
			Altitude ²	2,18E-05	1,88E-06	-11,57	< 0,0001
Minimale	Année	Altitude	-4,62E-03	3,46E-04	-13,35	< 0,0001	

Les températures à la surface du sol de juillet (2015 et 2016) suivent la même tendance que celle obtenue pour l'ensemble de l'été 2015 : il y a, aussi bien pour la température moyenne que pour la maximale, un effet de l'altitude ($F_{1,108} = 46,95$, $P < 0,0001$; $F_{1,105} = 127$, $P < 0,0001$ respectivement) et de l'altitude² ($F_{1,113} = 62,19$, $P < 0,0001$; $F_{1,105} = 134$, $P < 0,0001$ respectivement) décrivant une relation quadratique en forme de cloche. La température minimale diminue de façon linéaire avec l'altitude ($F_{1,106} = 178$, $P < 0,0001$) (Résultats statistiques fournis en Tableau 5).

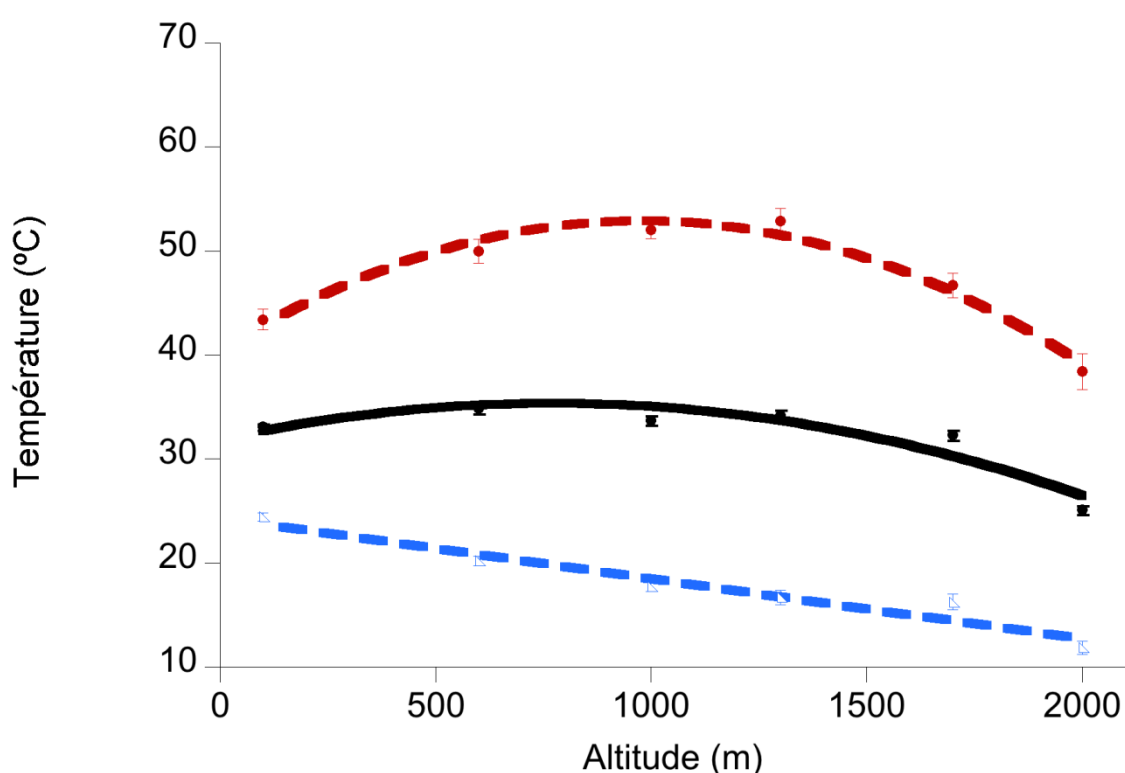


Figure 17. Température moyenne (noir), maximale (rouge) et minimale (bleu) (\pm SE) à la surface du sol en fonction de l'altitude. Mesures prises entre le mois de mai et septembre 2015. Les valeurs de température maximale et moyenne ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux, la température minimale a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 5.

Temperatura media (negra), máxima (rojo) y mínima (azul) (\pm SE) de la superficie del suelo en función de la altitud. Los datos corresponden a las temperaturas medidas entre el mes de mayo y septiembre 2015. Los datos de temperatura media y máxima han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado y la temperatura mínima con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 5.

Rythmes d'activité

a. Activité relative

Lors de l'été 2015, l'activité relative moyenne au cours de la journée pour chacune des zones présente deux pics : un grand pic d'activité le matin et un second pic beaucoup moins important en début de soirée. Le creux d'activité entre les deux pics coïncide avec le pic de température (Fig. 18). Cette réduction de l'activité est moins prononcée à 2000 m. C'est dans cette zone que les températures sont les plus basses avec une température maximale de 38°C alors qu'elle va de 44 à 53°C à plus basse altitude. Ainsi, plus on monte en altitude et plus le premier pic d'activité est tardif, passant de 10h à 100 m à 12h à 2000 m. Ce même décalage est observé pour le pic de température qui passe de 13h à 15h entre les zones 100 et 2000 m.

Le modèle réalisé pour l'activité relative maximale (AR max) montre un effet de l'altitude ($F_{4,364} = 7,33$, $P = 0,007$) et de l'altitude² ($F_{4,364} = 6,17$, $P = 0,013$) décrivant une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 19a). Ainsi, les colonies de moyenne altitude sont les plus actives. En ce qui concerne la température d'AR max, il y a également un effet de l'altitude ($F_{1,367} = 17,49$, $P < 0,0001$) et de l'altitude² ($F_{1,366} = 20,64$, $P < 0,0001$) décrivant dans ce cas aussi une relation en forme de cloche. Quant à l'heure d'AR max, elle augmente linéairement avec l'altitude ($F_{1,369} = 12,07$, $P = 0,0006$) (Fig. 19b) (Résultats statistiques fournis dans le Tableau 6). Dès lors, les colonies de moyenne altitude, là où l'amplitude thermique est la plus importante, présentent une AR max à des températures plus chaudes que celles de basse et haute altitude. D'autre part, plus on augmente en altitude et plus le pic de chaleur est tardif ce qui conduit à une heure d'AR max également plus tardive.

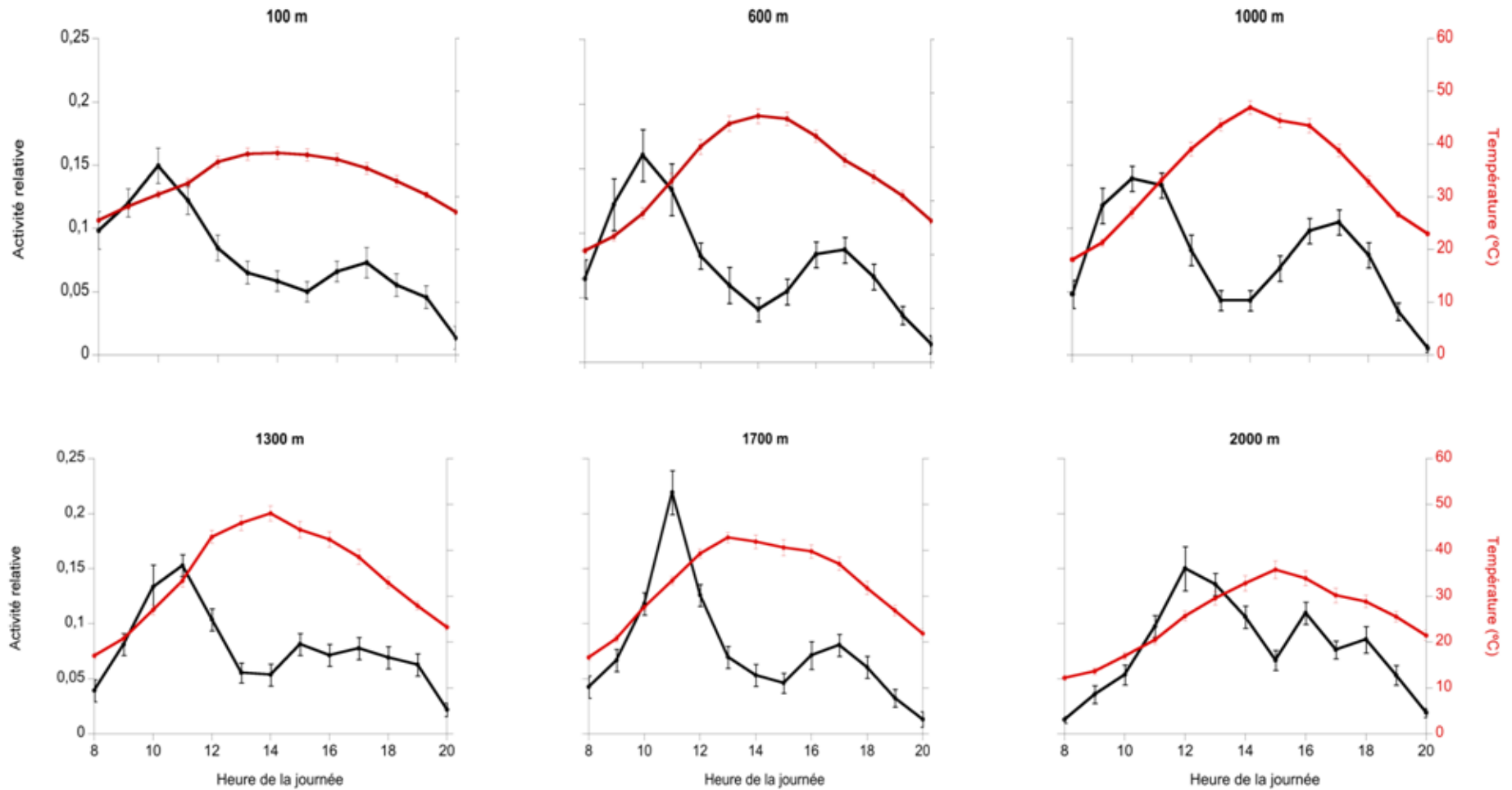


Figure 18. Activité relative moyenne (noir) (l'activité relative pour une colonie étant le nombre d'entrées et de sorties par heure sur le total journalier d'entrées et de sorties) et température moyenne (rouge) journalière (\pm SE) pour chaque zone altitudinale lors de l'été 2015.

Actividad relativa media (negra) (la actividad relativa de una colonia corresponde al número de entradas y salidas por hora sobre el total diario de entradas y de salidas) y temperatura diaria media (rojo) (\pm SE) para cada zona altitudinal durante el verano 2015.

En juillet (2015 et 2016), les modèles réalisés sur l'AR max et sa température montrent la même tendance que pour l'ensemble de l'été 2015 dont un effet significatif de l'altitude ($F_{1,104} = 7,37, P = 0,008$; $F_{1,104} = 7,82, P = 0,006$) et de l'altitude² ($F_{1,104} = 10,46, P = 0,002$; $F_{1,104} = 7,31, P = 0,008$) avec une relation quadratique en forme de cloche. Par contre l'heure d'AR max ne varie pas significativement avec l'altitude ($F_{1,106} = 3,14, P = 0,08$). En effet, au mois de juillet le pic de température a lieu quasiment au même moment sur l'ensemble du gradient (entre 14h et 15h) ce qui peut expliquer cette absence de variation au niveau de l'heure (Résultats statistiques fournis en Tableau 6).

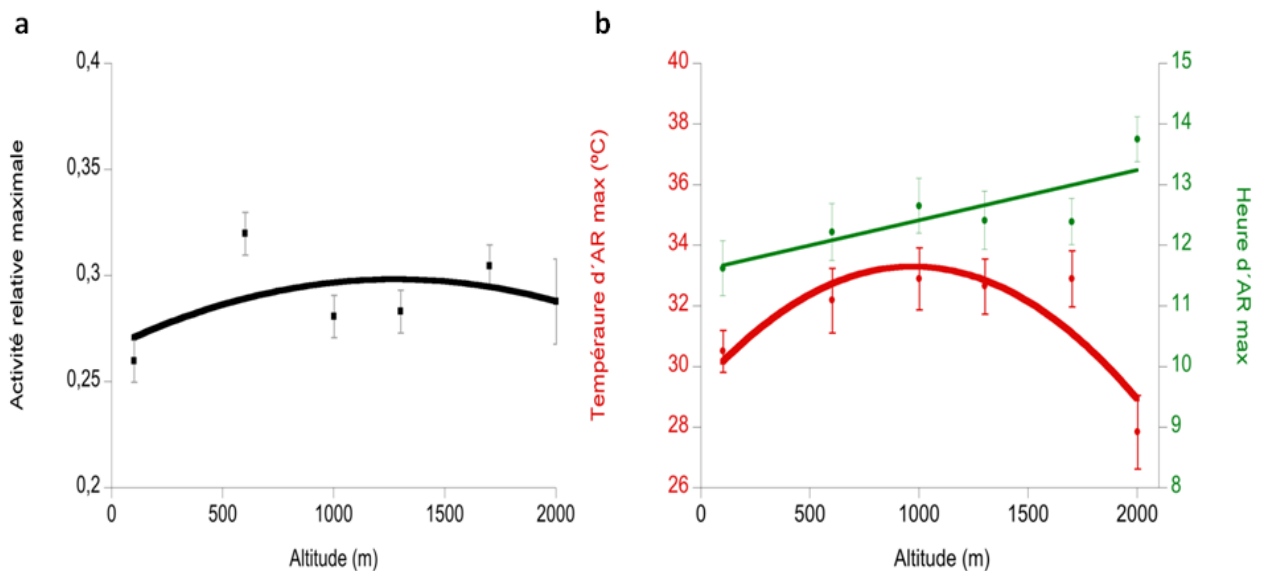


Figure 19. a) Activité relative maximale moyenne (\pm SE) (AR max), **b)** température (rouge) et heure (vert) moyennes d'activité relative maximale (\pm SE) en fonction de l'altitude lors de l'été 2015. Les valeurs d'activité relative maximale et de température ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux; l'heure a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 6).

a) Actividad relativa máxima media (\pm SE) (AR max), **b)** temperatura (rojo) y hora (verde) media de actividad relativa máxima (\pm SE) en función de la altitud durante el verano 2015. Los datos de actividad relativa máxima y de temperatura han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado, la hora ha sido ajustada con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 6.

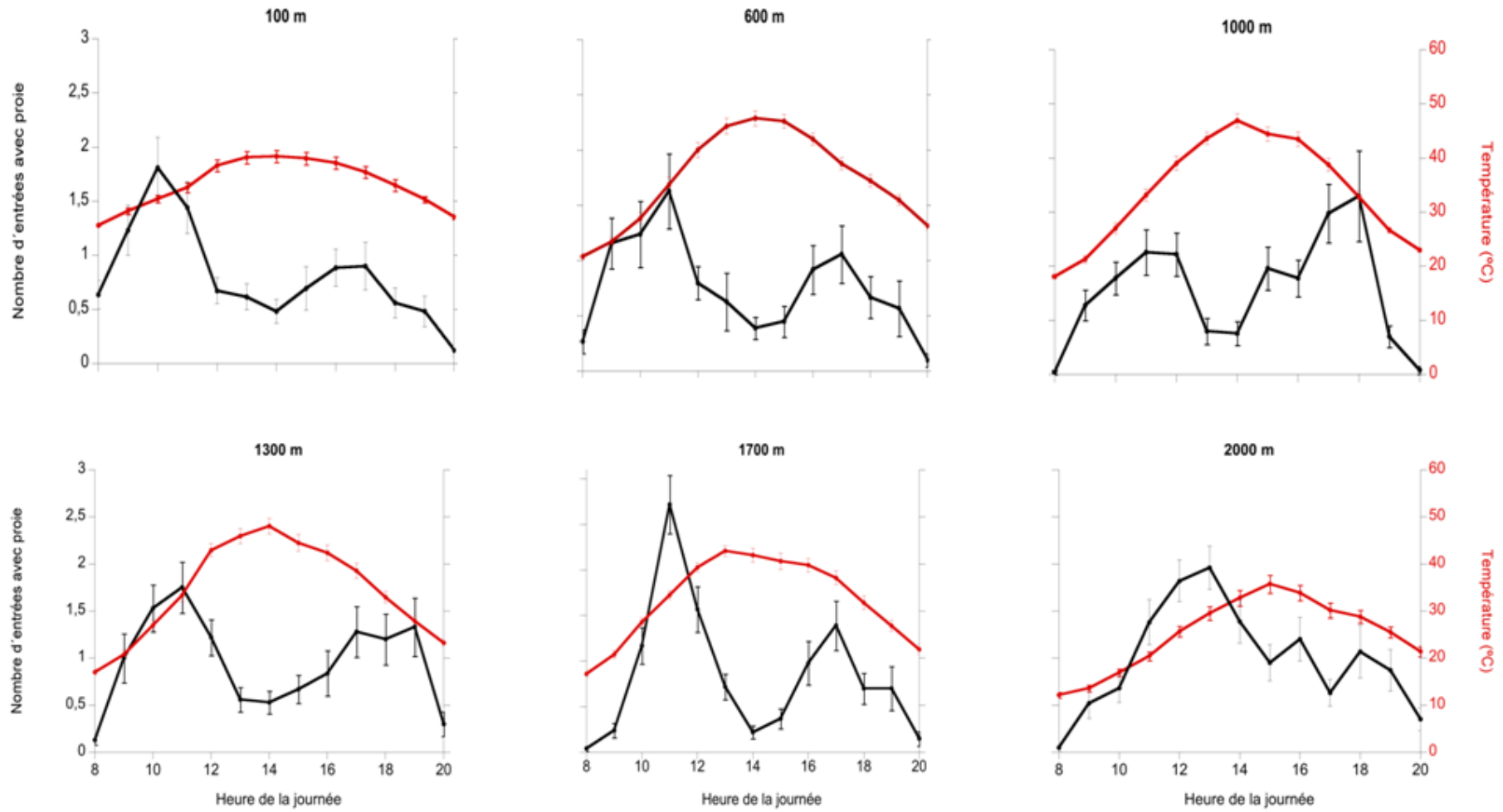


Figure 20. Nombre moyen d'entrées avec proie (trait noir) et température moyenne (trait rouge) journalière (\pm SE) pour chaque zone altitudinale lors de l'été 2015.

Número medio de entradas con presa (negro) y temperatura media (rojo) diaria (\pm SE) para cada zona altitudinal durante el verano 2015.

b. Efficacité : nombre d'entrées avec proies

Pendant l'été 2015, le nombre moyen d'entrées avec proie par jour est relativement bas pour l'ensemble des zones étant compris entre $0,76 \pm 0,06$ et $0,99 \pm 0,06$ (moyenne \pm SE). Les profils d'efficacité au cours de la journée sont les mêmes que ceux obtenus pour l'activité relative (Fig. 20). Le modèle ajusté sur les données d'efficacité maximale montre un effet de l'altitude ($F_{1,304} = 20,83$, $P < 0,0001$) et de l'altitude² ($F_{1,304} = 18,36$, $P < 0,0001$) avec une relation quadratique en forme de U (Fig. 21a). Pour la température à laquelle l'efficacité est maximale, il y a un effet de l'altitude ($F_{1,304} = 10,76$, $P = 0,012$) et de l'altitude² ($F_{1,296} = 13,82$, $P = 0,0002$) avec une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 21b). L'heure, quant à elle, augmente linéairement avec l'altitude ($F_{1,306} = 3,9$, $P = 0,049$) (Résultats statistiques fournis en Tableau 6). Si ces deux dernières variables varient de la même façon que la température et l'heure d'AR max, le patron obtenu pour l'efficacité maximale est opposé à celui de l'AR max. Ainsi, même si les colonies de moyenne altitude présentent la plus forte AR max, leur efficacité maximale est moindre que celle des autres zones.

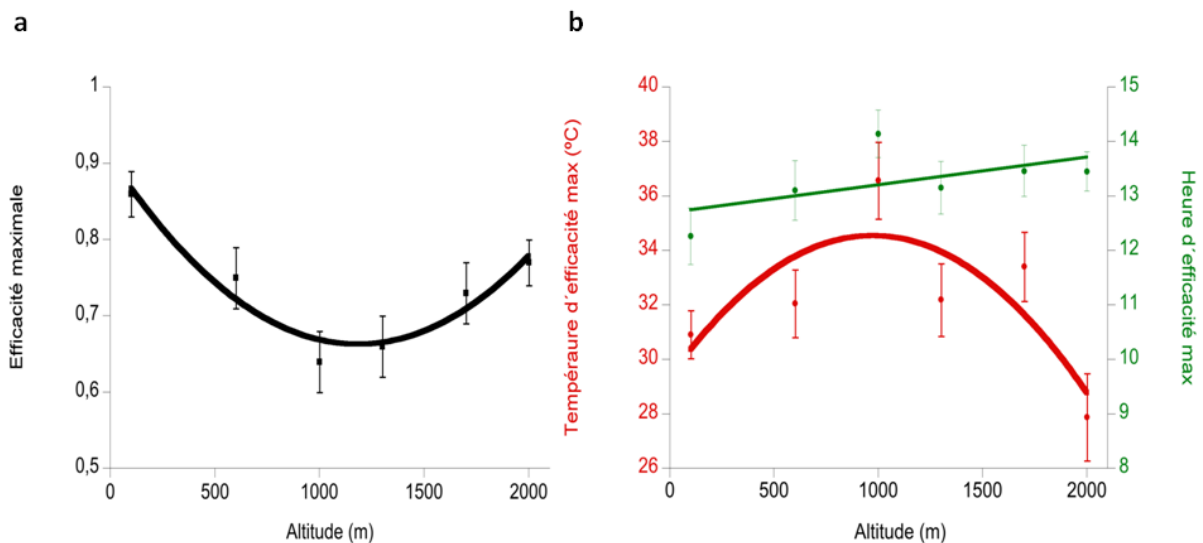


Figure 21. a) Efficacité maximale moyenne (\pm SE), **b)** température (rouge) et heure moyennes (vert) d'efficacité maximale (\pm SE) en fonction de l'altitude lors de l'été 2015. Les valeurs d'efficacité maximale et de température ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux; l'heure a été ajustée par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 6.

a) Eficacia máxima media (\pm SE), **b)** temperatura (rojo) y hora (verde) media de eficacia máxima (\pm SE) en función de la altitud durante el verano 2015. Los datos de eficacia máxima y de temperatura han sido ajustados con una regresión polinomial segundo grado, la hora ha sido ajustada con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 6.

L'efficacité maximale de juillet (2015 et 2016) ne varie pas avec l'altitude ($F_{1,97} = 0,025$, $P = 0,8$) et il en est de même pour sa température ($F_{1,97} = 1,91$, $P = 0,2$) et son heure ($F_{1,97} = 1,45$, $P = 0,2$) (Résultats statistiques fournis en Tableau 6).

Tableau 6. Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre les données d'activité relative maximale (AR max) ou d'efficacité maximale et l'altitude (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre los datos de actividad relativa máxima (AR max) o de eficacia máxima y la altitud (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	t	P	
Eté 2015	AR max	Altitude	2,45E-04	9,06E-05	2,7	0,007	
		Altitude ²	-1,03E-07	4,16E-08	-2,48	0,013	
	Température d'AR max	Altitude	9,38E-03	2,24E-03	4,18	< 0,0001	
		Altitude ²	-4,68E-06	1,03E-06	-4,54	< 0,0001	
	Heure d'AR max	Mois	Altitude	8,96E+00	2,58E-04	3,47	0,0006
	Efficacité max	Mois	Altitude	-4,00E-04	8,78E-05	-4,56	< 0,0001
			Altitude ²	1,71E-07	3,99E-08	4,28	< 0,0001
		Température d'Eff. max	Altitude	1,06E-02	3,23E-03	3,28	0,001
			Altitude ²	-5,46E-06	1,47E-06	-3,72	0,0002
	Heure d'Eff. max	Mois	Altitude	2,27E-03	1,15E-03	1,97	0,049
	Juillet	AR max	Altitude	4,49E-04	1,65E-04	2,71	0,008
			Altitude ²	-2,55E-07	7,89E-08	-3,23	0,002
Température d'AR max		Altitude	1,09E-02	3,90E-03	2,8	0,006	
		Altitude ²	-5,03E-06	1,86E-06	-2,7	0,008	
Heure d'AR max		Année	Altitude	9,35E-04	5,28E-04	1,77	0,08
Efficacité max		Année	Altitude	5,33E-06	3,38E-05	0,158	0,8
Température d'Eff. max		Année	Altitude	-1,60E-03	1,00E-03	-1,38	1,91
Heure d'Eff. max		Année	Altitude	7,17E-04	5,96E-04	1,2	0,2

Pitfall Traps

a. Aphaenogaster iberica : Occurrences

Globalement, dans les pièges de 2015 l'occurrence d'*A. iberica* diminue significativement avec l'altitude ($z = -5,6$, $P < 0,0001$) passant de $41 \pm 0,02\%$ à 100 m d'altitude à $24 \pm 0,02\%$ à 2000 m (moyenne \pm SE). L'occurrence est significativement plus importante le matin (de 8h à 12h) que l'après-midi (de 12h à 16h) ($z = -10,26$, $P < 0,0001$) et le soir (de 16h à 20h) ($z = -11,98$, $P < 0,0001$), et elle est plus basse dans l'après-midi que le soir ($z = 2$, $P = 0,04$), lors du pic de température (Résultats statistiques fournis en Tableau 7). Si on regarde pour chaque zone altitudinale indépendamment, les occurrences sont significativement plus importantes le matin que dans l'après-midi et le soir pour les zones 100, 600, 1300 et 1700 (8h-12h vs. 12h-16h -> 100 : $z = -5,66$, $P < 0,0001$; 600 : $z = -4,29$, $P < 0,0001$; 1300 : $z = -6,13$, $P < 0,0001$; 1700 : $z = -5$, $P < 0,0001$; 8h-12h vs. 16h-20h -> 100 : $z = -4,06$, $P < 0,0001$; 600 : $z = -4,03$, $P < 0,0001$; 1300 : $z = -5$, $P < 0,0001$; 1700 : $z = -3,51$, $P = 0,0004$). Il n'a pas de différence significative entre l'après-midi et le soir (100 : $z = -5,66$, $P < 0,0001$; 600 : $z = -4,29$, $P < 0,0001$; 1300 : $z = -6,13$, $P < 0,0001$; 1700 : $z = -5$, $P < 0,0001$). Pour la zone 1000, les trois périodes de la journée sont statistiquement différentes (8h-12h vs. 12h-16h : $z = 7,49$, $P < 0,0001$; 8h-12h vs. 16h-20h : $z = 4,79$, $P < 0,0001$; 12h-16h vs. 16h-20h : $z = 3,44$, $P = 0,0006$). Finalement pour la zone 2000, là où les températures sont les plus froides, les occurrences sont plus importantes le matin et l'après-midi qu'en soirée (8h-12h vs. 12h-16h : $z = -0,15$, $P = 0,88$; 8h-12 vs. 16h-20h : $z = -4,39$, $P < 0,0001$; 12h-16 vs. 16h-20h : $z = -4,27$, $P < 0,0001$) (Fig. 22).

En juillet (2015 et 2016) l'occurrence d'*A. iberica* diminue également avec l'altitude ($z = -4,13$, $P < 0,0001$) et les variations au cours de la journée sont les mêmes que pour l'ensemble de l'été 2015. L'occurrence du matin est la plus élevée (matin vs après-midi : $z = -8,5$, $P < 0,0001$; matin vs soir : $z = -5,3$, $P < 0,0001$) et celle de l'après-midi est la plus basse (après-midi vs soir : $z = 3,51$, $P = 0,0004$) (Résultats statistiques fournis en Tableau 7).

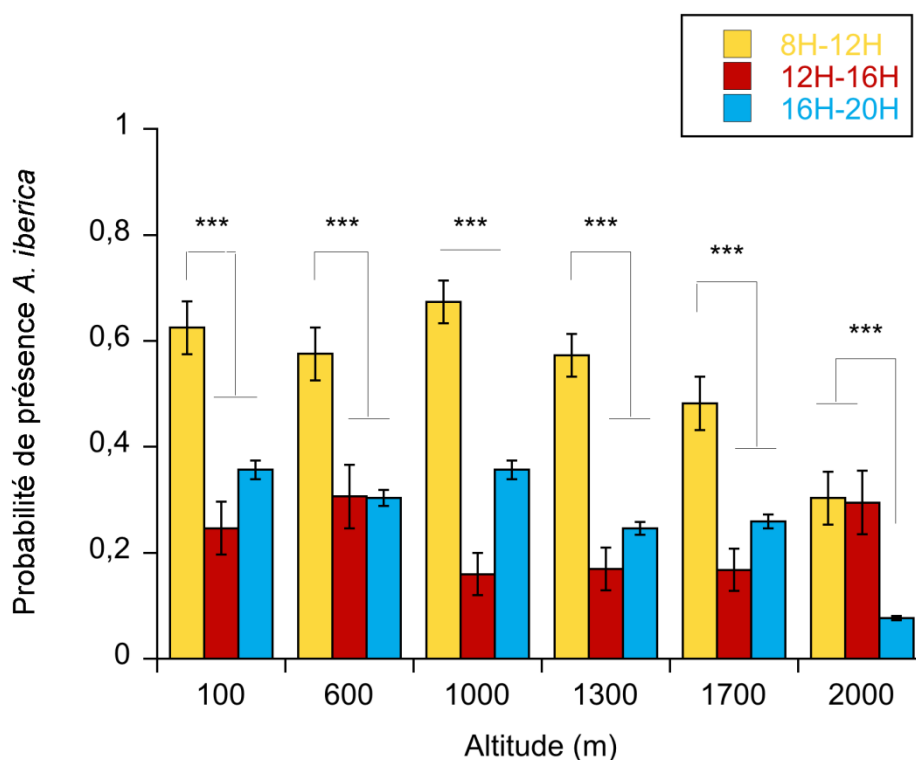


Figure 22. Occurrence moyenne d'*A. iberica* (\pm SE) pour les trois périodes d'échantillonnage durant l'été 2015 (entre 8-12h, 12-16h et 16-20h) au niveau des différentes zones altitudinales (***) quand $P < 0,0001$.

Ocurrencia media de *A. iberica* (\pm SE) durante los tres periodos diarios de muestreo en el verano 2015 (entre las 8- 12h, 12-16h y 16-20h) para cada una de las zonas altitudinales (***) si $P < 0,0001$.

b. Variation de la taille des *A. iberica* en fonction de l'heure et du mois

La taille du tibia des fourmis tombées dans les pièges l'été 2015 ne diffère pas entre les trois périodes de la journée ($F_{2,1332} = 1,37$, $P = 0,26$). Il y a toutefois, un effet du mois ($F_{1,1322} = 14,24$, $P < 0,0001$) et du mois² ($F_{1,1328} = 19,69$, $P < 0,0001$) décrivant une relation quadratique en forme de cloche, c'est-à-dire, que les fourmis du mois de juillet sont plus grandes qu'en mai et septembre (Fig. 23a). D'autre part, la taille du tibia augmente avec l'altitude ($F_{1,1322} = 28,58$ $P < 0,0001$) (Fig. 23b) (Résultats statistiques fournis en Tableau 8).

Ces mêmes résultats sont obtenus pour la taille des fourmis tombées en juillet : il y a une augmentation linéaire avec l'altitude ($F_{1,749} = 19,44$, $P < 0,0001$) et pas de différence significative en fonction de la période de la journée ($F_{1,749} = 2,3$, $P = 0,13$).

Tableau 7. Résultats des modèles linéaires mixtes généralisés décrivant la relation entre les données d'occurrence d'*A. iberica*, l'altitude et la période de la journée (distribution binomiale) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre los datos de ocurrencia de *A. iberica*, la altitud y el periodo del día (distribución binomial) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	z	P	
Eté 2015	Occurrences	Altitude	-4,04E-04	7,2E-05	-5,6	< 0,0001	
		Mois	8-12H vs 16-20H	-1,41	11,8	-11,98	< 0,0001
		Piège	8-12H vs 12-16H	-1,17	0,11	-10,26	< 0,0001
			12-16H vs 16-20H	0,24	0,12	2	0,04
Juillet	Occurrences	Altitude	-4,03E-04	9,76E-05	-4,13	< 0,0001	
		Mois	8-12H vs 16-20H	-1,45	0,17	-8,5	< 0,0001
		Piège	8-12H vs 12-16H	-0,85	0,16	-5,3	< 0,0001
			12-16H vs 16-20H	0,59	0,17	3,51	0,0004

Tableau 8. Résultats des modèles linéaires mixtes décrivant la relation entre la longueur du tibia d'*A. iberica*, le mois, l'altitude et la période de la journée (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre la longitud del tibia de *A. iberica*, el mes, la altitud y el periodo del día (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	t	P
Longueur du tibia (2015)	Piège	Mois	1,74E-01	3,47E-02	5,003	< 0,0001
		Mois ²	-1,22E-02	2,52E-03	-4,841	< 0,0001
Longueur du tibia (2015)	Piège	Altitude	2,52E-05	5,65E-06	4,468	< 0,0001
	Mois	Période	-8,55E-04	1,04E-03	-0,822	0,411
Longueur de tibia (Juillet)	Année	Altitude	3,40E-05	7,72E-06	4,41	< 0,0001
	Piège	Période	2,02E-03	1,33E-03	-1,52	0,13

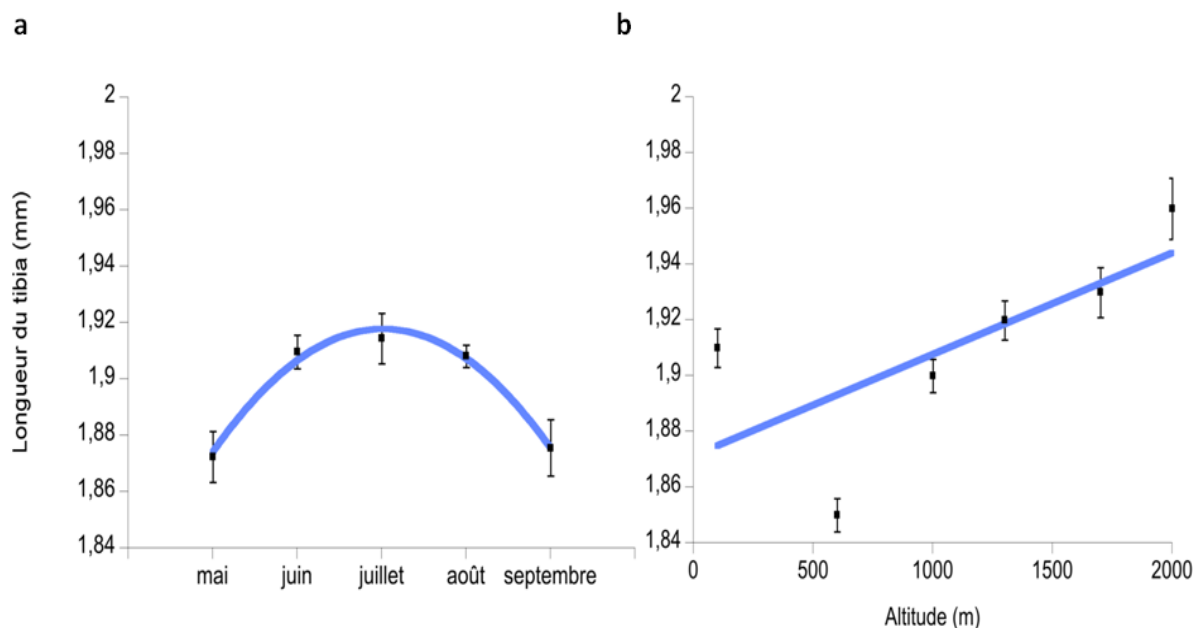


Figure 23. Longueur moyenne du tibia (\pm SE) en fonction **a)** du mois et **b)** de l'altitude pour les *A. iberica* tombées dans les pièges en 2015. Les valeurs de la fig. **a)** ont été ajustés par une régression polynomiale d'ordre deux; les valeurs de la fig. **b)** ont été ajustés par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 8.

Longitud media de la tibia (\pm SE) en función **a)** del mes y **b)** de la altitud para las *A. iberica* caídas en las trampas en 2015. Los valores de la fig. **a)** han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado; los valores de la fig. **b)** han sido ajustados con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 8.

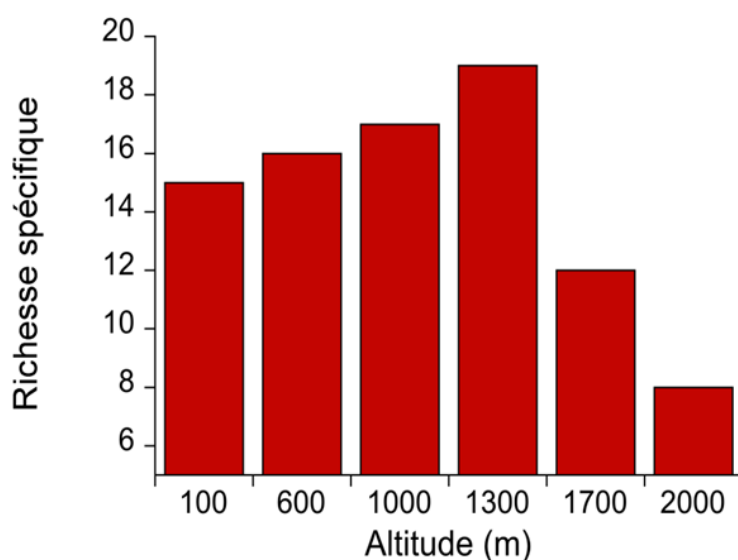


Figure 24. Richesse spécifique en fourmis pour chacune des zones altitudinales calculée à partir du contenu des pièges posés en 2015.

Riqueza específica de hormigas en cada una de las zonas altitudinales calculada a partir del contenido de las trampas de 2015.

Chapitre 3

Tableau 9. Occurrence relative (%) des espèces de fourmis à trois périodes de la journée (8-12h, 12-16h et 16-20h) et au niveau de chacune des zones altitudinales. Le pourcentage de pièges vides est indiqué et il n'a pas été pris en compte pour le calcul des occurrences relatives. En rouge sont signalées les espèces les plus présentes (Occurrence > 10%).

Occurrencia relativa (%) de las especies de hormigas durante tres periodos del día (8- 12h, 12-16h y 16-20h) para cada zona altitudinal. El porcentaje de trampas vacías aparece indicado al final de la tabla y no ha sido tomado en cuenta al calcular las ocurrencias relativas. En rojo aparecen las especies las con mayor presencia (Occurrencia > 10%).

Espèces	100			600			1000			1300			1700			2000		
	12H	16H	20H	12H	16H	20H	12H	16H	20H	12H	16H	20H	12H	16H	20H	12H	16H	20H
<i>Aphaenogaster iberica</i>	51	34,1	32,1	45,5	41	26,9	42,1	17,1	24,7	28,8	14,4	15,3	30,2	18,1	22,5	29,9	23,1	11,8
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>	-	-	-	-	-	-	0,5	0	0	1,3	0,7	4,8	1,6	0,9	1,4	-	-	-
<i>Bothriomyrmex sp.</i>	0,7	0	0	-	-	-	0	0,9	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus aethiops</i>	3,5	2,3	2,3	3,4	0	3,7	8,2	2,6	3,9	3	2,2	4,2	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus cruentatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,9	16,4	31	-	-	-
<i>Camponotus foreli</i>	4,2	0	3,8	4,1	4,8	3	3,6	2,6	7,9	1,3	0	1,6	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus lateralis</i>	0	0	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus piceus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,6	1,4	2,1	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus pilicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0	0	-	-	-
<i>Camponotus sylvaticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Cardiocondyla batesii</i>	-	-	-	2,1	1,2	3,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cataglyphis rosenhaueri</i>	5,6	32,9	11,5	4,1	31,3	17,9	0,5	29,9	14	-	-	-	-	-	-	0,8	1,3	2,4
<i>Cataglyphis velox</i>	-	-	-	-	-	-	6,7	27,4	10,7	24,9	48,2	27	24,5	56,9	28,9	52	51,9	64,7
<i>Crematogaster auberti</i>	3,5	2,3	3,8	4,1	3,6	3,7	0,5	0,9	1,7	3	1,4	5,8	-	-	-	-	-	-
<i>Crematogaster scutellaris</i>	-	-	-	0,7	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crematogaster sordidula</i>	-	-	-	1,4	0	0	4,1	0,9	0,6	0,4	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Formica subrufa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,7	18	11,6	-	-	-	-	-	-
<i>Gonomma hispanica</i>	-	-	-	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Messor barbarus</i>	-	-	-	2,1	0	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Messor bouvieri</i>	0,7	1,2	0,8	10,3	2,4	5,2	6,7	2,6	1,7	4,3	0	4,2	2,1	0	0,7	-	-	-
<i>Messor capitatus</i>	0,7	0	0	-	-	-	2,6	0,9	1,1	5,2	3,6	1,6	2,6	0,9	0	0,8	0,6	1,2
<i>Monomorium salomonis</i>	28,7	22,3	35,9	15,9	12	30,6	17,4	11,1	27	2,1	2,9	7,4	0,5	0	0	-	-	-
<i>Myrmica sulcinodis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,1	1,4	1,1	-	-	-	-	-	-
<i>Pheidole pallidula</i>	1,4	1,2	4,6	3,4	0	0	4,6	2,6	5,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	0	3,5	3,1	0,7	1,2	0,7	0,5	0,9	0	0	0	0,5	0,5	0	0	-	-	-
<i>Proformica longiceta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0	0	-	-	-	4,7	15	9,4
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0,7	6,3	13	6,9	12,7	7,1	5	8,2
<i>Tetramorium forte</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,4	4,3	6,3	1	0	2,1	3,9	3,1	2,4
<i>Tetramorium semilaeve</i>	0	0	0,8	0	2,4	2,2	0,5	0	0,6	0	0,7	0	0,5	0	0,7	0,8	0	0
<i>Temnothorax sp.</i>	0	0	0,8	2,1	0	0,7	0,5	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pièges vides (%)	21	45	40	27	52	32	13	39	30	23	23	31	21	29	36	29	19	43
Total pièges (N)	117	118	118	114	114	114	122	122	122	117	118	118	120	120	120	120	120	120

c. *Autres fourmis* : Richesse spécifique.

Au total 30 espèces ont été identifiées dans les pièges posés en 2015 (Tableau 9). La richesse spécifique est plus importante à moyenne altitude (19 espèces à 1300 m) contrairement à très haute altitude où la richesse est moindre (8 espèces à 2000 m) (Fig. 24).

d. *Autres arthropodes* : Abondance et masse sèche

Il y a un effet de l'altitude aussi bien sur l'abondance en autres arthropodes ($z = 21,85$, $P < 0,0001$) que sur la masse sèche ($F_{1,890} = 24,79$, $P < 0,0001$) ainsi qu'un effet de l'altitude² (abondance : $z = -19,34$, $P < 0,0001$; masse sèche : $F_{1,890} = 17,15$, $P < 0,0001$) décrivant dans les deux cas une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 25) (Résultats statistiques fournis en Tableau 10). La plus grande abondance en arthropodes ainsi que la plus forte masse sèche se trouvent à moyenne altitude.

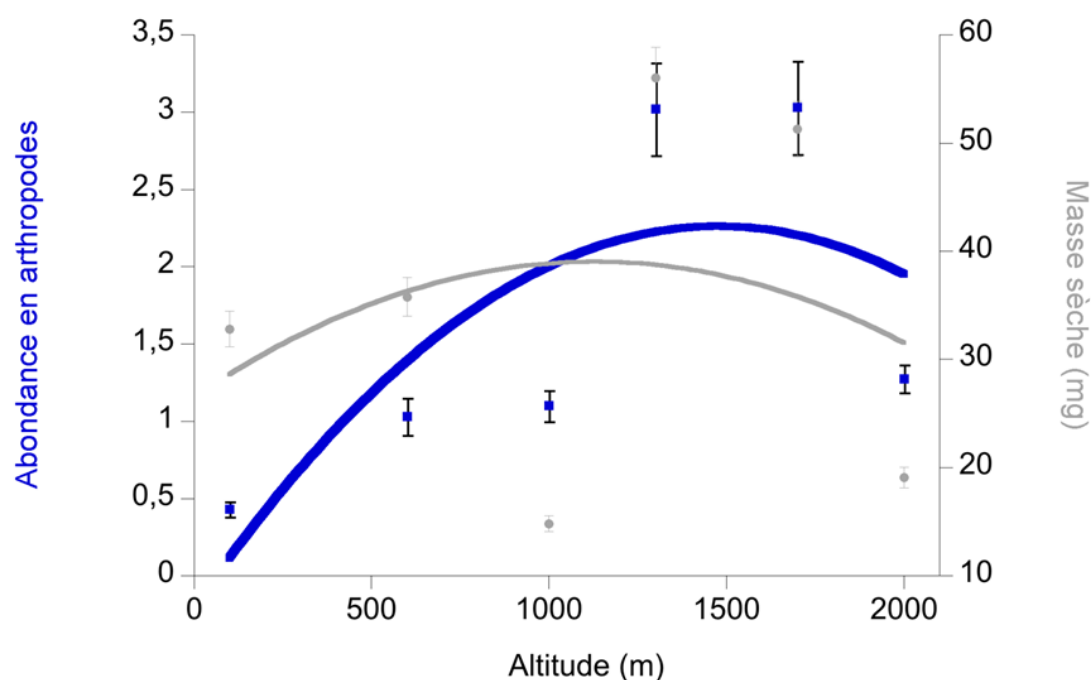


Figure 25. Abondance (bleu) et masse sèche (gris) moyenne (\pm SE) des arthropodes tombés dans les pièges posés lors de l'été 2015, en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre deux. Résultats statistiques fournis en Tableau 10.

Abundancia (azul) y peso seco (gris) medios (\pm SE) de artrópodos caídos en las trampas durante el verano 2015 en función de la altitud. Los valores han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 10.

Tableau 10. Résultats des modèles linéaires mixtes généralisés décrivant la relation entre l'abondance en arthropodes, leur masse sèche et l'altitude (distribution Poisson pour l'abondance et Gaussienne pour la masse sèche) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos generalizados que describen la relación entre la abundancia en artrópodos, su peso seco y la altitud (distribución de Poisson para la abundancia y Gaussiana para el peso seco) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	z	P
Abondance en arthropodes	Mois	Altitude	3,54E-03	1,62E-04	21,85	< 0,0001
	Piège	Altitude ²	1,21E-06	6,28E-08	-19,34	< 0,0001
Masse sèche des arthropodes	Mois	Altitude	2,26E-03	4,54E-04	4,978	< 0,0001
	Piège	Altitude ²	-8,12E-07	1,96E-07	-4,141	< 0,0001

3. A. 3. Discussion

Dans cette première partie nous avons mis en évidence l'existence d'une structure génétique le long du gradient altitudinal plus ou moins marquée en fonction des marqueurs utilisés, mais différenciant dans tous les cas les populations de basse, moyenne et haute altitude. Cette structuration peut témoigner d'un faible flux génique ainsi que l'hétérogénéité environnementale entre les différents niveaux altitudinaux constituant des conditions favorables à l'adaptation locale. D'autre part, la variation des conditions environnementales le long du gradient conduit à une plasticité comportementale importante chez les fourrageuses qui adaptent leur activité à la température du milieu.

Génétique des populations

L'étude génétique montre une grande différenciation au niveau mitochondrial avec différents haplotypes entre toutes les zones altitudinales. Cette forte structuration est en accord avec le mode de dispersion des reines chez *A. iberica* qui se fait par fission et qui est donc restreint à la marche sur de faibles distances. De plus, c'est à moyenne altitude où il y a la plus grande diversité d'haplotypes. Ce patron existe aussi chez les plantes le long de gradients altitudinaux (Ohsawa & Ide, 2008). Théoriquement il peut s'expliquer par le fait que les populations périphériques, se situant près de la limite extérieure de la zone de

répartition géographique de l'espèce, sont souvent relativement faibles et se trouvent isolées des populations centrales (Mayr, 1963; Levin, 1970; Lawton, 1993). De plus, ces populations périphériques sont souvent fondées par un petit nombre d'individus, ce qui peut entraîner également une réduction significative de la diversité génétique (Nei et al., 1975; Allendorf, 1986; McCommas & Bryant, 1990). D'autre part, elles sont susceptibles de subir différentes pressions de sélection que les populations centrales. Les conditions environnementales changeant le long du gradient altitudinal, on peut supposer que les populations géographiquement centrales connaissent des conditions optimales, alors que les populations périphériques sont généralement dans des conditions sous-optimales (Lesica & Allendorf, 1995). Ainsi, dans les populations périphériques, les faibles flux de gènes, la taille réduite de la population et les effets fondateurs favorisent la dérive génétique, réduisant ainsi la variation génétique et augmentant la différenciation entre populations (Lesica & Allendorf, 1995). Par conséquent, une variation génétique relativement importante ne peut être maintenue que dans les populations centrales.

L'analyse des marqueurs microsatellites indique également une structuration génétique, bien que plus faible. Cette structure résulte partiellement de la capacité de dispersion des mâles. Contrairement aux reines, les mâles peuvent voler mais, comme chez d'autres espèces (par exemple *Cataglyphis cursor*), le flux de gènes mâles n'est pas suffisant pour éviter la différenciation génétique entre les sites (Clémencet *et al.*, 2005). Le succès de dispersion décroît avec la distance ce qui peut induire une augmentation de la distance génétique avec la distance altitudinale. Ainsi, une diminution de l'efficacité de dispersion avec la distance géographique associée à la dérive génétique peut conduire à un patron d'isolation par la distance. L'absence de relation entre distance horizontale et distance génétique suggère que la dispersion des populations serait, dans notre cas d'étude, contrainte essentiellement par l'altitude peut être en raison de barrières environnementales entre les différents étages altitudinaux (Reisch et al., 2005; Ohsawa & Ide, 2008; Noormohammadi et al., 2015). Parmi les facteurs affectant le flux génétique entre populations le long de gradients altitudinaux on trouve la topographie du paysage, la structure de la végétation ou la phénologie de l'émergence des sexués (Reisch et al., 2005). En outre, l'absence de corrélation entre distance horizontale et distance génétique peut s'expliquer par le fait que notre travail était restreint au versant sud de la montagne. En

effet, certains auteurs font référence à une différenciation génétique marquée avec la distance horizontale lorsque l'étude s'étend sur les deux versants de la montagne (Taberlet et al., 1998; Ohsawa & Ide, 2008).

L'analyse discriminante en composantes principales montre une claire différenciation des zones 1700 et 2000 malgré la faible distance qui les sépare. Au niveau des autres zones, même si la structuration est moins marquée, on distingue une séparation entre les zones de basse altitude de celles de moyenne altitude. En effet, le flux génétique est plus susceptible de se produire entre populations voisines ; plus les populations sont proches, plus elles ont tendance à être génétiquement semblables (Slatkin, 1993; Hutchison & Templeton, 1999; Medrano & Herrera, 2008).

Etude de terrain

a) Variation de la température avec l'altitude

L'ensemble des données de température vérifient les différences recherchées le long du gradient altitudinal pour notre étude. Globalement, la température diminue avec l'altitude alors que les précipitations augmentent. Toutefois, pendant la saison estivale c'est à moyenne altitude qu'il fait le plus chaud et où l'amplitude thermique est la plus importante. Les mesures prises à 20 cm de profondeur dans le sol reflètent les températures subies par les fourmis à l'intérieur des nids. Cette profondeur a été choisie à partir de nos propres observations sur la structure pas très profonde des nids d'*A. iberica*. Dans le sol, la température diminue également avec l'altitude mais les variations thermiques au cours de la journée sont beaucoup moins importantes que celles observées à la surface du sol.

b) Rythmes d'activité

L'**activité relative** journalière ainsi que l'**efficacité** des fourmis des zones 100 à 1700 est bimodale avec un grand pic d'activité le matin et un second pic moins important en début de soirée. Le creux d'activité entre les deux pics coïncide avec le pic de température. Au niveau de la zone 2000 où les températures sont les plus froides, le profil d'activité relative ainsi que le profil d'efficacité sont plutôt unimodales avec un pic proche du pic de température. Ce patron est corroboré par les occurrences mesurées à partir du contenu des

pièges *pitfall*. De nombreux facteurs abiotiques, comme la lumière du soleil, la pluie et/ou l'intensité du vent, peuvent affecter l'activité de fourragement de certaines espèces (Briese, 1980; Cerdá & Retana, 1989; Wirth & Leal, 2001). Toutefois, pour de nombreuses espèces la température à la surface du sol est l'un des facteurs les plus importants (Rogers, 1974; Whitford & Ettershank, 1975; Crist & MacMahon, 1991; Vogt *et al.*, 2003; Bucy & Breed, 2006; Azcárate *et al.*, 2007; Yamamoto & Del-Claro, 2008; Jayatilaka *et al.*, 2011). En effet, la température conditionne la consommation d'oxygène, les pertes en eau et le coût énergétique du transport (Lighton & Feener, 1989; Lopez *et al.*, 1992). Pour certaines espèces par contre, l'intensité lumineuse ou la position du soleil s'avèrent être un facteur plus déterminant dans l'activité de fourragement que la température elle-même (Bernstein, 1974; Retana *et al.*, 1988; Narendra *et al.*, 2010; Amor *et al.*, 2011). Néanmoins, ces espèces se caractérisent soit par un fourragement tardif, en fin de journée ou nocturne, soit par un mode de fourragement solitaire. Des espèces comme *Cataglyphis floricola* s'appuient sur des capacités cognitives individuelles, telles que l'apprentissage visuel, pour retrouver leur chemin ce qui requiert un angle solaire précis (Wehner & Lanfranconi, 1981; Knaden & Wehner, 2005; Amor *et al.*, 2011). Ces auteurs ne nient toutefois pas que les températures extrêmes, chaudes ou froides, limitent l'activité de fourragement indépendamment de l'élévation solaire.

D'autre part, l'activité de fourragement chez les fourmis peut être extrêmement flexible et s'ajuster aux variables physiques telles que la température (voir Introduction générale p.33). Ainsi, *A. ibérica*, tout comme d'autres espèces occupant des habitats arides, présente une plasticité comportementale lui permettant de passer d'une activité unimodale à bimodale lorsque les températures du milieu sont trop élevées (Greenaway, 1981; Crist & MacMahon, 1991; Pol & de Casenave, 2004; Amor *et al.*, 2011; Caut *et al.*, 2013). Nous avons pu aussi observer d'autres types de comportements thermorégulateurs tels que l'utilisation de refuges thermiques (De Bie & Hewitt, 1990; Lopez *et al.*, 1992; Cole, 1994; Crist & Williams, 1999) et la migration fréquente des colonies vers des nouvelles localisations plus ou moins exposées au soleil (McGlynn *et al.*, 2004). L'utilisation de refuges thermiques était récurrente chez les fourmis de moyenne altitude là où l'amplitude thermique est la plus importante. Des périodes de repos dans la végétation et en grim pant sur des brindilles pendant les heures les plus chaudes leur permettait de s'éloigner le plus possible de la

surface chaude du sol. De plus, notre espèce se caractérise par des migrations fréquentes de la colonie, tout comme il a été décrit chez d'autres espèces proches : *A. senilis* (Avargues-Weber & Monnin, 2009), *A. rudis* (Smallwood, 1982) et *A. araneoides* (McGlynn *et al.*, 2004). C'est à basse altitude qu'il y a eu le plus de déménagements tout au long de l'étude, avec notamment des migrations vers des petits arbustes lors des mois les plus chauds. A moyenne altitude ces déplacements ont été particulièrement importants en juillet coïncidant avec la période la plus chaude. En revanche, ces migrations ont été très rares à haute altitude (une seule migration dans toute la période estivale 2015). Ainsi, en jouant sur l'exposition des nids, les fourmis peuvent étendre les heures de fourragement en optimisant le microclimat qui les entoure.

Secondairement, l'activité de fourragement peut aussi être modulée par des facteurs biotiques comme la disponibilité en nourriture (Fewell *et al.*, 1992; Biseau & Pasteels, 2000; Detrain *et al.*, 2000; Sanders & Gordon, 2002; Pol & de Casenave, 2004), l'état nutritionnel de la colonie (Whitford & Ettershank, 1975), le niveau d'activité dédié à d'autres tâches (Gordon, 1984, 1986), les interactions interspécifiques (Mehlhop & Scott, 1983; Cerdá *et al.*, 1998) et/ou la présence de prédateurs (Whitford & Bryant, 1979; MacKay, 1982; Munger, 1984; Crist & Wiens, 1996). Certains de ces facteurs comme le rassasiement de la colonie, pourraient expliquer que notre second pic d'activité dans la journée soit plus faible que le premier. Cependant, l'inertie du sol peut également jouer un rôle dans cette moindre activité puisque après le pic de température le sol met plus de temps à refroidir que l'air ambiant.

La plus grande **activité relative maximale** mesurée à moyenne altitude peut être ainsi la conséquence de plusieurs facteurs. Des facteurs biotiques, comme une plus grande compétition, des ressources plus éparées ou bien des colonies de plus grande taille pourraient expliquer ces différences d'activité maximale. Si ce dernier paramètre sera abordé dans la deuxième partie de ce chapitre, nous pouvons à présent traiter les deux premiers grâce aux résultats obtenus par les pièges *pitfall*. D'une part, suivant le patron déjà observé dans d'autres études (Fisher, 1999; Sanders, 2002; Bharti *et al.*, 2013; Bishop *et al.*, 2014), il existe une plus grande richesse spécifique de fourmis à moyenne altitude ce qui augmente le degré de compétition interspécifique. Cette plus grande compétition impliquerait un plus grand investissement des ouvrières dans la recherche de nourriture.

L'abondance en arthropodes, proxy des proies potentielles, est supérieure à moyenne altitude. *A. iberica* se caractérise par un régime omnivore se nourrissant majoritairement d'insectes morts ainsi que de graines et de pétales de fleurs (obs. personnelles). De ce fait, *a priori*, la quantité de ressources alimentaires ne serait pas un facteur limitant.

L'**efficacité maximale**, contrairement à l'activité maximale, est beaucoup moins importante à moyenne altitude. Néanmoins, lorsqu'on regarde l'efficacité le long de la journée, à moyenne altitude la différence entre les deux pics est moindre qu'à basse et haute altitude, le nombre de proies ramenées au nid étant ainsi plus reparté entre le matin et le soir ce qui peut compenser la plus basse efficacité maximale. Ces différences de répartition au long de la journée peuvent être dues à la plus grande compétition présente à moyenne altitude qui rendrait la capture de proies plus difficile.

La température d'activité relative maximale et d'efficacité maximale est plus élevée à moyenne altitude. Au vu de la plus grande richesse spécifique de cette zone, il se peut que *A. iberica*, tout comme d'autres espèces subordonnées, sorte fourrager à des températures plus élevées afin d'éviter les espèces dominantes. Ces dernières, au contraire, vont fourrager lors que les températures sont plus fraîches (Cerdá & Retana, 1997b; Cerdá *et al.*, 1998; Bestelmeyer, 2000). D'autre part, ce résultat peut également être expliqué par la plus grande amplitude thermique des zones de moyenne altitude. Chez d'autres insectes, les environnements fluctuants peuvent conduire à une résistance à la température supérieure (Sarup & Loeschcke, 2010; Bozinovic *et al.*, 2011; Fischer *et al.*, 2011), ce qui permettrait à notre espèce de fourrager à des températures plus élevées. En outre, plus on monte en altitude, plus l'heure d'activité et d'efficacité maximale sont tardives tout comme le pic de température. A basse altitude les fourrageuses peuvent sortir plus tôt puisque les températures sont douces dès 8h du matin, alors qu'à haute altitude les températures sont encore très froides à cette heure provoquant une activité maximale plus tardive. Malgré cela, les fourrageuses n'atteignent pas les mêmes températures qu'à plus basse altitude.

L'analyse séparée du mois de juillet a été réalisée car pendant ce mois l'ensemble des colonies sont au maximum de leur activité sur tout le long du gradient. En début et fin de saison on peut trouver des différences de phénologie. Globalement, on obtient les mêmes résultats que pour l'ensemble de la saison estivale mis à part pour l'heure d'activité

maximale qui ne varie pas en fonction de l'altitude. Pour ce mois, le pic de température a lieu quasiment au même moment sur l'ensemble du gradient.

c. Variations morphologiques

Nous avons réalisé des mesures morphologiques sur les *A. iberica* tombées dans les pièges *pitfall* pour mettre en évidence des possibles différences de taille entre les différents moments de la journée. Notre hypothèse de départ était que les fourmis qui sortent fourrager pendant les heures les plus chaudes (entre 12h et 16h) sont plus grandes afin de mieux résister aux plus fortes températures. Nos résultats montrent qu'il n'y a aucune différence de taille entre les fourrageuses qui sortent le matin, l'après midi et le soir. En revanche il y a des différences mensuelles, toutes zones confondues, avec une augmentation de la taille jusqu'au mois de juillet et ensuite une diminution jusqu'à septembre. Chez les fourmis, comme chez la plupart des insectes, la vitesse de développement diminue avec la température, ce qui conduit à des individus de plus petite taille (Atkinson, 1994; Forster & Hirst, 2012; Sánchez Oms *et al.*, 2017). Selon ce principe on s'attendrait à des individus de plus petite taille en juillet, ce qui n'est pas le cas. Il pourrait donc s'agir d'une adaptation morphologique pour faire face aux températures plus élevées de juillet. Néanmoins, il faut tenir compte du temps de développement et du temps séparant la métamorphose et l'émergence de la sortie du nid. Il est fort probable que les fourmis piégées au mois de juillet se soient développées au mois de mai et que celles piégées en septembre se soient développées en juillet ce qui expliquerait également les différences de taille observées. On peut tout de même imaginer que ce décalage dans le temps a pu être sélectionné au cours de l'évolution afin de produire des individus plus grands pour survivre aux fortes chaleurs. Finalement, la taille des individus augmente avec l'altitude ce qui reste dans la logique de la production d'individus plus grands lorsque les températures sont plus basses.

Conclusion

Dans cette première partie nous avons montré l'existence de plasticité comportementale en fonction des conditions de température retrouvées le long du gradient altitudinal avec également une variation dans le degré de thermophilie des fourmis. Ces différences de température retrouvées pour l'activité de fourragement vont principalement

dépendre de la physiologie thermique des fourrageuses (Lighton & Turner, 2004; Stuble *et al.*, 2013; Bishop *et al.*, 2017).

Deuxièmement, nous avons une structuration génétique le long du gradient altitudinal. Avec l'hétérogénéité environnementale, cette structuration constitue le critère requis minimal pour que le phénomène d'adaptation locale puisse se produire (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart *et al.*, 2013; Savolainen *et al.*, 2013). On s'attend ainsi à ce que les traits impliqués dans la résistance aux conditions climatiques, tels que la résistance à la température ou la morphologie des individus, soient soumis à une forte sélection. En effet, et comme nous l'avons vu, des fonctions importantes comme le développement et l'activité sont dépendantes de la température.

De ce fait, dans la deuxième partie de ce chapitre nous allons analyser les variations de résistance à la température le long du gradient altitudinal ainsi que les variations morphologiques. Deuxièmement, nous allons également étudier les variations métaboliques, dépendantes elles aussi des conditions de température. Finalement, par une expérience de *common garden*, nous allons voir si les différences de résistance à la température et de morphologie le long du gradient se maintiennent après un an sous les mêmes conditions d'élevage.

3. B – Etude en laboratoire : Variations physiologiques et morphologiques

3. B. 1. Matériel et méthodes

Echantillonnage

Le travail d'échantillonnage a été mené dans la même région que précédemment (voir Mat. et méth. Chap.3-A, p. 90), en Sierra Nevada, dans le sud-est de l'Espagne et le long d'un gradient altitudinal allant jusqu'à 2000 m d'altitude. En octobre 2015 nous avons déterré un total de 71 colonies d'*A. iberica* (à 100, 600, 1000, 1300, 1700 et 2000 m), 51 colonies en juillet 2016 (à 100, 150, 300, 600, 1000, 1300, 1700 et 2000 m) et 28 colonies en octobre 2016 (à 0, 100, 150, 300, 600, 850, 1000, 1300, 1700 et 1850 m). Juste après collection, pour les colonies déterrées en 2015, nous avons compté le nombre d'individus par colonie. Lors du comptage, un individu sur 20 a été prélevé et placé dans de l'alcool à 70° afin de réaliser postérieurement des mesures morphologiques.

Après leur récolte, les colonies ont été maintenues dans une même salle d'élevage à $24 \pm 2^\circ\text{C}$ avec un accès à l'eau *ad libitum* et nourries une fois par semaine avec des *Tenebrio molitor* et des pommes coupées en petits morceaux. Des tubes à essai placés à l'intérieur des boîtes d'élevage servaient de nid.

Résistance à la température

a. Chaud

Les tests de résistance à la température ont été réalisés au maximum 3 semaines après la récolte des colonies. Pour mesurer la résistance à la température nous avons utilisé une plaque chauffante ayant un rang de température de 5 à 200°C et une précision de mesure d'1°C (rectangular precision hot plate « Plactronic », J. P. Selecta, Barcelone, Espagne). Les fourmis ont été déposées dans un récipient en plastique (Longueur × largeur × hauteur : 14 x 10 x 8), dont les parois étaient fluonnées, sans couvercle et dont le fond était découpé afin de permettre aux ouvrières de reposer directement sur la surface de la plaque. Les ouvrières ont été placées sur la plaque par groupes de dix à une température de 55°C et le temps de survie jusqu'à leur mort a été mesuré. Pour l'ensemble de ces tests nous n'avons utilisé que

les fourmis fourrageuses, présentes à l'extérieur des tubes à essai, provenant des colonies récoltées en octobre 2015 (n = 67 colonies) et en octobre 2016 (n = 28 colonies). Nous avons testé entre 10 et 20 individus par colonie. Pour les colonies de 2015, nous avons reconduit les tests suivant la même procédure, après avoir passé un an en conditions de laboratoire. A la fin de tous ces tests les fourmis ont été conservées dans de l'alcool à 70°C afin de réaliser des mesures morphologiques.

b. Froid

Chaque fourmi a été introduite dans un flacon en verre et plongé dans un bac de glace pendant 20 minutes. Suivant le protocole de Boyles et al., (2009), à la fin de cette période et dans une pièce maintenue à $24 \pm 2^\circ\text{C}$, chaque fourmi a été déposée au centre d'un cercle de 4,5 cm de diamètre dessiné au fond d'une boîte de pétri de 9 cm de diamètre. Nous avons mesuré le *Chill coma recovery time*, c'est-à-dire, le temps nécessaire pour que la fourmi se réveille et sorte complètement du cercle pendant un temps maximum de 20 minutes. Nous avons attribué un temps minimal de 21 minutes aux individus n'étant pas sorti du cercle à la fin du temps d'observation. Dix fourmis par colonie ont été testées sur un total de 67 colonies récoltées en 2015.

Mesures morphologiques

Pour les fourmis prises au hasard lors du comptage des nids (n = 1090), cinq mesures ont été réalisées sur chaque individu :

- Largeur et longueur de la tête. La largeur correspond à la distance entre les deux yeux. La longueur est mesurée comme la distance entre l'occiput et le bord inférieur du clypéus.
- Longueur du mesosoma.
- Longueur du fémur et du tibia de la patte arrière gauche.

Pour ce faire nous avons utilisé une loupe binoculaire (LEICA S8APO) équipée d'une caméra vidéo (LEICA EC3). Les mesures ont été réalisées à l'aide du logiciel Image J (Schneider *et al.*, 2012).

Ces différentes mesures étant corrélées (voir Résultats, Fig. 27) nous avons choisi pour les mesures sur les fourmis issues des tests de résistance à la température (chaud) de ne prendre que la longueur du tibia. En effet, le tibia est rarement abîmé lors de la dissection et en plus, sa longueur joue un rôle important dans la résistance à la température (Hurlbert *et al.*, 2008; Sommer & Wehner, 2012).

Etude métabolique

Cette étude a été réalisée à partir des colonies échantillonnées en octobre 2015 et juillet 2016, après 18 et 9 mois en conditions de laboratoire respectivement. Nous avons estimé le taux métabolique standard d'ouvrières ($n = 134$) provenant de trois zones (100, 1300 et 2000m) à différentes conditions de température (15, 20, 25, 30 et 32°C). La respirométrie à volume constant a été appliquée en utilisant l'équipement Sable Systems (Las Vegas, Nevada). Sept chambres respirométriques (seringues de 10 ml fermées par un bouchon en caoutchouc), contenant chacune une petite pelote de coton imbibée de 200 μL d'eau désionisée prévenant la dessiccation, ont été introduites dans une étuve (Refritherm 200) en conditions d'obscurité et ont été connectées à un RM8-Multiplexer. La septième chambre était vide afin de servir comme contrôle. Toutes les heures les valeurs de CO_2 de cette chambre étaient soustraites à celles des autres chambres expérimentales afin de corriger des possibles fuites du système. Chaque chambre respirométrique a été nettoyée à l'éthanol 95% entre chaque test.

Lors de chaque test le flux d'air a été nettoyé de H_2O et de CO_2 à l'aide d'une colonne de drierite / ascarite / drierite (Lighton, 2008). Le débit a été établi à 50 ml min^{-1} avec une pompe SS-3 et régulé par une valve Sierra (200 ml min^{-1}) connectée à une unité MFC. Cet air a été ensuite nettoyé par une deuxième colonne de drierite / ascarite / drierite et envoyé au multiplexeur programmé avec le logiciel SSI Expedata faisant basculer l'air entre les chambres. La température à l'intérieur de l'étuve a été enregistrée en continu en utilisant un câble Thermistor adjacent aux chambres respirométriques. Tous les équipements ont été interfacés avec un ordinateur utilisant un SSI UI-2. Toutes les heures l'air des chambres respirométriques a été vidé pendant 200 secondes à 50 ml min^{-1} , passé au travers d'une colonne de 10 cm^3 de Cl_2MgO_8 afin d'éliminer toute trace d'humidité, et d'un analyseur de CO_2 (CA-10, précision de 1%, résolution de 0.00001%). Avant chaque test cet analyseur a été

calibré. Pour cela il a été mis à zéro avec de l'azote (N_2) et étalonné avec un gaz contenant une concentration connue de CO_2 (1,000 p.p.m. CO_2 in $N_2 \pm 1\%$). Pour chaque test, six ouvrières d'un total de 18 colonies ont été utilisées. Les colonies ont été maintenues à jeun une semaine avant et tout le long des expérimentations.

Chaque test dure 6 heures donnant six mesures par chambre. Les données issues de la première heure ne sont pas utilisées car incluent du CO_2 extérieur. Les fourmis ont été pesées avant chaque test au 10^{-1} mg près (masse humide initiale). Après les tests, les fourmis ont été congelées et séchées à $60^\circ C$ pendant 24h, puis pesées au 10^{-3} mg près (masse sèche finale). Ainsi, chaque fourmi n'a servi qu'à un seul test.

Analyse des données

Les données ont été analysées avec le logiciel R (RStudio-Team, 2016). Des modèles linéaires mixtes généralisés ont été réalisés pour l'ensemble des données avec la bibliothèque LME4 et lmerTest (Bates *et al.*, 2015; Kuznetsova *et al.*, 2015). L'ensemble des modèles décrits par la suite sont récapitulés en Annexe 3 dans le Tableau 3.

L'effet de l'altitude sur le nombre d'ouvrières par colonie a été analysé (modèle 1, distribution Poisson). Pour les données morphologiques, nous avons tout d'abord vérifié la corrélation entre les différentes mesures prises sur les individus mis de côté lors du comptage des nids, par la méthode de Pearson. La relation entre altitude et longueur du tibia a été vérifiée (modèle 2, distribution Gaussienne) avec la colonie d'origine comme facteur aléatoire. Ce même modèle a été réalisé avec les mesures prises sur les fourmis issues des tests de résistance à la température. Dans ce modèle, en plus de l'effet de l'altitude nous avons introduit la période d'échantillonnage comme facteur fixe (modèle 3, distribution Gaussienne). Pour tenir compte des différences de taille, une régression du temps de survie à $55^\circ C$ sur la longueur du tibia a été réalisée (modèle 4, distribution Gamma) pour ensuite tester la régression du résidu sur l'altitude et la période d'échantillonnage (modèle 5, distribution Gamma). L'effet de l'altitude sur le temps de survie à $55^\circ C$ pour chaque période d'échantillonnage a été ensuite testé séparément. Pour ce qui est du *chill coma recovery time* nous avons testé l'effet de l'altitude (modèle 6, distribution Gaussienne) avec la colonie d'origine comme facteur aléatoire. Une transformation de type log a été appliquée sur ces données afin de les normaliser. Le

changement de résistance à la température et de taille après un an en conditions de laboratoire a été analysé avec un modèle mixte (fonction lme dans la bibliothèque nlme (Pinheiro *et al.*, 2017)) en introduisant la période d'expérimentation et la zone altitudinale comme facteurs fixes et la colonie d'origine comme facteur aléatoire (modèles 7 et 8, distribution Gaussienne). Sur l'ensemble de ces modèles nous avons testé une relation linéaire et polynomiale d'ordre deux. Seuls les modèles présentant le meilleur Critère d'Information d'Akaike (AIC) sont rapportés. Les interactions non significatives ont été retirées des modèles.

Dans l'étude métabolique chaque donnée utilisée lors des analyses correspond à la moyenne des 5 heures de mesure pour chaque fourmi. Nous avons utilisé le logiciel SSI ExpeData pour soustraire le CO₂ de la chambre vide de chaque mesure expérimentale, corriger des petites variations dans le débit ($\pm 0,1 \text{ ml min}^{-1}$) et transformer les mesures de CO₂ de p.p.m. à $\mu\text{l hr}^{-1}$. Le log du taux métabolique spécifique de masse (CO₂ $\text{ml}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) qui est basé sur le poids sec final, a été utilisé afin de simplifier la comparaison avec d'autres études (Lighton & Bartholomew, 1988; Lighton, 2008). Nous avons vérifié que la différence de poids entre avant et après les tests est indépendante des conditions de température. Ainsi, comme dans ces études nous avons tout d'abord estimé une relation linéaire avec la température et ensuite nous avons testé une relation non linéaire de type polynomial d'ordre deux (modèle 9, distribution Gaussienne) en appliquant une analyse multifactorielle ANCOVA. La colonie d'origine (au sein de chaque zone altitudinale) n'explique pas une variation significative du taux métabolique. Nous ne l'avons donc pas inclus comme facteur aléatoire.

3. B. 2. Résultats

Colonies

Le nombre d'ouvrières a été compté sur un total de 71 colonies déterrées lors de l'été 2015. La relation entre le nombre d'ouvrières par colonie et l'altitude ($z = 26,39$, $P < 0,0001$) ainsi que l'altitude² ($z = -24,89$, $P < 0,0001$) est significative décrivant une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 26 ; Résultats statistiques fournis en Tableau 11). Ainsi, c'est à moyenne altitude que les colonies sont les plus peuplées trouvant dans ces zones des conditions plus favorables à leur développement qu'à basse et haute altitude.

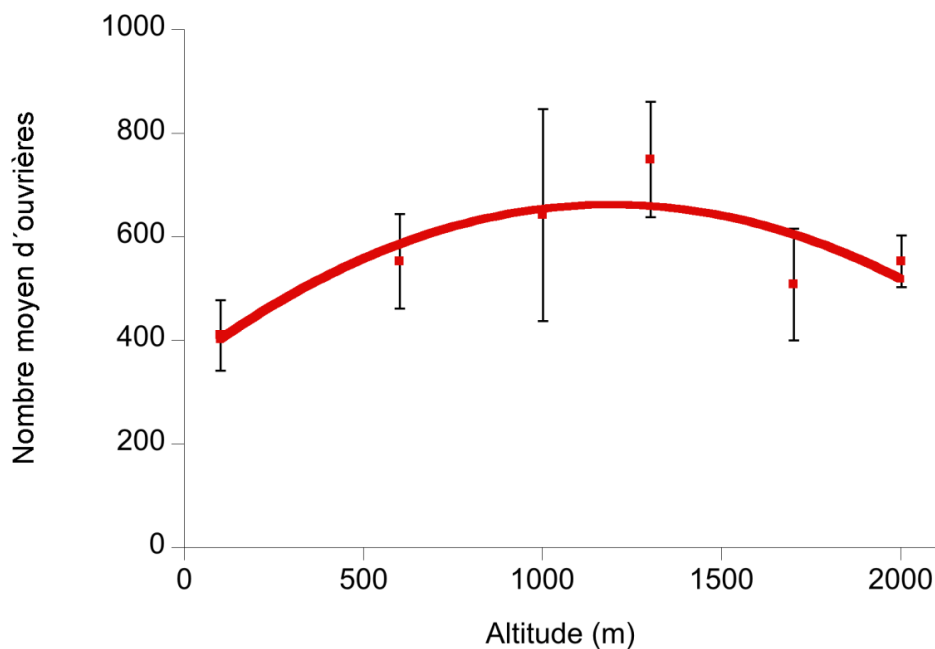


Figure 26. Nombre moyen d'ouvrières par colonie (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre 2. Résultats statistiques fournis en Tableau 11.

Número medio de obreras por colonia (\pm SE) en función de la altitud. Los valores han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 11.

Tableau 11. Résultats du modèle linéaire mixte généralisé décrivant la relation entre l'altitude et le nombre d'ouvrières par colonie (distribution Poisson) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados del modelo lineal mixto generalizado y que describe la relación entre la altitud y el número de obreras por colonia (distribución de Poisson) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Variable explicative	Estimate	SE	z	P
Nombre d'ouvrières par colonie	Altitude	9,835e-04	3,727E-05	26,39	< 0,0001
	Altitude ²	-4,047e-07	1,626E-08	-24,89	< 0,0001

Morphologie

Les différentes mesures morphologiques prises sur les fourmis mises de côté lors du comptage des nids sont toutes corrélées (R^2 compris entre 0,77 et 0,9 pour l'ensemble des corrélations, $P < 0,0001$) (Fig. 27). La relation entre la longueur du tibia et l'altitude est linéaire et positive ($F_{1,64} = 12,52$, $P = 0,0007$) (Fig. 28a ; Résultats statistiques fournis en Tableau 12). La taille des fourmis augmente ainsi avec l'altitude, là où les températures sont les plus froides.

Tableau 12. Résultats des modèles linéaires mixtes réalisés décrivant la relation entre l'altitude et la longueur du tibia d'*A. iberica* (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre la altitud y la longitud de la tibia de *A. iberica* (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	z	P
Longueur du tibia (fourmis mises de côté lors du comptage des colonies)	Colonie	Altitude	4,36E-05	1,23E-05	3,539	0,0008
		Altitude	2,66E-05	1,09E-05	2,445	0,016
Longueur du tibia (fourmis issues des tests de résistance à la température)	Colonie	Période	-4,70E-02	1,52E-02	-3,095	0,003
		d'échantillonnage				

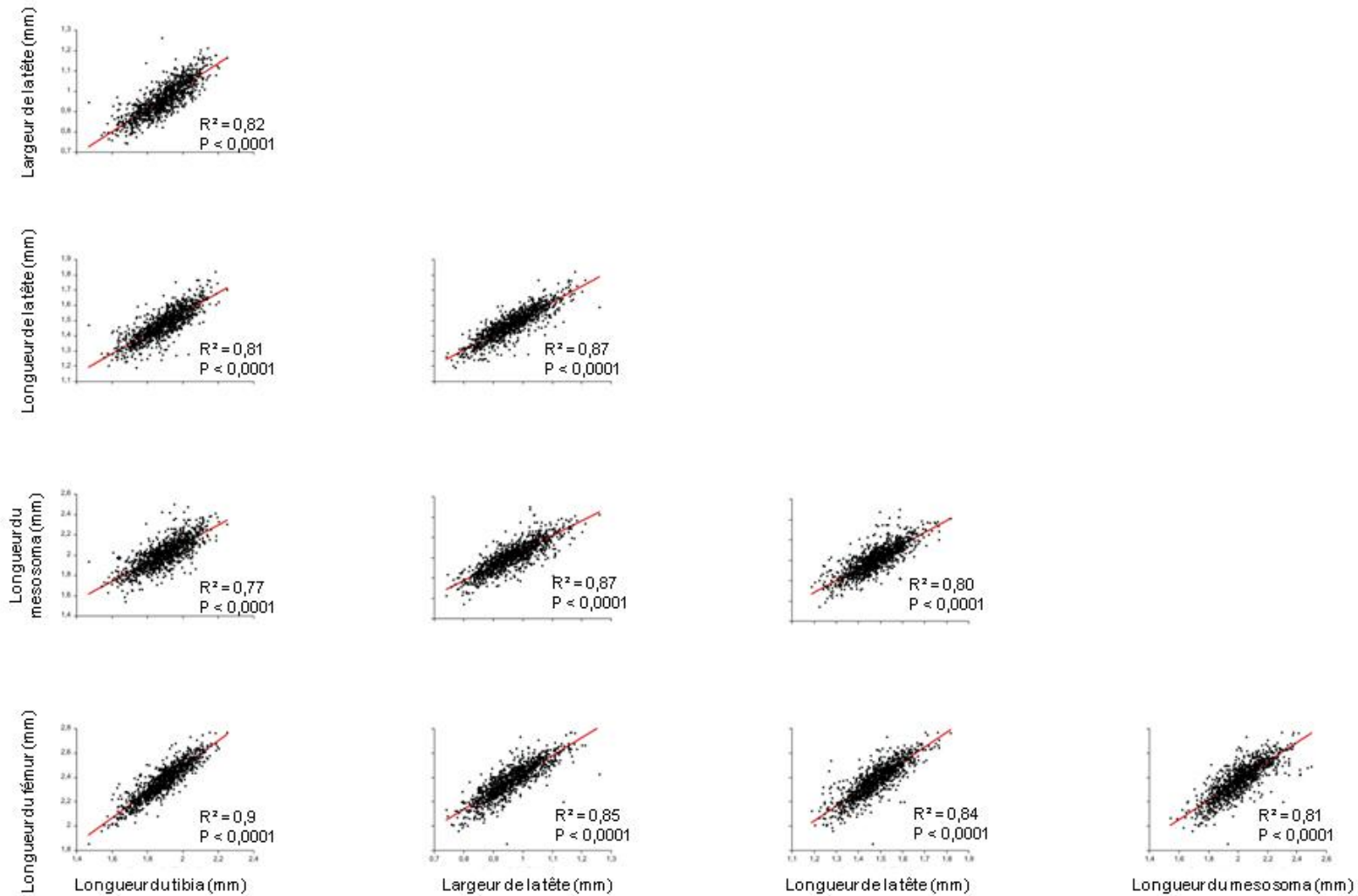


Figure 27. Corrélations réalisées par la méthode de Pearson entre les différentes mesures morphologiques prises sur les fourmis mises de côté lors du comptage des nids.
 Correlaciones realizadas por el método de Pearson entre las diferentes medidas morfológicas tomadas sobre las hormigas recuperadas durante el conteo de los nidos.

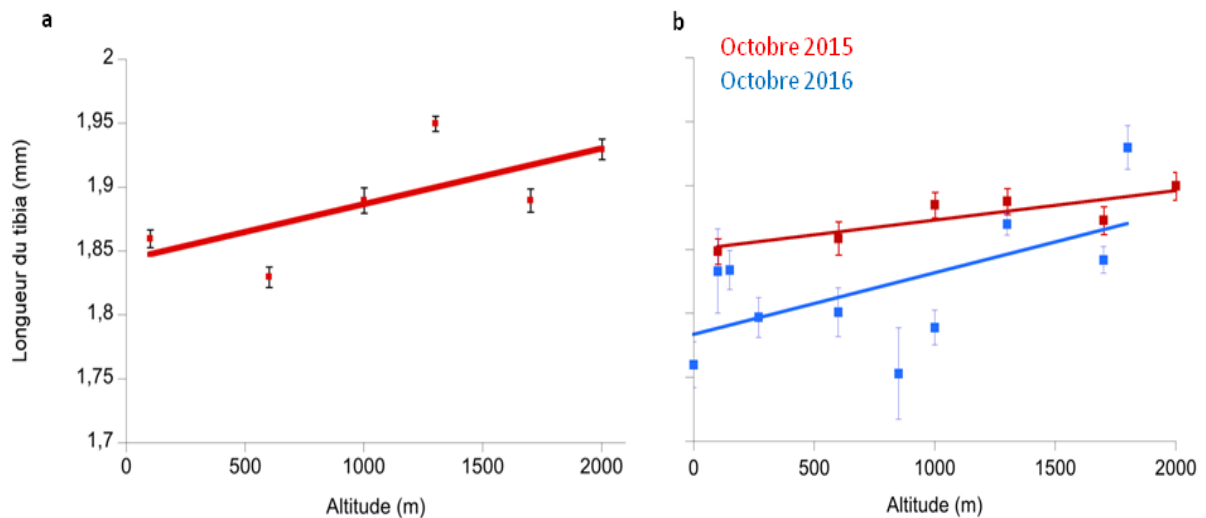


Figure 28. Longueur moyenne du tibia (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les données correspondent **a)** aux fourmis mises de côté en 2015 lors du comptage des nids et **b)** aux fourmis issues des tests de résistance à la température échantillonnées en Octobre 2015 (rouge) et Octobre 2016 (bleu). Les valeurs ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 12.

Longitud media de la tibia (\pm SE) en función de la altitud. Los datos corresponden **a)** a las hormigas recuperadas durante el conteo de los nidos y **b)** a las hormigas utilizadas en los tests de resistencia a la temperatura muestreadas en Octubre 2015 (rojo) y en Octubre 2016 (azul). Los valores han sido ajustados con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 12.

La longueur du tibia des individus issus des tests de résistance à la température augmente linéairement avec l'altitude ($F_{1,93} = 5,98$, $P = 0,016$) confirmant les résultats obtenus avec les *A. iberica* tombées dans les pièges *pitfall* (voir Résultats Chap. 3-A, p. 113). Il y a également un effet de l'année ($F_{1,85} = 5,98$, $P = 0,003$). Les fourmis d'Octobre 2016 sont plus petites que celles d'Octobre 2015 (Fig. 28b ; Résultats statistiques fournis en Tableau 12).

Résistance à la température

Le temps de survie à 55°C augmente linéairement avec la longueur du tibia ($F_{1,1178} = 1279,8$, $P < 0,0001$). Le modèle basé sur les résidus montre une relation entre le temps de survie, l'altitude ($F_{1,1176} = 13,9$, $P = 0,0002$), l'altitude² ($F_{1,1176} = 43,74$, $P < 0,0001$) et l'année ($F_{1,1176} = 4,52$, $P = 0,034$). L'altitude² décrivant une relation quadratique en forme de cloche. Lorsqu'on regarde individuellement pour chaque période, il y a un effet de l'altitude et de

l'altitude² aussi bien pour les fourmis de 2015 (altitude : $F_{1,663} = 2$, $P < 0,0001$; altitude² : $F_{1,663} = 33,88$, $P = 0,0001$) que pour celles de 2016 (altitude : $F_{1,511} = 11,41$, $P = 0,0008$; altitude² : $F_{1,511} = 9,63$, $P = 0,002$), avec une relation quadratique en forme de cloche (Fig. 29 ; Résultats statistiques fournis en Tableau 13). Dès lors, c'est à moyenne altitude, là où l'amplitude thermique est la plus importante, que les fourmis résistent le plus à une température extrême. Toutefois, tout comme pour la taille, la résistance à la température des fourmis échantillonnées en Octobre 2016 est inférieure.

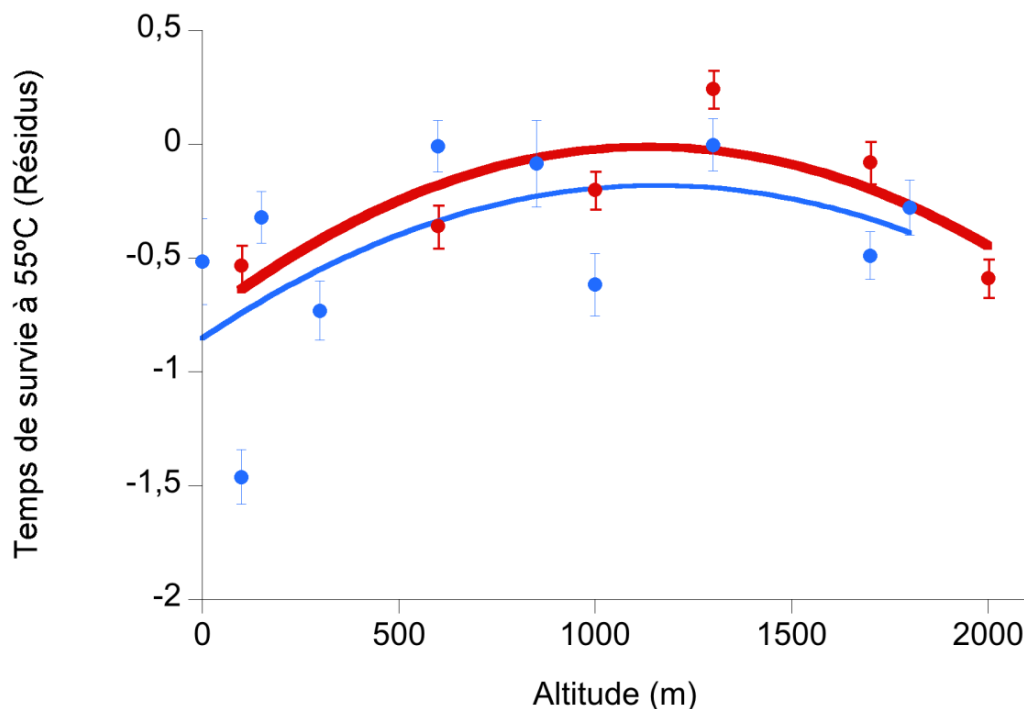


Figure 29. Régression du temps de survie à 55°C en fonction de l'altitude basée sur l'analyse des résidus. Les valeurs ont été ajustées par une régression polynomiale d'ordre 2. Résultats statistiques fournis en Tableau 13.

Regresión del tiempo de supervivencia a 55°C en función de la altitud basada sobre el análisis de los residuos. Los valores han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 13.

Si on compare le temps de survie à 55°C mesuré juste après échantillonnage des fourmis (Octobre 2015) avec le temps de survie après avoir passé un an en conditions de laboratoire (Octobre 2015 + 1 an) il y a un effet significatif de la période ($F_{1,923} = 31,55$, $P < 0,0001$), de la zone altitudinale ($F_{1,44} = 2,64$, $P = 0,036$) et une interaction entre les deux ($F_{1,923} = 3,69$, $P = 0,0026$) (Fig. 30a). La résistance à la température des fourmis est inférieure après un an en laboratoire pour toutes les zones sauf pour 2000m. De plus, globalement on

retrouve les mêmes différences entre les différentes zones. Pour ce qui est de la longueur du tibia, il y a également un effet de la période ($F_{1,923} = 30,55$, $P < 0,0001$) mais il n'y a pas de différence significative entre zones altitudinales ($F_{1,44} = 0,46$, $P = 0,8$) (Fig. 30b). Comme pour le temps de survie, après un an, les fourmis sont plus petites pour l'ensemble des zones.

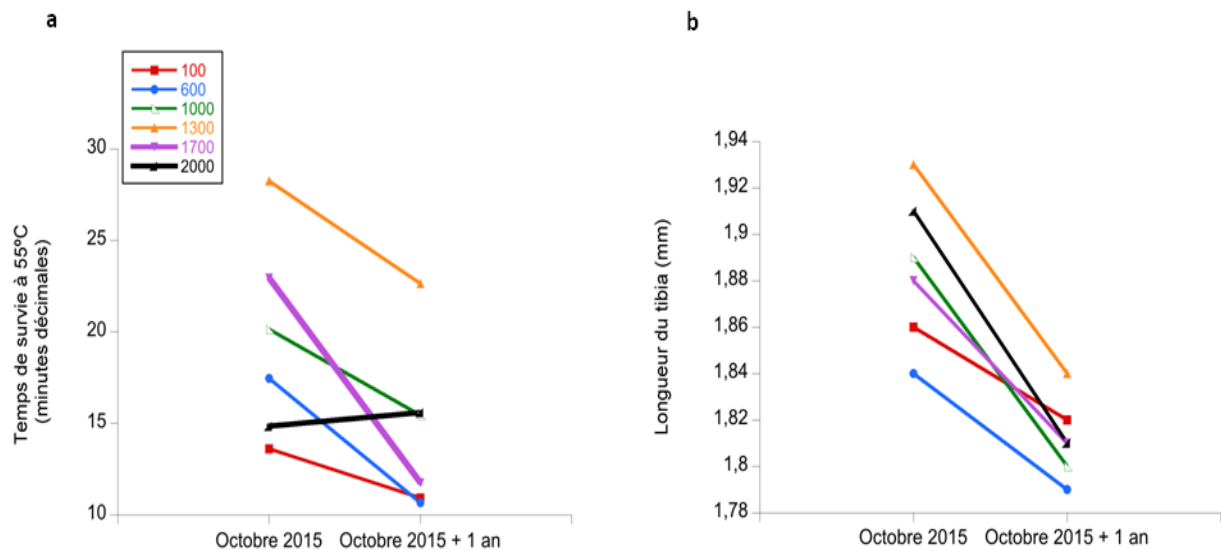


Figure 30. a) Temps de survie à 55°C et **b)** longueur du tibia des fourmis provenant des différentes zones altitudinales, juste après échantillonnage (Octobre 2015) et après avoir passé un an en conditions de laboratoire (Octobre 2015 + 1 an).

a) Tiempo de supervivencia a 55°C y **b)** longitud de la tibia de las hormigas procedentes de diferentes zonas altitudinales. Las medidas han sido tomadas justo después del muestreo (Octubre 2015) y después de un año en condiciones de laboratorio (Octubre 2015 + 1 año).

La résistance au froid, estimée par le *chill coma recovery time*, augmente linéairement avec l'altitude ($F_{1,64} = 4,43$, $P = 0,039$) (Fig. 31 ; Résultats statistiques fournis en Tableau 13). Ce résultat indique que les fourmis exposées aux températures les plus froides, c'est-à-dire, celles vivant à haute altitude, sont les plus résistantes au froid.

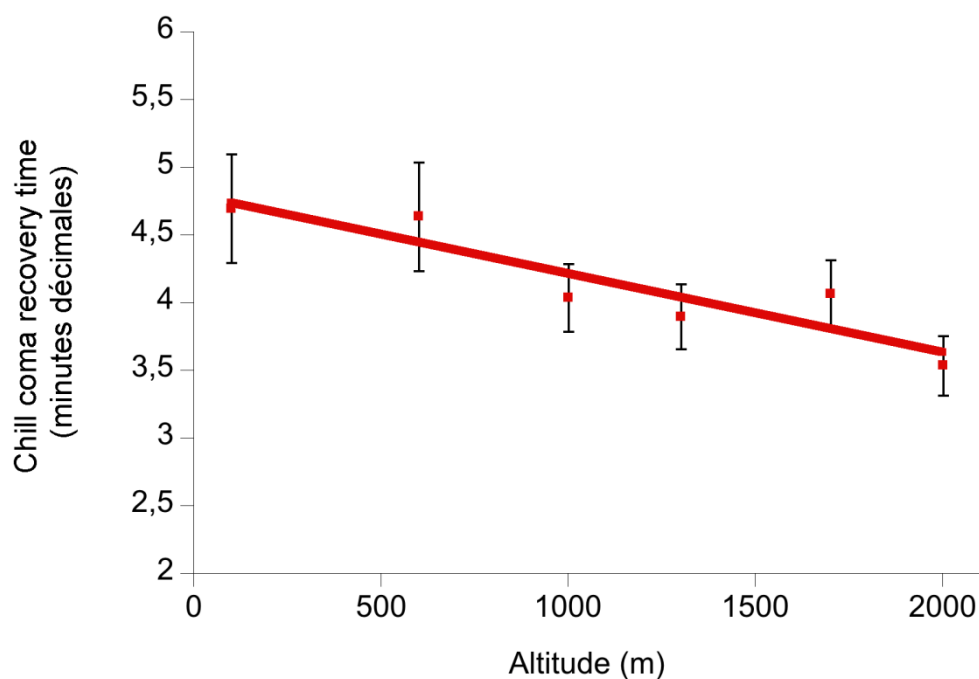


Figure 31. *Chill coma recovery time* moyen (\pm SE) en fonction de l'altitude. Les valeurs ont été ajustées par une régression linéaire. Résultats statistiques fournis en Tableau 13.

Tiempo medio de *chill coma recovery time* (\pm SE) en función de la altitud. Los valores han sido ajustados con una regresión lineal. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 13.

Tableau 13. Résultats des modèles linéaires mixtes réalisés décrivant la relation entre l'altitude et la résistance à la température chez *A. iberica* (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados de los modelos lineales mixtos que describen la relación entre la altitud y la resistencia a la temperatura de *A. iberica* (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Facteur aléatoire	Variable explicative	Estimate	SE	z	P
Résidus temps de survie à 55°C	-	Altitude	1,23E-03	1,67E-04	7,38	< 0,0001
		Altitude ²	-5,45E-07	8,07E-08	-6,745	< 0,0001
		Période d'échantillonnage	-1,24E-01	5,83E-02	-2,126	0,034
<i>Chill coma recovery time</i>	Colonie	Altitude	-7,85E-05	3,73E-05	-2,104	0,039

Métabolisme

Le modèle montre un effet de la température ($F_{1,125} = 18,1$, $P < 0,0001$), de la température² ($F_{1,125} = 5,58$, $P = 0,02$), de la zone ($F_{2,125} = 5,39$, $P = 0,0057$), une interaction zone*température ($F_{2,125} = 6,34$, $P = 0,0024$) et une interaction zone*température² ($F_{2,125} = 6,67$, $P = 0,0018$) sur le taux métabolique spécifique de masse (Fig.32 ; Résultats statistiques fournis en Tableau 14). Le taux métabolique des fourmis de la zone 100 est inférieur à celui des fourmis des zones 1300 et 2000 jusqu'à une température de 30°C. Toutefois, la relation avec la température varie en fonction de la zone altitudinale. Les ouvrières de la zone 100 sont plus sensibles à une augmentation de la température car leur taux métabolique augmente plus rapidement que celui des ouvrières des zones 1300 et 2000, notamment à partir de 25°C. Au-delà de 30°C les courbes se croisent : tandis que le taux métabolique des ouvrières des zones 1300 et 2000 semble atteindre un plateau, celui des ouvrières de la zone 100 continue d'augmenter. Dès lors, pour des températures inférieures à 30°C, ce sont les individus de haute altitude, c'est-à-dire, des zones les plus froides, qui présentent le plus haut taux métabolique.

Tableau 14. Résultats de l'ANCOVA basé sur une régression polynomiale d'ordre deux entre le taux métabolique poids spécifique, la zone altitudinale et la température (distribution Gaussienne) (significatif si $P < 0,05$).

Resultados del ANCOVA realizado sobre una regresión polinomial de segundo grado entre la tasa metabólica específica del peso, la zona altitudinal y la temperatura (distribución Gaussiana) (significativo si $P < 0,05$).

Variable réponse	Variable explicative	DF	Sum of Squares	F	P
	Zone altitudinale	2	0,4	5,39	0,006
	Température	1	0,67	18,1	< 0,0001
Taux métabolique spécifique de masse	Zone altitudinale* Température	2	0,47	6,35	0,0024
	Température ²	1	0,21	5,58	0,02
	Température ² *Zone altitudinale	2	0,5	6,67	0,002

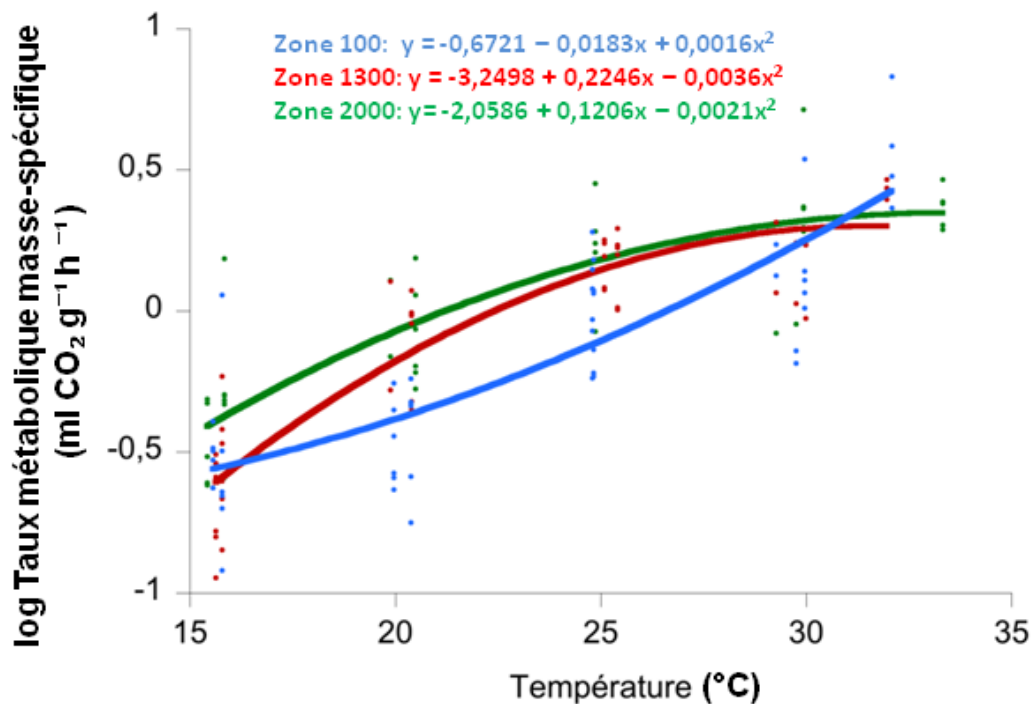


Figure 32. Taux métabolique masse-spécifique en fonction de la température pour les fourmis de trois zones altitudinales (zone 100, 1300 et 2000). Les valeurs ont été ajustées par des régressions polynomiales d'ordre deux. Résultats statistiques fournis en Tableau 12.

Tasa metabólica específica por masa en función de la temperatura de las hormigas procedentes de tres zonal altitudinales (zona 100, 1300 y 2000). Los valores han sido ajustados con una regresión polinomial de segundo grado. Resultados estadísticos presentados en la Tabla 14.

3. B. 3. Discussion

Les résultats de cette deuxième partie montrent des différences de tolérance thermique le long du gradient altitudinal. Tandis que les fourmis de moyenne altitude, là où l'amplitude thermique est la plus importante, présentent une meilleure résistance à la chaleur, celles de haute altitude sont plus résistantes au froid. Les fourmis se différencient également par leur taille mais celle-ci n'explique pas les différences de thermoresistance observées. Au niveau énergétique, les fourmis de moyenne et haute altitude présentent un taux métabolique supérieur tandis que les fourmis de basse altitude sont plus sensibles aux changements de température. Ces traits vont présenter un certain degré de plasticité mais les différences

entre zones altitudinales, notamment en ce qui concerne la résistance à la température, ont plus probablement une base génétique.

La **taille des colonies** varie le long du gradient altitudinal, les colonies les plus grandes étant à moyenne altitude. Ce trait favorise la plus grande activité maximale mesurée pour les colonies de cette zone dans la première partie de ce chapitre. En effet, plus les colonies sont grandes et plus les besoins en ressources alimentaires le seront aussi mais meilleure sera l'efficacité des ouvrières au sein de la colonie (Howard & Tschinkel, 1980; Anderson & Ratnieks, 1999). De nombreux facteurs exogènes influencent la taille des colonies comme la température et l'humidité (Porter & Tschinkel, 1987, 1993; Porter, 1988; Cassill & Tschinkel, 2000), la qualité et quantité des ressources alimentaires (Porter & Tschinkel, 1985; Porter, 1989), la taille des ouvrières (Porter & Tschinkel, 1985; Calabi & Porter, 1989), le taux de parasitisme (Briano et al., 1995) et la compétition intra- et interspécifique (Cushman et al., 1988; Adams, 1990; Gordon et al., 1997; Palmer, 2004). Précédemment nous avons vu que c'est à moyenne altitude qu'on trouve la plus grande abondance en arthropodes et donc en proies potentielles. De plus, l'occurrence d'*A. iberica* diminue avec l'altitude (Résultats Chap. 3-A, p. 112) ce qui reflète une moindre densité en nids et donc une moindre compétition intra-spécifique qu'à plus basse altitude. Finalement, les conditions de température plus douces qu'à haute altitude seraient plus favorables au bon développement de la colonie. Chez *A. senilis* par exemple, le développement des larves est arrêté à une température de 20°C (Sánchez Oms et al., 2017). Ainsi, l'ensemble de ces variables rendraient les zones de moyenne altitude plus favorables au développement de la colonie que les zones situées à basse et haute altitude.

L'étude de la **résistance à la température** le long du gradient altitudinal montre une bonne adaptation des fourmis à leur milieu. Premièrement, la résistance à la chaleur est supérieure chez les fourmis de moyenne altitude aussi bien pour celles échantillonnées en 2015 que pour celles de 2016. Dès lors, les zones où les fourmis présentent une plus grande thermophilie lors du fourragement (voir Résultats Chap. 3-A, p. 106) sont aussi celles qui présentent la plus grande résistance à la chaleur. Deuxièmement, la résistance au froid augmente linéairement avec l'altitude de façon à ce que les fourmis exposées aux températures les plus froides soient les plus résistantes, car le froid, tout comme la chaleur, contraint l'activité des fourmis et leur performance (Huey & Kingsolver, 1989). Ces résultats

vont à l'encontre de la règle de Brett qui stipule que les variations géographiques au niveau des limites thermiques supérieures sont moindres que celles des limites inférieures, ces dernières étant plus labiles (Brett, 1956; Gaston, 2009). Cette règle vérifiée chez certaines espèces de fourmis le long de gradients latitudinaux et altitudinaux (Diamond *et al.*, 2012b; Bishop *et al.*, 2017) ne s'applique pas à nos résultats qui montrent, certes une variation de la résistance au froid avec l'altitude, mais aussi une variation importante de la résistance au chaud. Cette dernière serait en lien avec la plus grande amplitude thermique trouvée à moyenne altitude (voir Résultats Chap. 3-A, p. 102). Il a été montré chez d'autres insectes qu'un environnement dans lequel les températures fluctuent conduit à des tolérances thermiques supérieures. Ainsi, chez *Drosophila melanogaster* un développement sous des conditions de température fluctuantes incrémente la tolérance au froid par rapport à un développement sous des conditions de température stables (Overgaard *et al.*, 2011). Chez d'autres Drosophilidae (Sarup & Loeschcke, 2010; Bozinovic *et al.*, 2011), ainsi que chez certains papillons (Fischer *et al.*, 2011), la résistance aux fortes températures est également augmentée suite à un développement sous des températures fluctuantes. D'autre part, la règle de Janzen semblerait quant à elle applicable à nos résultats. La règle de Janzen, aussi appelée l'hypothèse de variabilité climatique, prédit une plus grande plage de tolérance thermique là où la température du milieu est plus variable (Janzen, 1967; Gaston, 2009), dans notre étude, à moyenne altitude. Toutefois, ni les mécanismes physiologiques (Neven, 2000; Macmillan & Sinclair, 2011) ni les bases génétiques (Hercus *et al.*, 2000; Anderson *et al.*, 2005) sous-jacents aux limites supérieures et inférieures de tolérance thermique ne sont les mêmes, ce qui explique leur différente relation avec l'altitude.

Parmi les nombreuses adaptations que les fourmis peuvent présenter pour faire face aux températures extrêmes (Gehring & Wehner, 1995; Gibbs & Pomonis, 1995; Cerdá & Retana, 2000; Clémencet *et al.*, 2010; Ślipiński *et al.*, 2015; Boulay *et al.*, 2017), les adaptations de type morphologique vont incrémente le temps (Lighton & Feener, 1989) et la température de fourragement (Rissing & Pollok, 1984). Dans l'Introduction générale nous avons vu comment les individus de plus grande taille sont favorisés face aux fortes températures (voir p. 34). D'après cela, on avait émis l'hypothèse que les fourmis de moyenne altitude, c'est-à-dire, les plus thermophiles et les plus thermorésistantes soient les plus grandes. Ce n'est néanmoins pas ce que l'on observe car, tout comme pour les

ouvrières tombées dans les pièges *pitfall* (voir Chap. 3-A, p. 113), la taille augmente linéairement avec l'altitude avec une production d'individus plus grands au niveau des zones les plus froides (Atkinson, 1994; Forster & Hirst, 2012; Sánchez Oms *et al.*, 2017). En effet, tout comme pour la température en surface, nous avons vu que la température à l'intérieur du sol diminue avec l'altitude (Chap. 3-A, p. 102) et même si les fourmis sont capables de thermorégulation à l'intérieur des nids (Kadochová *et al.*, 2014), il se peut que l'amplitude thermique ne soit pas suffisante pour éviter ces différences de taille.

D'autre part, les adaptations morphologiques comme les très longues pattes, caractérisent tout particulièrement des espèces comme les *Cataglyphis* et les *Ocymyrmex*, occupant les habitats du désert qui ont une très faible densité alimentaire, ce qui ne semble pas être le cas dans notre milieu. Les fourrageuses de ces espèces doivent ainsi couvrir de grandes distances sur des terrains physiquement très exigeants. Toutefois, nos résultats ne nient pas la relation entre taille et résistance à la température car l'analyse réalisée avec toutes zones confondues montre une relation positive entre les deux. D'autres types de mécanismes non-morphologiques comme la synthèse d'hydrocarbures linéaires et saturés (Gibbs & Pomonis, 1995), la production de *Heat shock proteins* (Gehring & Wehner, 1995) ou encore la régulation du métabolisme (Lighton & Bartholomew, 1988; Nielsen *et al.*, 1999) pourraient expliquer les différences de résistance à la température observées.

Les mesures de résistance à la température et les mesures morphologiques réalisées après avoir passé un an sous les mêmes conditions de laboratoire (***Common garden experiments*** (Kawecki & Ebert, 2004)) montrent non seulement que ces traits sont plastiques mais aussi l'existence d'une base génétique qui conduit à des réponses phénotypiques différentes en fonction de la zone d'origine. Ainsi, même si la résistance à la température diminue d'un an à l'autre, globalement, les différences entre zones altitudinales se maintiennent. L'exception ce sont les individus de la zone 2000 qui semblent plus résistants un an après. Chez l'espèce proche *A. senilis*, la résistance à la température est également un caractère plastique qui varie en fonction de la température de développement (Sánchez Oms *et al.*, 2017). Plus cette température est élevée, plus la résistance est importante. Ainsi, en fonction de la zone altitudinale d'origine, la résistance à la température peut se voir augmentée ou diminuée par rapport aux mesures prises juste après échantillonnage, selon si les conditions de température du laboratoire sont supérieures ou

inférieures à celles du terrain. De plus, comme déjà évoqué, des températures fluctuantes peuvent augmenter la résistance thermique des individus. En laboratoire, les colonies étaient soumises à des conditions stables. Si seule la plasticité phénotypique entre en jeu, il n'y aurait pas eu de différences entre zones altitudinales après un an sous les mêmes conditions d'élevage. Dans la première partie de ce chapitre nous avons mis en évidence une structuration génétique le long du gradient qui pourrait contribuer à expliquer ces différences phénotypiques. La longueur du tibia serait également soumise à de la plasticité phénotypique car ils sont plus petits après un an en laboratoire. En revanche, les différences entre zones ne sont plus significativement différentes. Ainsi, la taille des individus serait un trait plastique répondant aux conditions environnementales.

Le **métabolisme** constitue une autre adaptation possible à la température et à l'altitude. Si la relation allométrique entre le taux métabolique et la taille corporelle est bien connue en biologie (Kleiber, 1932; Brown *et al.*, 2004), d'autres facteurs extrinsèques aux organismes peuvent moduler le taux métabolique comme la température (Lighton & Bartholomew, 1988; Gillooly *et al.*, 2001) ou la disponibilité en phosphore (Jeyasingh, 2007). Nous avons étudié la réponse métabolique d'*A. iberica* à la température pour trois zones altitudinales. Selon la relation allométrique entre taille et taux métabolique, les individus les plus grands, c'est-à-dire ceux de la zone 2000, auraient dû présenter le plus bas métabolisme spécifique de masse (Chown *et al.*, 2007). Hors, c'est tout le contraire, le taux métabolique des ouvrières des zones 1300 et 2000 est supérieur à celui des ouvrières de la zone 100 pour des températures comprises entre 15 et 30 °C. Cependant, la relation avec la température varie en fonction de la zone altitudinale, les ouvrières de la zone 100 étant plus sensibles notamment à partir de 25°C. Au-delà de 30°C les courbes se croisent : tandis que le taux métabolique des ouvrières des zones 1300 et 2000 semble atteindre un plateau, celui des ouvrières de la zone 100 continue d'augmenter. Dans leur milieu, les fourmis de haute altitude sont exposées à des températures chaudes pendant des périodes relativement courtes en comparaison avec celles de plus basse altitude, ayant une saison d'activité plus restreinte. Avoir un taux métabolique plus important va leur permettre d'être physiologiquement plus actives et de maximiser la croissance de la colonie pendant ces courts périodes de temps. Ce type d'adaptation a déjà été mis en évidence chez deux espèces de *Myrmica* le long d'un gradient latitudinal, les populations du nord répondant plus

intensément à une hausse de la température (Nielsen *et al.*, 1999). Il en est de même chez trois espèces de *Pogonomyrmex* le long d'un gradient altitudinal (MacKay, 1982). Cette adaptation physiologique est nécessaire afin de permettre à notre espèce d'avoir les mêmes performances tout le long du gradient.

Il serait également intéressant d'étudier l'évolution du métabolisme pour ces zones altitudinales au-delà de 30°C, températures plus stressantes pour notre espèce. Chez *Pogonomyrmex rugosus*, ainsi que chez des scarabées du désert, une réduction du métabolisme a été signalé comme adaptation aux températures extrêmes (Bartholomew *et al.*, 1985; Lighton & Bartholomew, 1988). Dans des environnements arides où la nourriture devient rare, ce type d'adaptation permet une réduction aussi bien des besoins alimentaires que des pertes en eau par respiration. Selon cette théorie, notre hypothèse serait un taux métabolique plus bas chez les fourmis de la zone 1300 puisque ce sont celles qui subissent les plus fortes températures mais aussi, celles qui se caractérisent par la plus grande thermophilie et la plus grande résistance à la température. Le plateau obtenu à partir de 30°C laisse penser qu'une adaptation de ce type est possible.

Conclusion

L'ensemble des résultats montrent un lien entre l'altitude et différents traits comportementaux, physiologiques et environnementaux établis afin d'atteindre des performances optimales. Certains de ces traits vont être soumis à un certain degré de plasticité, plus ou moins important en fonction du caractère étudié. Dans la littérature certains auteurs avancent l'hypothèse de plasticité adaptative qui soulève la possibilité que la plasticité phénotypique soit en réalité un caractère adaptatif cible de la sélection naturelle (Fox *et al.*, 2001). Selon cette hypothèse, un génotype plastique serait plus performant qu'un autre moins plastique dans des environnements soumis à des changements constants. Dans ces circonstances le génotype plastique serait favorisé sur le long terme.

L'expérience de *common garden* met en évidence une base génétique expliquant les différences de thermo-tolérance observées le long du gradient. Cependant, même si dans la première partie de ce chapitre nous avons mis en évidence une structuration génétique le long du gradient, celle-ci n'est pas suffisamment marquée pour qu'on puisse conclure sur de l'adaptation locale. De plus, pour qu'il y ait adaptation locale, il faudrait vérifier que les différences entre populations pour un trait donné, sont plus importantes que les différences qui peuvent résulter par simple dérive génétique (Hendry *et al.*, 2001; McKay & Latta, 2002; Kawecki & Ebert, 2004). En outre, des expériences de type transplantations réciproques pourraient permettre de vérifier s'il existe de l'adaptation locale (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart *et al.*, 2013). Pour ce faire, les colonies, une fois déterrées, devraient être interchangées entre niveaux altitudinaux laissant quelques unes dans leur propre habitat comme contrôle. En cas d'adaptation locale chaque population devrait avoir de meilleures performances dans son habitat d'origine. Toutefois, cette expérience peut être extrêmement lourde à mettre en place car après avoir déterré et marqué les individus de toutes les colonies il faudrait réaliser des suivis quasi journaliers pendant un à deux mois à cause du caractère migratoire des colonies d'*A. iberica*.

Finalement, si les différences de thermophilie ont pu être mises en relation avec des différences dans la résistance à la température, cette dernière n'a pas pu être expliquée par des variations morphologiques. Comme nous l'avons déjà indiqué, d'autres mécanismes sont impliqués dans les capacités de thermo-tolérance chez les fourmis comme par exemple, la

production de *Heat shock proteins* (Gehring & Wehner, 1995; Ślipiński *et al.*, 2015). Actuellement, des études transcriptomiques sont menées par l'équipe afin de mettre en évidence d'éventuelles différences d'expression génique après exposition des individus à différentes conditions de température. Cette étude permettra de voir s'il existe un lien avec la plus grande résistance à la température des individus de moyenne altitude.

DISCUSSION GENERALE

Tout le long de cette thèse, nous nous sommes intéressés à la relation entre température et divers aspects comportementaux, physiologiques et écologiques chez les fourmis. Nous avons engagé les recherches aussi bien sur des principes méthodologiques que sur les processus écologiques et évolutifs qui participent à la formation de la biodiversité et qui expliquent l'adaptation biologique des populations naturelles à leur environnement. Dans cette dernière partie nous parlerons du changement climatique et des possibles réponses des espèces face à ce changement au regard de leur tolérance thermique. Mais avant cela, faisons un point sur les principaux résultats obtenus durant cette thèse.

I. Etendue des données de tolérance thermique

Dans le premier chapitre, nous avons vu l'importance d'incorporer des données sur les limites physiologiques dans les modèles de distribution des espèces (Gaston, 2009; Kearney *et al.*, 2009; Buckley *et al.*, 2012) pour des problématiques de changement climatique, d'espèces invasives ou encore pour des études sur la structuration des communautés. En effet, pour ce type de travail, certains auteurs se sont aperçus que les modèles dits de niche environnementale ne suffisent pas (Kearney & Porter, 2009; Chevin *et al.*, 2010; Chown *et al.*, 2010). Ces derniers utilisent la distribution actuelle des espèces et les variables environnementales caractérisant leur niche réalisée pour prédire les changements de distributions et le taux d'extinction des espèces (Thomas *et al.*, 2004). Le principal inconvénient de cette méthode est qu'elle ne tient pas compte des processus biologiques qui sous-tendent l'adaptation d'une espèce à son environnement et qu'elle ne peut pas incorporer les différences biologiques entre espèces qui déterminent si elles peuvent persister, ou non, *in situ*. Ce type de modélisation est donc actuellement plus adapté pour comprendre les changements dans la répartition des environnements spécifiques à une espèce que pour prédire la persistance de la population ou encore, pour guider les plans de conservation.

D'autre part, nous avons vu qu'afin d'incorporer ces données sur les limites physiologiques des espèces dans les modèles, ou encore, réaliser des études macro écologiques utilisant les données de résistance à la température présentes dans la littérature, il est devenu indispensable de réduire la méthodologie existante pour les tests de

résistance à la température. De ce fait, nous nous sommes penchés sur cette diversité méthodologique chez les fourmis, car de par leur grande diversité morphologique, les différentes vitesses de déplacement et la diversité de couleurs qu'elles présentent, elles offrent de nombreux axes exploratoires dans l'étude de la thermo-tolérance (Kaspari & Weiser, 1999; Pereboom & Biesmeijer, 2003). Pour rappel, nous avons réalisé une révision de l'ensemble de la littérature s'intéressant à la tolérance thermique chez les fourmis qui nous a permis de mettre en évidence l'existence d'un grand nombre de méthodes, mesures et dispositifs utilisés chez les fourmis. Dans cette révision, même si certaines des méthodes semblent être plus utilisées (méthode dynamique), le choix de celles-ci en fonction des espèces et des conditions du protocole peut être contestable. Nos résultats ont montré qu'il n'est pas possible de fixer un seul et unique protocole mais celui-ci va dépendre de certains facteurs notamment des espèces d'étude et de la question que l'on se pose. De même il faut tenir compte de l'aspect logistique spécialement en ce qui concerne le temps nécessaire à la réalisation de ces différents tests mais aussi en termes d'effort d'échantillonnage. Il faudra également garder à l'esprit que des facteurs intrinsèques aux individus peuvent influencer la résistance à la température comme l'âge ou l'état nutritionnel (Bowler & Terblanche, 2008; Nguyen *et al.*, 2014). Comprendre exactement les résultats que l'on obtient avec une méthode ou une autre nous aidera à mieux connaître la tolérance thermique des espèces et nous aidera à réaliser des prévisions plus précises sur leur distribution.

II. Adaptations aux températures extrêmes et plasticité phénotypique

Dans le deuxième chapitre, nous avons mis en avant la capacité de réponse par plasticité phénotypique d'un insecte thermophile face à une variation des conditions environnementales. Plus précisément, une variation de la température durant le développement et les premiers jours de vie des jeunes fourmis, peut conduire à différents seuils de résistance à la température chez les adultes. Ainsi, nos résultats montrent qu'une température d'élevage plus élevée réduit le temps de développement ainsi que la taille des individus. Cependant, les individus de petite taille sont plus thermorésistants que les individus de grande taille, et donc il n'existe aucune relation entre taille et résistance à la température contrairement à ce qu'il a été observé pour d'autres espèces de fourmis (Cerdá & Retana, 1997a; Clémencet *et al.*, 2010). Dans ce chapitre il a été mis en évidence la grande

capacité d'*A. senilis* à ajuster sa résistance thermique en fonction des conditions locales. Ce résultat est tout particulièrement important dans le cadre du changement climatique car l'impact d'une augmentation des températures sur la résistance thermique des fourmis est un sujet ayant reçu peu d'attention jusqu'à présent. Weidenmüller *et al.*, (2009) avait néanmoins montré chez *Camponotus rufipes* des préférences pour des températures plus élevées dans le positionnement du couvain chez des ouvrières ayant été exposées à des températures plus chaudes pendant leur état nymphale. Grâce à cette plasticité phénotypique, les espèces peuvent être plus tolérantes face aux changements environnementaux (Ghalambor *et al.*, 2007). En effet, cette plasticité va leur permettre ou bien de faire face aux nouvelles conditions environnementales et ainsi persister suffisamment longtemps pour permettre l'adaptation (Pigliucci, 2001) ou bien elle va faciliter l'évolution par assimilation génétique (Waddington, 1953; West-Eberhard, 2005).

Dans le troisième chapitre, notre étude réalisée le long d'un gradient altitudinal a permis de mettre en évidence des variations phénotypiques soulignant un lien inéluctable entre environnement, physiologie et comportement mis en place afin d'atteindre des performances optimales. Si le comportement de fourrage des fourmis s'avère être très plastique en réponse aux conditions de température, d'autres traits comme la résistance à la température semblent avoir une base génétique. En effet, nous avons vu que les différences de résistance à la température entre niveaux altitudinaux se maintiennent après avoir passé un an sous les mêmes conditions de laboratoire. Même si notre étude génétique a mis en évidence une certaine structure génétique le long du gradient, celle-ci n'est pas suffisamment marquée pour pouvoir conclure sur de l'adaptation locale. Néanmoins, ce faible flux génique ainsi que l'hétérogénéité environnementale retrouvée le long du gradient constituent les requis minimums pour qu'il puisse avoir fixation de traits adaptatifs par sélection naturelle sur une population donnée.

Les mécanismes de plasticité phénotypique et d'adaptation locale traités dans ces deux chapitres permettent aux espèces d'être présentes sur des larges zones géographiques et être exposées à des conditions environnementales très diverses. De plus, ces mécanismes vont leur permettre de faire face à de nouvelles conditions environnementales soit en leur permettant de s'adapter *in situ*, soit en facilitant le déplacement vers de nouvelles aires de répartition.

III. Changement climatique

Au vu du changement climatique que nous vivons actuellement, il est devenu d'une extrême importance de comprendre comment les espèces vont répondre à une augmentation des températures (Sala, 2000; Thomas *et al.*, 2004; Agrawal *et al.*, 2007; Deutsch *et al.*, 2008; Zarnetske *et al.*, 2012). Si les organismes ectothermes constituent la plus grande partie de la biodiversité terrestre (Wilson, 1992), il s'agit également du groupe le plus vulnérable face au changement de températures. Les températures critiques maximales et minimales covarient souvent avec la latitude et l'altitude montrant l'adaptation des organismes au climat (Janzen, 1967; Addo-Bediako *et al.*, 2000; Ghalambor, 2006). Chez les insectes, la probabilité de mourir face à une température extrême va dépendre de la réponse physiologique, de la taille de l'organisme, de son état nutritionnel ainsi que d'autres paramètres extrinsèques comme l'humidité et la magnitude et de la durée de l'augmentation de la température (Cerdá *et al.*, 1998; Chown *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2011; Oberg *et al.*, 2012; Overgaard *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2012).

La réponse d'une espèce face à un changement de conditions environnementales peut affecter d'autres espèces présentes dans le milieu. Des changements dans la productivité des écosystèmes et au niveau des interactions interspécifiques peuvent se produire (voir par exemple O'Reilly *et al.*, 2003). Pour cette raison, la priorité est de centrer les études sur des espèces dont les changements d'abondance ou de comportement auraient les conséquences les plus importantes sur les processus écosystémiques et sur la biodiversité. Parmi les insectes, les fourmis sont extrêmement abondantes, variées et jouent un rôle majeur dans les processus écologiques (Hölldobler & Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Ness & Morin, 2008), certains auteurs les considèrent même comme les «ingénieurs des écosystèmes» (Jones *et al.*, 1994; Folgarait, 1998; Ness & Morin, 2008). Au vue de leur étroite relation avec la température extérieure, les fourmis vont être fortement impactées par le changement climatique. De ce fait, les nombreux processus écologiques dans lesquels elles interviennent tels que la prédation, la dispersion de graines, la pollinisation, le recyclage des nutriments ou encore en tant que source de nourriture pour d'autres vertébrés et invertébrés (Hölldobler & Wilson, 1990; Bestelmeyer & Wiens, 2003) pourront également se voir affectés.

III.1. Les faits

Les différents modèles de changement climatique proposés par le GIEC (IPCC, 2014) prédisent tous une augmentation de la surface des zones désertiques sur la Terre. Par ailleurs, l'augmentation de la température qui devrait être maximale au pôle nord et dans les régions de haute montagne devrait également frapper fortement les principales zones arides du globe. La désertification, c'est-à-dire, la dégradation des sols dans les régions arides et semi arides est le résultat de ce changement climatique et des activités de l'homme et finira par devenir irréversible avec l'intensification de l'assèchement, du compactage et de l'érosion des sols. D'ici la fin du 21ème siècle, les climatologues estiment que la température globale pourrait monter de 2 à 6 degrés par rapport à la période préindustrielle. La montagne méditerranéenne, de par sa position latitudinale va être particulièrement vulnérable à cette augmentation des températures et à la réduction des précipitations, changements qui ont déjà commencé à être enregistrés dans ces zones naturelles (Zamora *et al.*, 2015).

III.2. Réponses des espèces face au changement climatique

Le climat est un facteur important dans la distribution des espèces et permet d'expliquer la localisation de la majorité d'espèces terrestres sur les régions continentales (Thomas, 2010). Face au changement climatique, nombreuses espèces répondent en modifiant leur distribution vers des latitudes ou altitudes plus élevées afin de retrouver un habitat leur garantissant la survie (Grabherr *et al.*, 1994; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2011; Tewksbury *et al.*, 2011). Si ces études portent majoritairement sur des plantes, oiseaux et papillons, Hickling *et al.*, (2006) ont montré que d'autres groupes taxonomiques tels que les millipèdes, les araignées, les poissons et les mammifères semblent répondre de la même façon. En Grande Bretagne, 68% des espèces ont migré en direction du nord durant ces 25 dernières années. Ainsi, Chen *et al.*, (2011) calculent un déplacement vers le pôles de 16,9 km tous les 10 ans et de 11 m en altitude.

Les espèces qui réussissent à migrer présentent souvent des tolérances thermiques restreintes mais ont de bonnes capacités compétitrices (Urban *et al.*, 2012). À l'inverse, les

espèces qui sont remplacées, présentent une tolérance au froid supérieure mais sont peu compétitrices (Kay & Whitford, 1978; Tilman & Pacala, 1993; Chase & Leibold, 2003). Ces phénomènes de déplacement des espèces ont également été mis en évidence chez les fourmis. Dans le système montagneux des Appalaches aux Etats Unis, deux espèces d'*Aphaenogaster* semblent se donner à ce jeu migratoire. *A. rudis*, espèce normalement présente à basse altitude, se déplace vers des plus hautes altitudes en déplaçant sa congénère *A. picea* (Warren *et al.*, 2016). Normalement les habitats de ces espèces se différencient principalement par la température minimale (Warren *et al.*, 2011; Warren & Chick, 2013) ce qui fait que, *A. picea* présente une tolérance thermique, aussi bien au chaud qu'au froid, deux degrés en dessous que *A. rudis* et sort fourrager à des températures 6°C plus basses que celles d'*A. rudis* (Warren & Chick, 2013). Avec l'augmentation des températures, l'écotone des deux espèces se voit déplacé d'environ 750 mètres vers le haut des montagnes avec un remplacement progressif d'*A. picea* par *A. rudis*. Cet exemple montre comment le réchauffement climatique peut contre-sélectionner les espèces adaptées au froid. Toutefois, les écosystèmes peuvent se maintenir stables si ces espèces sont remplacées par des congénères tolérantes aux températures plus chaudes et si ces dernières réussissent à s'acclimater complètement à leur nouvel habitat (Somero, 2010). Dans le cas d'*A. rudis*, malgré sa migration vers le haut des montagnes, elle semble conserver une tolérance au froid moins importante que *A. picea*. De ce fait, la sortie de la dormance hivernale et le début de la saison d'activité chez *A. rudis* sera plus tardif dans sa nouvelle localisation (Warren *et al.*, 2011). Ces changements phénologiques peuvent avoir à leur tour des conséquences sur l'ensemble de l'écosystème et conduire par exemple à une asynchronie entre pollinisateurs et floraison (Cleland *et al.*, 2007).

Toutefois, la migration des espèces peut être limitée par la capacité de dispersion mais aussi par la présence d'une zone "refuge" dans laquelle disperser. A cause de la fragmentation des habitats par exemple, les espèces ne pourront pas toujours se déplacer vers des environnements optimaux et devront s'adapter *in situ* pour éviter l'extinction. Le changement climatique va conduire à de nouvelles pressions environnementales, telles que des périodes de plus en plus longues de stress thermique et de sécheresse, qui peuvent conduire à une sélection directionnelle pour la résistance thermique. Ainsi, par sélection naturelle, il peut y avoir émergence de génotypes plus performants dans ce nouvel

environnement (Hoffmann & Sgrò, 2011). Cependant, ce type de réponse risque de prendre beaucoup de temps et ne pas empêcher l'extinction des espèces. Au contraire, la plasticité phénotypique, comme nous l'avons vu dans le chapitre 2 et comme il a été vu chez d'autres insectes (Zeilstra & Fischer, 2005; Forster & Hirst, 2012), peut fournir une réponse extrêmement rapide, permettant aux espèces d'être plus tolérantes aux changements brusques de température. Il faut tout de même tenir compte du fait que cette plasticité peut avoir un coût et des limites particulièrement importantes notamment dans des environnements extrêmes (Chevin *et al.*, 2010). En effet, pour certains traits, la plasticité phénotypique peut atteindre une limite et « saturer ». Par exemple, la taille ou encore le taux métabolique des organismes ne peut pas augmenter indéfiniment face à un changement environnemental continu.

III.3. Impact sur les espèces thermophiles

Dans une même famille, certaines espèces vont être plus ou moins vulnérables au changement climatique. Par exemple, les espèces tropicales peuvent être plus sensibles au réchauffement que les espèces tempérées; celles vivant dans la canopée seront également plus sensibles que celles de la litière (Huey & Tewksbury, 2009; Wittman *et al.*, 2010; Diamond *et al.*, 2012b). Un groupe qui est tout particulièrement menacé par l'augmentation des températures est celui des organismes poïkilothermes et thermophiles. En effet ces espèces ont une température optimale très élevée et sont souvent exposés à des températures proches de leur température critique maximale (voir p. 32). Si ces espèces n'arrivent pas à migrer vers des zones plus favorables, on peut se demander si elles seront capables de survivre dans des conditions encore plus extrêmes. De plus, comme on vient de le voir, la plasticité phénotypique peut être limitée dans ce type d'environnement.

Un nouvel axe de recherche très en vogue ces dernières années et qui peut également jouer sur la résistance à la température chez les insectes est l'étude du microbiota. En effet, chez les insectes, les bactéries symbiotiques sont connues pour jouer de nombreux rôles. Ces bactéries vont faciliter chez leurs hôtes la colonisation de nouvelles niches alimentaires et vont permettre la spécialisation pour un certain groupe d'aliments (Douglas, 2009), mais aussi, elles vont leur fournir les nutriments essentiels qui viennent manquer à leur diète et vont réaliser la détoxification de certains aliments (Cardoza *et al.*,

2006; Adams *et al.*, 2009). De plus, les bactéries symbiotiques peuvent favoriser chez les insectes la résistance contre des pathogènes et des parasitoïdes (Currie, 2003; Oliver *et al.*, 2003, 2010, Kaltenpoth *et al.*, 2005, 2009; Teixeira *et al.*, 2008; Brownlie *et al.*, 2009) et contribuer à la préservation de l'état des proies et à l'hygiène des nids (Currie *et al.*, 1999; Kaltenpoth *et al.*, 2005, 2009). Finalement, le microbiota peut jouer un rôle sur la tolérance thermique de leur hôte (Montllor *et al.*, 2002; Russell & Moran, 2006; Dunbar *et al.*, 2007; Harmon *et al.*, 2009). Si la température a des effets directs sur les insectes hôtes, elle va aussi avoir divers effets indirects sur ces symbiotes notamment dans leur abondance et dans leur efficacité de transmission à la descendance (Montllor *et al.*, 2002; Prado *et al.*, 2009). C'est pourquoi, certaines chaperonnes bactériennes viennent protéger les protéines de l'hôte d'une dégradation par la chaleur (Wilcox *et al.*, 2003; Stoll *et al.*, 2009). Il peut également y avoir induction de l'expression de certains gènes de stress thermique sous des conditions normales de température ce qui confère une plus grande thermotolérance aux individus lors qu'ils sont soumis à des températures extrêmes (Brumin *et al.*, 2011). Un prochain projet de recherche pourrait ainsi porter sur l'étude du microbiota chez des espèces de fourmis thermophiles afin d'élucider le rôle que ces symbiotes jouent sur la résistance à la température mais aussi sur le rôle qu'ils pourraient jouer lors d'un changement climatique.

BIBLIOGRAPHIE

- Abril, S., Oliveras, J. & Gómez, C. (2010) Effect of temperature on the development and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Science*, **10**, 1–13.
- Adams, A.S., Currie, C.R., Cardoza, Y., Klepzig, K.D. & Raffa, K.F. (2009) Effects of symbiotic bacteria and tree chemistry on the growth and reproduction of bark beetle fungal symbionts. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1133–1147.
- Adams, E.S. (1990) Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Animal Behaviour*, **39**, 321–328.
- Addo-Bediako, A., Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 739–745.
- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (2000) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press; Washington & London.
- Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Cáceres, C., Doak, D.F., *et al.* (2007) Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 145–152.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95–111.
- Akino, T., Yamamura, K., Wakamura, S. & Yamaoka, R. (2004) Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology*, **39**, 381–387.
- Allendorf, F.W. (1986) Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology*, **5**, 181–190.
- Amor, F., Ortega, P., Cerdá, X. & Boulay, R. (2011) Solar elevation triggers foraging activity in a thermophilic ant. *Ethology*, **117**, 1031–1039.
- Ananthakrishnan, T.N. & Whitman, D. (2005) *Insect phenotypic plasticity: diversity of responses*. Science publishers, New Hampshire.
- Andersen, A.N. (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**, 15–29.
- Anderson, A., Hoffmann, A.A. & McKechnie, S.W. (2005) Response to selection for rapid chill-coma recovery in *Drosophila melanogaster*: physiology and life-history traits. *Genetical Research*, **85**, 15–22.
- Anderson, C. & McShea, D.W. (2001) Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **76**, 211–37.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. (1999) Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. *The American naturalist*, **154**, 521–535.
- Anderson, J.T., Willis, J.H. & Mitchell-Olds, T. (2011) Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends in Genetics*, **27**, 258–266.
- Andresen, E. (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, **27**, 257–270.
- Andrew, N.R., Hart, R.A., Jung, M.-P.P., Hemmings, Z. & Terblanche, J.S. (2013) Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *Journal of Insect Physiology*, **59**, 870–880.
- Angilletta, M.J., Bennett, A.F., Guderley, H., Navas, C.A., Seebacher, F. & Wilson, R.S. (2006) Coadaptation: A unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology*, **79**, 282–294.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. & Navas, C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249–268.
- Angilletta, M.J., Wilson, R.S., Niehaus, A.C., Sears, M.W., Navas, C.A. & Ribeiro, P.L. (2007) Urban physiology: city ants possess high heat tolerance. *PloS one*, **2**, e258.

- Arnan, X. & Blüthgen, N. (2015) Using ecophysiological traits to predict climatic and activity niches: lethal temperature and water loss in Mediterranean ants. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 1454–1464.
- Atkinson, D. (1994) Temperature and organism size - A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, **25**, 1–58.
- Austin, M. (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1–19.
- Avargues-Weber, A. & Monnin, T. (2009) Dynamics of colony emigration in the ant *Aphaenogaster senilis*. *Insectes Sociaux*, **56**, 177–183.
- Ayers, D.Y. & Shine, R. (1997) Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology*, **11**, 342–347.
- Azcárate, F.M., Kovacs, E. & Peco, B. (2007) Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. *Journal of Insect Behavior*, **20**, 315–329.
- Baker, H.G. (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 1–24.
- Barry, R.G. (1992) Mountain climatology and past and potential future climatic changes in mountain regions : *Mountain Research and Development*, **12**, 71–86.
- Bartholomew, G.A., Lighton, J.R.B. & Louw, G.N. (1985) Energetics of locomotion and patterns of respiration in tenebrionid beetles from the Namib Desert. *Journal of Comparative Physiology B*, **155**, 155–162.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Baudier, K.M., Mudd, A.E., Erickson, S.C. & O'Donnell, S. (2015) Microhabitat and body size effects on heat tolerance: implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *The Journal of animal ecology*, **84**, 1322–1330.
- Berner, D., Körner, C. & Blanckenhorn, W. (2004) Grasshopper populations across 2000 m of altitude: is there life history adaptation? *Ecography*, **27**, 733–740.
- Bernstein, R.A. (1974) Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *The American Naturalist*, **108**, 490.
- Bernstein, R.A. (1979) Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 921–930.
- Berrigan, D. (2000) Correlations between measures of thermal stress resistance within and between species. *Oikos*, **89**, 301–304.
- Berry, A.J. & Willmer, P.G. (1986) Temperature and the colour polymorphism of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Aphrophoridae). *Ecological Entomology*, **11**, 251–259.
- Bestelmeyer, B.T. (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 998–1009.
- Bestelmeyer, B.T. & Wiens, J.A. (2003) Scavenging ant foraging behavior and variation in the scale of nutrient redistribution among semi-arid grasslands. *Journal of Arid Environments*, **53**, 373–386.
- Bharti, H., Sharma, Y.P., Bharti, M. & Pfeiffer, M. (2013) Ant species richness, endemism and functional groups, along an elevational gradient in the himalayas. *Asian Myrmecology*, **5**, 79–101.
- Bie, G. De & Hewitt, P.H. (1990) Thermal responses of the semi-arid zone ants *Ocymyrmex weitzeckeri* (Emery) and *Anoplolepis custodiens* (Smith). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, **53**, 65–73.
- Biseau, J. De & Pasteels, J.M. (2000) Response thresholds to recruitment signals and the regulation of foraging intensity in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae), **48**, 137–148.
- Biseau, J.C. De, Passera, L., Daloz, D. & Aron, S. (2004) Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Physiology*, **50**,

585–593.

Bishop, T.R., Robertson, M.P., Gibb, H., Rensburg, B.J. van, Braschler, B., Chown, S.L., *et al.* (2016) Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. *Global Ecology and Biogeography*, **25**, 1489–1499.

Bishop, T.R., Robertson, M.P., Rensburg, B.J. van & Parr, C.L. (2014) Elevation-diversity patterns through space and time: Ant communities of the Maloti-Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography*, **41**, 2256–2268.

Bishop, T.R., Robertson, M.P., Rensburg, B.J. Van & Parr, C.L. (2017) Coping with the cold: minimum temperatures and thermal tolerances dominate the ecology of mountain ants. *Ecological Entomology*, **42**, 105–114.

Blackburn, T.M., Gaston, K. & Loder, N. (1999) Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's Rule. *Diversity and Distributions*, **5**, 165–174.

Blanquart, F., Gandon, S. & Nuismer, S.L. (2012) The effects of migration and drift on local adaptation to a heterogeneous environment. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 1351–1363.

Blanquart, F., Kaltz, O., Nuismer, S.L. & Gandon, S. (2013) A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters*, **16**, 1195–1205.

Block, W., Baust, J.G., Franks, F., Johnston, I.A. & Bale, J. (1990) Cold tolerance of insects and other arthropods: Discussion. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **326**, 613–633.

Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J.L. & Lange, C. (1987) Nestmate recognition: The role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus scop.* *Journal of Entomological Science*, **22**, 1–10.

Bouchebti, S., Jost, C., Caldato, N., Forti, L.C. & Fourcassié, V. (2015) Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, **62**, 97–99.

Boulay, R., Aron, S., Cerdá, X., Doums, C., Graham, P., Hefetz, A., *et al.* (2017) Social life in arid environments: the case study of *Cataglyphis* ants. *Annual Review of Entomology*, **62**, 13–21.

Bowler, K. & Terblanche, J.S. (2008) Insect thermal tolerance: What is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biological Reviews*, **83**, 339–355.

Boyles, J.G., Aubrey, D.P., Hickman, C.R., Murray, K.L., Timpone, J.C. & Ops, C.H. (2009) Variation in physiological response of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) to small-scale thermal heterogeneity. *Journal of Thermal Biology*, **34**, 81–84.

Bozinovic, F., Bastías, D.A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S.A. & Angilletta, M.J. (2011) The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, **84**, 543–552.

Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115–155.

Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2001) Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 14509–14511.

Braulick, L.S., Cokendolpher, J.C. & Morrison, W.P. (1988) Effect of acute exposure to relative humidity and temperature on four species of fire ants (*Solenopsis*: Formicidae: Hymenoptera). *The Texas Journal of Science*, **40**, 331–340.

Brett, J.R. (1956) Some principles in the thermal requirements of fishes. *The Quarterly Review of Biology*, **31**, 75–87.

Brian, M.V. (1973) Temperature choice and its relevance to brood survival and caste determination in the ant *Myrmica rubra*. *Physiological Zoology*, **46**, 245–252.

Briano, J., Patterson, R. & Cordo, H. (1995) Relationship between colony size of *Solenopsis richteri*

- (Hymenoptera: Formicidae) and infection with *Thelohania solenopsae* (Microsporida: Thelohaniidae) in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, **88**, 1233–1237.
- Briese, D.T. (1980) Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journal of Ecology*, **5**, 121–134.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B. & Jul, N. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979) Granivory in Desert Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 201–227.
- Brownlie, J.C., Cass, B.N., Riegler, M., Witsenburg, J.J., Iturbe-Ormaetxe, I., McGraw, E.A., et al. (2009) Evidence for metabolic provisioning by a common invertebrate endosymbiont, *Wolbachia pipientis*, during periods of nutritional stress. *PLoS Pathogens*, **5**.
- Brumin, M., Kontsedalov, S. & Ghanim, M. (2011) Rickettsia influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Science*, **18**, 57–66.
- Buckley, L.B. (2008) Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, **171**, E1–E19.
- Buckley, L.B., Hurlbert, A.H. & Jetz, W. (2012) Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 873–885.
- Bucy, A.M. & Breed, M.D. (2006) Thermoregulatory trade-offs result from vegetation removal by a harvester ant. *Ecological Entomology*, **31**, 423–429.
- Burla, H., Jungen, H. & Bächli, G. (1986) Population structure of *Drosophila subobscura*: Non-random microdispersion of inversion polymorphism on a mountain slope. *Genetica*, **70**, 9–15.
- Buse, A., Hadley, D. & Sparks, T. (2001) Arthropod distribution on an alpine elevational gradient: The relationship with preferred temperature and cold tolerance. *European Journal of Entomology*, **98**, 301–309.
- Butler, I.A., Siletti, K., Oxley, P.R. & Kronauer, D.J.C. (2014) Conserved microsatellites in ants enable population genetic and colony pedigree studies across a wide range of species. *PLoS ONE*, **9**.
- Byars, S.G., Papst, W. & Hoffmann, A.A. (2007) Local adaptation and cogradient selection in the Alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient, **61**, 2925–2941.
- Calabi, P. & Porter, S.D. (1989) Worker longevity in the fire ant *Solenopsis invicta*: Ergonomic considerations of correlations between temperature, size and metabolic rates. *Journal of Insect Physiology*, **35**, 643–649.
- Cannon, C.A. & Fell, R.D. (1992) Cold hardiness of the overwintering black carpenter ant. *Physiological Entomology*, **17**, 121–126.
- Cardoza, Y.J., Klepzig, K.D. & Raffa, K.F. (2006) Bacteria in oral secretions of an endophytic insect inhibit antagonistic fungi. *Ecological Entomology*, **31**, 636–645.
- Cassill, D.L. & Tschinkel, W.R. (2000) Behavioral and developmental homeostasis in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Physiology*, **46**, 933–939.
- Caut, S., Barroso, Á., Cerdá, X., Amor, F. & Boulay, R. (2013) A year in an ant's life: opportunism and seasonal variation in the foraging ecology of *Aphaenogaster senilis*. *Ecoscience*, **20**, 19–27.
- Cerdá, X. (2001) Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etologia*, **9**, 15–27.
- Cerdá, X., Arnan, X. & Retana, J. (2013) Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera : Formicidae) ecology ? *Myrmecological News*, **18**, 131–147.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1989) Influencia de los factores ambientales sobre la actividad diaria de recolección de la hormiga *Cataglyphis iberica* (EM.) (Hym: Formicidae). *Anales de biología*, **15**, 75–82.

- Cerdá, X. & Retana, J. (1997a) Links between worker polymorphism and thermal biology in a thermophilic ant species. *Oikos*, **78**, 467–474.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1997b) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Ecology*, **66**, 363–374.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1998) Interference interactions and nest usurpation between two subordinate ant species. *Oecologia*, **113**, 577.
- Cerdá, X. & Retana, J. (2000) Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos*, **89**, 155–163.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: Trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, **12**, 45–55.
- Charnov, E.L. & Bull, J. (1977) When is sex environmentally determined? *Nature*, **266**, 828–830.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.
- Chevin, L.M., Lande, R. & Mace, G.M. (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, **8**.
- Chown, S.L., Gaston, K.J. & Robinson, D. (2004) Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, **18**, 159–167.
- Chown, S.L., Hoffmann, A.A., Kristensen, T.N., Angilletta, M.J., Stenseth, N.C. & Pertoldi, C. (2010) Adapting to climate change: A perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, **43**, 3–15.
- Chown, S.L., Jumbam, K.R., Sørensen, J.G. & Terblanche, J.S. (2009) Phenotypic variance, plasticity and heritability estimates of critical thermal limits depend on methodological context. *Functional Ecology*, **23**, 133–140.
- Chown, S.L. & Klok, C.J. (2003) Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography*, **26**, 445–455.
- Chown, S.L., Marais, E., Terblanche, J.S., Klok, C.J., Lighton, J.R.B. & Blackburn, T.M. (2007) Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient supply network model. *Functional Ecology*, **21**, 282–290.
- Chown, S.L. & Nicolson, S.W. (2004) *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Christian, K. a & Morton, S.R. (1992) Extreme thermophilia in a central Australian ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology*, **65**, 885–905.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 357–365.
- Clémencet, J., Cournault, L., Odent, A. & Doums, C. (2010) Worker thermal tolerance in the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, **57**, 11–15.
- Clémencet, J., Viginier, B. & Doums, C. (2005) Hierarchical analysis of population genetic structure in the monogynous ant *Cataglyphis cursor* using microsatellite and mitochondrial DNA markers. *Molecular Ecology*, **14**, 3735–3744.
- Cokendolpher, J.C. & Sherman, A.P.J. (1990) Critical thermal limits and locomotor activity of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.*, **19**, 878–881.
- Colautti, R., Lee, C.-R. & Mitchell-Olds, T. (2012) Origin, fate, and architecture of ecologically relevant genetic variation. *Current Opinion in Plant Biology*, **15**, 199–204.

- Cole, B.J. (1994) Nest architecture in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* (Cresson). *Insectes Sociaux*.
- Conover, D.O., Duffy, T.A. & Hice, L.A. (2009) The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradients variation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1168**, 100–129.
- Cossins, A.R. & Bowler, K. (1987) *Temperature biology of animals*. Chapman & Hall, London.
- Cowles, R.B. & Bogert, C.M. (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **83**, 261–296.
- Crist, T. & Wiens, J.A. (1996) The distribution of ant colonies in a semiarid landscape : implications for community and ecosystem processes. *Oikos*, **76**, 301–311.
- Crist, T.O. & MacMahon, J. a. (1991) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: The roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environmental Entomology*, **20**, 265–275.
- Crist, T.O. & Williams, J.A. (1999) Simulation of topographic and daily variation in colony activity of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera : Formicidae) using a soil temperature model. *Environmental Entomology*, **28**, 659–668.
- Crow, J.F. & Kimura, M. (1970) *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row, New York.
- Crozier, L. & Dwyer, G. (2006) Combining population-dynamic and ecophysiological models to predict climate-induced insect range shifts. *The American Naturalist*, **167**, 853–866.
- Currie, C.R. (2003) Ancient tripartite coevolution in the Attine ant-microbe symbiosis. *Science*, **299**, 386–388.
- Currie, C.R., Scott, J. a., Summerbell, R.C. & Malloch, D. (1999) Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, **398**, 701–704.
- Curtis, B.A. (1985) Temperature tolerances in the Namib Desert dune ant, *Camponotus detritus*. *Journal of Insect Physiology*, **31**, 463–466.
- Cushman, J.H., Lawton, J.H. & Manly, B.F.J. (1993) Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, **95**, 30–37.
- Cushman, J.H., Martinsen, G.D., Mazeroll, A.I., Cushman, J.H., Martinsen, G.D. & Mazeroll, A.I. (1988) Density- and size-dependent spacing of ant nests : evidence for intraspecific competition. *Oecologia*, **77**, 522–525.
- Danks, H.V. (2006) Insect adaptations to cold and changing environments. *The Canadian Entomologist*, **138**, 1–23.
- Davidson, J. (1944) On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology*, **13**, 26–38.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, **292**.
- De-los-Santos, A., Gómez-González, L.A., Alonso, C., Arbelo, C.D. & De-Nicolás, J.P. (2000) Adaptive trends of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) on environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments*, **45**, 85–98.
- Dearn, J.M. (1977) Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshopper. *Oecologia*, **28**, 67–85.
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M. & Pasteels, J.M. (2000) A field assessment of optimal foraging in ants: Trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, **47**, 56–62.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., et al. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 6668–72.

- Devaux, J., Laboratoire, D.L., Evolutives, G. & October, R. (1987) Alternative smooth or stepped altitudinal cline of fecundity in *Drosophila teissieri* and *D. yakuba* in the Ivory Coast. *The Japanese Journal of Genetics*, **61**, 43–50.
- DeWitt, T.J., Sih, A. & Wilson, D.S. (1998) Cost and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.
- Diamond, S.E., Nichols, L.M., McCoy, N., Hirsch, C., Pelini, S.L., Sanders, N.J., *et al.* (2012a) A physiological trait-based approach to predicting the responses of species to experimental climate warming. *Ecology*, **93**, 2305–2312.
- Diamond, S.E., Sorger, D.M., Hulcr, J., Pelini, S.L., Toro, I. Del, Hirsch, C., *et al.* (2012b) Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. *Global Change Biology*, **18**, 448–456.
- Douglas, A.E. (2009) The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, **23**, 38–47.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software.*, **22**, 1–20.
- Drees, B.M., Summerlin, B. & Vinson, S.B. (2007) Foraging activity and temperature relationship for the red imported fire ant. *Southwest. Entomol.*, **32**, 149–155.
- Dunbar, H.E., Wilson, A.C.C., Ferguson, N.R., Moran, N.A., Shigenobu, S., Watanabe, H., *et al.* (2007) Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. *PLoS Biology*, **5**, e96.
- Dutton, R.H., Fitzpatrick, L.C. & Hughes, J.L. (1975) Energetics of the rusty lizard *Sceloporus olivaceus*. *Ecology*, **56**, 1378–1387.
- Emery, C. (1908) Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. (Hym.) (Fortsetzung.) III. Die mit *Aphaenogaster* verwandte Gattungengruppe. *Dtsch. Entomol. Zeit.*, **6**, 305–338.
- Ernande, B. & Dieckmann, U. (2004) The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: Implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 613–628.
- Espadaler, X. & Riasol, J.M. (1983) Distribucion, variabilidad y sinonimias en *Aphaenogaster ibérica* Emery, 1908 y dos adiciones a la fauna ibérica (Hymenoptera, Formicidae). In *Actas del I Congreso Ibérico de Entomología*. Universidad de Leon, Leon, pp. 219–228.
- Feder, M.E., Bennett, A.F. & Huey, R.B. (2000) Evolutionary Physiology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **31**, 315–341.
- Feder, M.E. & Hofmann, G.E. (1999) Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* *Annual Review of Physiology*, **61**, 243–282.
- Fellers, J.H. (1989) Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, **78**, 69–76.
- Fernández-Escudero, I. & Tinaut, A. (1998) Heat-cold dialectic in the activity of *Proformica longiseta*, a thermophilous ant inhabiting a high mountain (Sierra Nevada, Spain). *International Journal of Biometeorology*, **41**, 175–182.
- Fewell, J.H., Harrison, J.F., Stiller, T.M. & Breed, M.D. (1992) Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia*, **92**, 542–547.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017) Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Fischer, K., Kölzow, N., Hölje, H. & Karl, I. (2011) Effects of climate and snow depth on *Bromus tectorum* population dynamics at high elevation. *Oecologia*, **166**, 23–33.
- Fisher, B.L. (1999) Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, 129–147.

- Folgarait, P. (1998) Ant biodiversity to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity And Conservation*, **7**, 1121–1244.
- Folk, D.G., Hoekstra, L. a & Gilchrist, G.W. (2007) Critical thermal maxima in knockdown-selected *Drosophila*: are thermal endpoints correlated? *Journal of experimental biology*, **210**, 2649–56.
- Forster, J. & Hirst, A.G. (2012) The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Functional Ecology*, **26**, 483–492.
- Foucaud, J., Rey, O., Robert, S., Crespin, L., Orivel, J., Facon, B., *et al.* (2013) Thermotolerance adaptation to human-modified habitats occurs in the native range of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* before long-distance dispersal. *Evolutionary Applications*, **6**, 721–734.
- Fox, C.W., Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. (2001) *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York.
- Francke, O.F., Cokendolpher, J.C. & Potts, L.R. (1986) Supercooling studies on North American Fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *The Southwestern Naturalist*, **31**, 87.
- Francke, O.F., Potts, L.R. & Cokendolpher, J.C. (1985) Heat tolerances of Four Species of Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis). *The Southwestern Naturalist*, **30**, 59.
- Fry, F.E.J. (1947) Effects of the environment on animal activity. *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, **55**, 1–62.
- Fry, F.E.J. (1967) Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. In *Thermobiology* (ed. by Rose, A.H.). Academic Press, New York, pp. 375–409.
- Galarza, J.A., Boulay, R., Cerdá, X., Doums, C., Federici, P., Magalon, H., *et al.* (2009) Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conservation Genetics*, **10**, 519–521.
- Gaston, K. (2009) Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1391–1393.
- Gavrilets, S. (2003) Perspective: models of speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution; international journal of organic evolution*, **57**, 2197–215.
- Gavrilets, S. & Gibson, N. (2002) Fixation probabilities in a spatially heterogeneous environment. *Population Ecology*, **44**, 51–58.
- Gehring, W.J. & Wehner, R. (1995) Heat shock protein synthesis and thermotolerance in *Cataglyphis*, an ant from the Sahara desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 2994–2998.
- Geiser, F. (1988) Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *Journal of Comparative Physiology B*, **158**, 25–37.
- Getty, T. (1996) The maintenance of phenotypic plasticity as a signal detection problem. *The American Naturalist*, **148**, 378–385.
- Ghalambor, C., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Ghalambor, C.K. (2006) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 5–17.
- Gibbs, A. (1995) Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: Model mixtures and lipid interactions. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part B: Biochemistry and*, **112**, 667–672.
- Gibbs, A. & Pomonis, J.G. (1995) Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: The effects of chain length, methyl-branching and unsaturation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **112**, 243–249.

- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248–2251.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A. & Iriondo, J.M. (2007) Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain mediterranean plant. *Annals of Botany*, **99**, 723–734.
- Gonzalo-Turpin, H. & Hazard, L. (2009) Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology*, **97**, 742–751.
- Gordon, D.M. (1984) Species-specific patterns in the social activities of harvester ant colonies (*Pogonomyrmex*). *Insect. Soc.*, **31**, 74–86.
- Gordon, D.M. (1986) The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). *Animal Behaviour*, **34**, 1402–1419.
- Gordon, D.M., Wagner, D., Url, S. & Diane, M.G. (1997) Neighborhood density and reproductive potential in Harvester ants. *Oecologia*, **109**, 556–560.
- GouDET, J. & Jombart, T. (2015) hierfstat: Estimation and tests of hierarchical F-statistics.
- GouDET, J., Raymond, M., Meeüs, T. de & Rousset, F. (1996) Testing differentiation in diploid population. *Genetics*, **144**, 1933–1940.
- Grabherr, G., Gottfried, M. & Paull, H. (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*, **369**, 448.
- Greenaway, P. (1981) Temperature limits to trailing activity in the Australian arid-zone meat ant *Indomyrmex purpureus* form *viridiaeneus*. *Australian Journal of Zoology*, **29**, 473–481.
- Greene, M.J. & Gordon, D.M. (2007) Structural complexity of chemical recognition cues affects the perception of group membership in the ants *Linepithema humile* and *Aphaenogaster cockerelli*. *Journal of Experimental Biology*, **210**, 897–905.
- Hahn, D.A., Martin, A.R. & Porter, S.D. (2008) Body size, but not cooling rate, affects supercooling points in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Environ. Entomol.*, **37**, 1074–1080.
- Halkka, O., Vilbaste, J. & Raatikainen, M. (1980) Colour gene allele frequencies correlated with altitude of habitat in *Philaenus* populations. *Hereditas*, **92**, 243–246.
- Harmon, J.P., Moran, N.A. & Ives, A.R. (2009) Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science*, **323**, 1347–1350.
- Haslett, J.R. & Salzburg, A.-. (1997) Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**, 49–56.
- Hawkins, B.A. & DeVries, P.J. (1996) Altitudinal gradients in the body sizes of Costa Rican butterflies. *Acta Oecologica*, **17**, 185–194.
- Hazell, S.P. & Bale, J.S. (2011) Low temperature thresholds: Are chill coma and CTmin synonymous? *Journal of Insect Physiology*, **57**, 1085–1089.
- Hedrick, P.W., Ginevan, M.E. & Ewing, E.P. (1976) Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 1–32.
- Heinrich, B. (1996) *The Thermal Warriors: Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hemmings, Z. & Andrew, N.R. (2017) Effects of microclimate and species identity on body temperature and thermal tolerance of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Austral Entomology*, **56**, 104–114.
- Hendry, A.P., Day, T. & Taylor, E.B. (2001) Population mixing and the adaptive divergence of quantitative traits in discrete populations : a theoretical framework for empirical tests. *Evolution*, **55**, 459–466.
- Hercus, M.J., Berrigan, D., Blows, M., Magiafoglou, A. & Hoffmann, A.A. (2000) Resistance to temperature extremes between and within life cycle stages in *Drosophila serrata*, *D. birchii* and their hybrids: intraspecific

- and interspecific comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 403–416.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450–455.
- Hill, J.K., Hamer, K.C. & Hodkinson, I.D. (1998) Variation in resource exploitation along an altitudinal gradient: the willow psyllids (*Cacopsylla* spp.) on *Salix lapponum*. *Ecography*, **21**, 289–296.
- Hodkinson, I.D. (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, **80**, 489.
- Hoffmann, A.A., Dagher, H., Hercus, M. & Berrigan, D. (1997) Comparing different measures of heat resistance in selected lines of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, **43**, 393–405.
- Hoffmann, A.A. & Sgrò, C.M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470**, 479–485.
- Hoffmann, A.A., Sørensen, J.G. & Loeschcke, V. (2003) Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology*, **28**, 175–216.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press. Blackwell Science Ltd.
- Honek, A. (1981) Wing polymorphism in *Notiophilus biguttatus* in Bohemia Czechoslovakia Coleoptera Carabidae. *Vestník. Vestník Československe Spolecnosti Zoologicke*, **45**, 81–86.
- Hood, G.W. & Tschinkel, W.R. (1990) Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology*, **15**, 23–35.
- Hörger, A.C., Fones, H.N. & Preston, G.M. (2013) The current status of the elemental defense hypothesis in relation to pathogens. *Frontiers in plant science*, **4**, 395.
- Howard, D.F. & Tschinkel, W.R. (1980) The effect of colony size and starvation on food flow in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 293–300.
- Huey, R.B. & Bennett, A.F. (1990) Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: an ecological and evolutionary perspective. In *Stress Proteins in Biology and Medicine*. (ed. by Morimoto, R.I., Tissières, A. & Georgopoulos, C.). Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, pp. 37–59.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M. & Williams, S.E. (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **367**.
- Huey, R.B. & Kingsolver, J.G. (1989) Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, **4**, 131–135.
- Huey, R.B. & Stevenson, R.D.R. (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, **19**, 357–366.
- Huey, R.B. & Tewksbury, J.J. (2009) Can behavior douse the fire of climate warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 3647–3648.
- Hurlbert, A.H., Ballantyne, F. & Powell, S. (2008) Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, **33**, 144–154.
- Hutchison, D.W. & Templeton, A.R. (1999) Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Source: Evolution*, **53**, 1898–1914.
- IPCC. (2014) *Summary for Policymakers. Climate change 2014: impacts, adaptation and vulnerability - Contributions of the working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- James, S.S., Pereira, R.M., Vail, K.M. & Ownley, B.H. (2002) Survival of imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) Species subjected to freezing and near-freezing temperatures. *Environmental Entomology*, **31**, 127–133.

- Janzen, D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101**, 233–249.
- Jayatilaka, P., Narendra, A., Reid, S.F., Cooper, P. & Zeil, J. (2011) Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *The Journal of experimental biology*, **214**, 2730–2738.
- Jeyasingh, P.D. (2007) Plasticity in metabolic allometry: the role of dietary stoichiometry. *Ecology Letters*, **10**, 282–289.
- Jombart, T. (2008) ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, **24**, 1403–1405.
- Jombart, T., Devillard, S., Balloux, F., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J., *et al.* (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, **11**, 94.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem organisms engineers. *Oikos*, **69**, 373–386.
- Jumbam, K.R., Jackson, S., Terblanche, J.S., McGeoch, M.A. & Chown, S.L. (2008) Acclimation effects on critical and lethal thermal limits of workers of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Physiology*, **54**, 1008–1014.
- Kadochová, Š., Frouz, J., Kadochová, Š. & Frouz, J. (2014) Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group). *F1000Research*, **2**, 1–15.
- Kaltenpoth, M., Göttler, W., Herzner, G. & Strohm, E. (2005) Symbiotic bacteria protect wasp larvae from fungal infestation. *Current Biology*, **15**, 475–479.
- Kaltenpoth, M., Winter, S.A. & Kleinhammer, A. (2009) Localization and transmission route of *Coriobacterium glomerans*, the endosymbiont of pyrrhocorid bugs. *FEMS Microbiology Ecology*, **69**, 373–383.
- Kaltz, O. & Shykoff, J.A. (1998) Local adaptation in host–parasite systems. *Heredity*, **81**, 361–370.
- Kaspari, M. (1993) Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, **96**, 500–507.
- Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Revzen, S., Kay, A. & Yanoviak, S.P. (2016) Thermal adaptation and phosphorus shape thermal performance in an assemblage of rainforest ants. *Ecology*, **97**, 1038–1047.
- Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P. & Kay, A. (2015) Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global change biology*, **21**, 1092–102.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999) The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, **13**, 530–538.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225–1241.
- Kay, C.A.R. & Whitford, W.G. (1978) Critical thermal limits of desert honey ants: possible ecological implications. *Physiological Zoology*, **51**, 206–213.
- Kearney, M. & Porter, W.P. (2009) Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334–350.
- Kearney, M., Shine, R. & Porter, W.P. (2009) The potential for behavioral thermoregulation to buffer cold-blooded animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 3835–40.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., *et al.* (2012) Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, **28**, 1647–1649.
- Kellermann, V., Heerwaarden, B. van, Sgrò, C.M. & Hoffmann, A.A. (2009) Fundamental evolutionary limits in ecological traits drive *Drosophila* species distributions. *Science*, **235**, 3–5.
- Kingsolver, J.G. (1983) Ecological significance of flight activity in *Colias* butterflies: implications for reproductive

strategy and population structure. *Ecology*, **64**, 546–551.

Kingsolver, J.G. & Woods, H. a. (1997) Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *Physiological Zoology*, **70**, 631–638.

Kirkpatrick, M. & Barton, N.H. (1997) Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, **150**, 1–23.

Kleiber, M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia*, **6**, 315–353.

Knaden, M. & Wehner, R. (2005) Nest mark orientation in desert ants *Cataglyphis*: What does it do to the path integrator? *Animal Behaviour*, **70**, 1349–1354.

Kneitz, G. (1964) *Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwirmehaushaltes bei Formica polyctena Foerst. (Hym. Formicidae). Dissertation.* University of Würzburg, Würzburg, Germany.

Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B. (2015) Tests in linear mixed effects model. *R package version 2.0-29*.

Lacy, R.C. (1987) Loss of genetic diversity from managed populations : interacting effects of drift , mutation , immigration , selection , and population subdivision. *Conservation biology*, **1**, 143–158.

Lahav, S., Soroker, V., Hefetz, A. & Meer, R.K. Vander. (1999) Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften*, **86**, 246–249.

Lamont, M.M. & Fujisaki, I. (2014) Effects of ocean temperature on nesting phenology and fecundity of the Loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). *Journal of Herpetology*, **48**, 98–102.

Lawton, J.H. (1993) Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 409–413.

Lenoir, A., Aron, S., Cerdá, X. & Hefetz, A. (2013) *Cataglyphis* desert ants: a good model for evolutionary biology in Darwin's anniversary year - A review. *Isr. J. Entomol.*, **39**, 1–32.

Lesica, P. & Allendorf, F.W. (1995) When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, **9**, 753–760.

Levene, H. (1953) Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *The American Naturalist*, **87**, 331–333.

Levin, D.A. (1970) Developmental instability and evolution in peripheral isolates. *The American Naturalist*, **104**, 343–353.

Liebig, J., Peeters, C., Oldham, N.J., Markstädter, C. & Hölldobler, B. (2000) Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 4124–31.

Lighton, J.R.B. (2008) *Measuring Metabolic Rates: a manual for scientists.* Oxford University Press, Oxford.

Lighton, J.R.B. & Bartholomew, G.A. (1988) Standard energy metabolism of a desert harvester ant, *Pogonomyrmex rugosus*: Effects of temperature, body mass, group size, and humidity. *PNAS*, **85**, 4765–4769.

Lighton, J.R.B. & Feener, D.H. (1989) Water-loss rate and cuticular permeability in foragers of the desert ant *Pogonomyrmex rugosus*. *Physiological Zoology*, **62**, 1232–1256.

Lighton, J.R.B. & Turner, R.J. (2004) Thermolimit respirometry: an objective assessment of critical thermal maxima in two sympatric desert harvester ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. *The Journal of experimental biology*, **207**, 1903–1913.

Lively, C.M. (1986) Canalization versus developmental conversion in a spatially variable environment. *The American Naturalist*, **128**, 561–572.

Loeschcke, V. & Hoffmann, A.A. (2007) Consequences of heat hardening on a field fitness component in *Drosophila* depend on environmental temperature. *The American Naturalist*, **169**, 175–183.

- Lommelen, E., Johnson, C.A., Drijfhout, F.P., Billen, J., Wenseleers, T. & Gobin, B. (2006) Cuticular hydrocarbons provide reliable cues of fertility in the ant *Gnamptogenys striatula*. *Journal of Chemical Ecology*, **32**, 2023–2034.
- Lopez, F., Serrano, J.M. & Acosta, F.J. (1992) Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus* (L.). *Vegetation*, **99–100**, 119–128.
- Lutterschmidt, W.I. & Hutchison, V.H. (1997a) The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1561–1574.
- Lutterschmidt, W.I. & Hutchison, V.H. (1997b) The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1553–1560.
- MacKay, W.P. (1982) An altitudinal comparison of oxygen consumption rates in three species of *Pogonomyrmex* Harvester Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Physiological Zoology*, **55**, 367–377.
- Macmillan, H.A. & Sinclair, B.J. (2011) Mechanisms underlying insect chill-coma. *Journal of insect physiology*, **57**, 12–20.
- Macnair, M.R. (1991) Why the evolution of resistance to anthropogenic toxins normally involves major gene changes: the limits to natural selection. *Genetica*, **84**, 213–219.
- Mangum, C.P. & Hochachka, P.W. (1998) New directions in comparative physiology and biochemistry: mechanisms, adaptations, and evolution. *Physiological zoology*, **71**, 471–484.
- Marsh, A. (1985) Thermal responses and temperature tolerance in a diurnal desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Physiological zoology*, **58**, 629–636.
- Massion, D.D. (1983) An altitudinal comparison of water and metabolic relations in two acridid grasshoppers (Orthoptera). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **74**, 101–105.
- Mayr, E. (1963) *Animal species and evolution*. Harvard. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Maysov, A. (2014) Chill coma temperatures appear similar along a latitudinal gradient, in contrast to divergent chill coma recovery times, in two widespread ant species. *The Journal of experimental biology*, **217**, 2650–8.
- Maysov, A. & Kipyatkov, V.E. (2009) Critical thermal minima, their spatial and temporal variation and response to hardening in *Myrmica* ants. *Cryoletters*, **30**, 29–40.
- Maysov, A. & Kipyatkov, V.E. (2011) Contrasting dynamics of cold resistance traits in field-fresh *Myrmica* ants during the active season. *Journal of Thermal Biology*, **36**, 64–70.
- McCommas, S. a & Bryant, E.H. (1990) Loss of electrophoretic variation in serially bottlenecked populations. *Heredity*, **64 (Pt 3)**, 315–321.
- McGlynn, T.P., Carr, R.A., Carson, J.H. & Buma, J. (2004) Frequent nest relocation in the ant *Aphaenogaster araneoides*: resources, competition, and natural enemies. *Oikos*, **106**, 611–621.
- McKay, J.K. & Latta, R.G. (2002) Adaptive population divergence: Markers, QTL and traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 285–291.
- McMeeking, R.M., Arzt, E. & Wehner, R. (2012) *Cataglyphis* desert ants improve their mobility by raising the gaster. *Journal of Theoretical Biology*, **297**, 17–25.
- Medrano, M. & Herrera, C.M. (2008) Geographical structuring of genetic diversity across the whole distribution range of *Narcissus longispathus*, a habitat-specialist, Mediterranean narrow endemic. *Annals of Botany*, **102**, 183–194.
- Mehlhop, P. & Scott, N.J. (1983) Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology*, **8**, 69–85.
- Meisel. (2006) Thermal ecology of the Neotropical Army Ant *Eciton burchellii*. *Ecological Applications*, **16**, 913–922.
- Mercer, K., Martínez-Vásquez, Á. & Perales, H.R. (2008) Asymmetrical local adaptation of maize landraces along

an altitudinal gradient. *Evolutionary Applications*, **1**, 489–500.

Mikhailov, Y.E. (2001) Significance of colour polymorphism in mountain populations of abundant leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Pirineos*, **156**, 57–68.

Mitchell, J.D., Hewitt, P.H. & VanderLinde, T.C. de K. (1993) Critical thermal limits and temperature tolerance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Journal of Insect Physiology*.

Mitchell, K.A. & Hoffmann, A.A. (2010) Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in *Drosophila*. *Functional Ecology*, **24**, 694–700.

Modlmeier, A.P., Pamminger, T., Foitzik, S. & Scharf, I. (2012) Cold resistance depends on acclimation and behavioral caste in a temperate ant. *Naturwissenschaften*, **99**, 811–819.

Mondal, S. & Rai, U. (2001) In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, **129**, 391–398.

Montllor, C.B., Maxmen, A. & Purcell, A.H. (2002) Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, **27**, 189–195.

Moran, N.A. (1992) The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Naturalist*, **139**, 971–989.

Morrison, C. & Hero, J.M. (2003) Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 270–279.

Munger, J.C. (1984) Long-term yield from harvester ant colonies: implications for horned lizard foraging strategy. *Ecology*, **65**, 1077–1086.

Nagylaki, T. (1980) The strong-migration limit in geographically structured populations. *Journal of Mathematical Biology*, **9**, 101–114.

Narendra, A., Reid, S.F. & Hemmi, J.M. (2010) The twilight zone: ambient light levels trigger activity in primitive ants. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 1531–1538.

Navas, C.A. & Bevier, C.R. (2001) Thermal Dependency of Calling Performance in the Eurythermic Frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica*, **57**, 384–395.

Nei, M. (1972) Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, **106**, 283–292.

Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, **29**, 1–10.

Ness, J.H. & Morin, D.F. (2008) Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation*, **141**, 838–847.

Neven, L.G. (2000) Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biology and Technology*, **21**, 103–111.

Nguyen, C., Bahar, H., Baker, G. & Andrew, N.R. (2014) Thermal tolerance limits of diamondback moth in ramping and plunging assays. *PLoS ONE*, **9**, e87535.

Nielsen, M.G., Elmes, G.W. & Kipyatkov, V.E. (1999) Respiratory Q10 varies between populations of two species of *Myrmica* ants according to the latitude of their sites. *Journal of Insect Physiology*, **45**, 559–564.

Noormohammadi, Z., Shafaf, T., Farahani, F., Sheidai, M., Talebi, S.M. & Hasheminejad-Ahangarani-Farahani, Y. (2015) Within and among-genetic variation in Asian flax *Linum austriacum* (Linaceae) in response to latitude changes: Cytogenetic and molecular analyses. *Biodiversitas*, **16**, 145–150.

Nosil, P. (2012) *Ecological speciation*. Oxford University Press.

Nyamukondiwa, C. & Terblanche, J.S. (2010) Within-generation variation of critical thermal limits in adult Mediterranean and Natal fruit flies *Ceratitis capitata* and *Ceratitis rosa*: Thermal history affects short-term

- responses to temperature. *Physiological Entomology*, **35**, 255–264.
- O'Reilly, C.M., Alin, S.R., Plisnier, P.-D., Cohen, A.S. & McKee, B.A. (2003) Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*, **424**, 766–768.
- Oberg, E.W., Toro, I. del & Pelini, S.L. (2012) Characterization of the thermal tolerances of forest ants of New England. *Insectes Sociaux*, **59**, 167–174.
- Ohsawa, T. & Ide, Y. (2008) Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 152–163.
- Ojanguren, A.F. & Branta, F. (2000) Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. *Journal of Fish Biology*, **56**, 1342–1347.
- Oliver, K.M., Degnan, P.H., Burke, G.R. & Moran, N.A. (2010) Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits. *Annual Review of Entomology*, **55**, 247–266.
- Oliver, K.M., Russell, J.A., Moran, N.A. & Hunter, M.S. (2003) Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 1803–1807.
- Oosterhout, C. van, Hutchison, W.F., Wills, D.P.M. & Shipley, P. (2004) Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535–538.
- Oswald, J.D. (1996) A new brachypterous Nusalala species from Costa Rica, with comments on the evolution of flightlessness in brown lacewings (Neuroptera: Hemerobiidae). *Systematic Entomology*, **21**, 343–352.
- Overgaard, J., Hoffmann, A.A. & Kristensen, T.N. (2011) Assessing population and environmental effects on thermal resistance in *Drosophila melanogaster* using ecologically relevant assays. *Journal of Thermal Biology*, **36**, 409–416.
- Overgaard, J., Kristensen, T.N. & Sørensen, J.G. (2012) Validity of thermal ramping assays used to assess thermal tolerance in arthropods. *PLoS ONE*, **7**, e32758.
- Palmer, T.M. (2004) Wars of attrition: Colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour*, **68**, 993–1004.
- Paradis, E. (2010) pegas: an R package for population genetics with an integrated–modular approach. *Bioinformatics*, **26**, 419–420.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Patridge, L. & Coyne, J.A. (1997) Bergmann's Rule in Ectotherms: Is It Adaptive? on JSTOR. *Evolution*, **51**, 632–635.
- Penick, C.A., Diamond, S.E., Sanders, N.J. & Dunn, R.R. (2017) Beyond thermal limits: comprehensive metrics of performance identify key axes of thermal adaptation in ants. *Functional Ecology*.
- Pereboom, J.J.M. & Biesmeijer, J.C. (2003) Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia*, **137**, 42–50.
- Pigliucci, M. (2001) *Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture. Folia Geobotanica*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L. & Brooks, T.M. (1995) The future of biodiversity. *Science*.
- Pincebourde, S., Sinoquet, H., Combes, D. & Casas, J. (2007) Regional climate modulates the canopy mosaic of favourable and risky microclimates for insects. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 424–438.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R-Core-Team. (2017) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version 3.1-131*.
- Pol, R. & Casenave, J.L. de. (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Insect Behavior*, **17**, 647–661.
- Porter, S.D. (1988) Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Physiology*, **34**, 1127–1133.
- Porter, S.D. (1989) Effects of diet on the growth of laboratory fire ant colonies (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of the Kansas entomological society*, **62**, 288–291.
- Porter, S.D. & Tschinkel, W.R. (1985) Fire Ant Polymorphism : The Ergonomics of Brood Production. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **16**, 323–336.
- Porter, S.D. & Tschinkel, W.R. (1987) Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): Effects of Weather and Season. *Environmental Entomology*, **16**, 802–808.
- Porter, S.D. & Tschinkel, W.R. (1993) Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **32**, 321–329.
- Prado, S.S., Golden, M., Follett, P.A., Daugherty, M.P. & Almeida, R.P.P. (2009) Demography of gut symbiotic and aposymbiotic *Nezara viridula* L. (Hemiptera: Pentatomidae). *Environmental entomology*, **38**, 103–109.
- Purcell, J., Pirogan, D., Avril, A., Bouyarden, F. & Chapuisat, M. (2016) Environmental influence on the phenotype of ant workers revealed by common garden experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **70**, 357–367.
- R-Core-Team & RCore-Team. (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rank, N.E. (1992) A hierarchical analysis of genetic differentiation in a montane leaf beetle *Chrysomela aeneicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Evolution*, **46**, 1097–1111.
- Räsänen, K. & Hendry, A.P. (2008) Disentangling interactions between adaptive divergence and gene flow when ecology drives diversification. *Ecology Letters*, **11**, 624–636.
- Raven, P.H., Johnson, G.B., Mason, K.A., Losos, J.B., Singer, S.R., Bouharmont, J., et al. (2017) *Biologie*. Quatrième. De Boeck Superior.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetic software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248–249.
- Reeve, H.K. (1989) The evolution of conspecific acceptance thresholds. *The American Naturalist*, **133**, 407–435.
- Reich, P.B. & Oleksyn, J. (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 11001–6.
- Reisch, C., Anke, A. & Röhl, M. (2005) Molecular variation within and between ten populations of *Primula farinosa* (Primulaceae) along an altitudinal gradient in the northern Alps. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 35–45.
- Relyea, R.A. (2002) Costs of phenotypic plasticity. *The American Naturalist*, **159**, 272–282.
- Retana, J. & Cerdá, X. (2000) Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, **123**, 436–444.
- Retana, J., Cerdá, X., Alsina, A. & Bosch, J. (1988) Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hymenoptera: Formicidae) diet and activity patterns. *Acta Oecol. Oecol. Gen.*, **9**, 101–109.
- Rezende, E.L., Tejedo, M. & Santos, M. (2011) Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: Methodological problems and evolutionary implications. *Functional Ecology*, **25**, 111–121.
- Ribeiro, P.L., Camacho, A. & Navas, C.A. (2012) Considerations for assessing maximum critical temperatures in small ectothermic animals: Insights from leaf-cutting ants. *PLoS ONE*, **7**, e32083.

- Rissing, S.W. & Pollok, G.B. (1984) Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**, 121–126.
- Roff, D.A. (1996) The evolution of threshold traits in animals. *The Quarterly Review of Biology*, **71**, 3–35.
- Rogers, L.L. (1974) Foraging activity of the western harvester ant in the shortgrass plains ecosystem. *Environmental Entomology*, **3**, 420–424.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.
- Rourke, B.C. (2000) Geographic and altitudinal variation in water balance and metabolic rate in a California grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *The Journal of experimental biology*, **203**, 2699–2712.
- RStudio-Team. (2016) RStudio: Integrated Development Environment for R.
- Ruano, F., Tinaut, A. & Soler, and J.J. (2000) High surface temperatures select for individual foraging in ants. *Behavioral Ecology*, **11**, 396–404.
- Russell, J.A. & Moran, N.A. (2006) Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proc. Biol. Sci.*, **273**, 603–610.
- Sala, O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Samietz, J., Salser, M.A. & Dingle, H. (2005) Altitudinal variation in behavioural thermoregulation: Local adaptation vs. plasticity in California grasshoppers. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 1087–1096.
- Sánchez Oms, C., Cerdá, X. & Boulay, R. (2017) Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants? *The Science of Nature*, **104**, 42.
- Sanders, N.J. (2002) Elevational Gradients in ant Species Richness : Area , Geometry , and Rapoport's Rule. *Ecography*, **25**, 25–32.
- Sanders, N.J. & Gordon, D.M. (2002) Resources and the flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. *Insectes Sociaux*, **49**, 371–379.
- Santamaría, A.L., Figuerola, J., Pilon, J.J., Mjelde, M., Green, A.J., Boer, T. De, *et al.* (2003) Plant performance across latitude : The role of plasticity and local adaptation in an aquatic plant. *Ecology*, **84**, 2454–2461.
- Santos, M., Castañeda, L.E. & Rezende, E.L. (2011) Making sense of heat tolerance estimates in ectotherms: Lessons from *Drosophila*. *Functional Ecology*, **25**, 1169–1180.
- Sarup, P. & Loeschcke, V. (2010) Developmental acclimation affects clinal variation in stress resistance traits in *Drosophila buzzatii*. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 957–965.
- Savolainen, O., Lascoux, M. & Merilä, J. (2013) Ecological genomics of local adaptation. *Nature reviews. Genetics*, **14**, 807–20.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knürr, T., Savolainen, O. & Pyhäjärvi, T. (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 595–619.
- Scheiner, S.M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 35–68.
- Schneider, C., Rasband, W. & Eliceiri, K. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671–675.
- Schumacher, A.M. & Whitford, W.G. (1974) The foraging ecology of two species of Chihuahuan desert ants: *Formica perpilosa* and *Trachymyrmex smithi neomexicanus* (Hymenoptera Formicidae). *Insectes Sociaux*, **21**, 317–330.
- Sgrò, C.M., Overgaard, J., Kristensen, T.N., Mitchell, K.A., Cockerell, F.E. & Hoffmann, A.A. (2010) A comprehensive assessment of geographic variation in heat tolerance and hardening capacity in populations of *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 2484–2493.

- Shi, N.N., Tsai, C.-C., Camino, F., Bernard, G.D., Yu, N. & Wehner, R. (2015) Keeping cool: Enhanced optical reflection and radiative heat dissipation in Saharan silver ants. *Science*, **349**.
- Slatkin, M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, **47**, 264–279.
- Ślipiński, P., Pomorski, J.J. & Kowalewska, K. (2015) Heat shock proteins expression during thermal risk exposure in the temperate xerothermic ant *Formica cinerea*. *Sociobiology*, **62**, 457.
- Smallwood, J. (1982) The effect of shade and competition on emigration rate in the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology*, **63**, 124.
- Sobel, J.M., Chen, G.F., Watt, L.R. & Schemske, D.W. (2010) The biology of speciation. *Evolution*, **64**, 295–315.
- Solis, D.R. & Bueno, O.C. (2012) Thermal tolerances of three tramp ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **59**, 213–223.
- Somero, G.N. (2010) The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers”. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 912–920.
- Somme, L. (1999) The physiology of cold hardiness in terrestrial arthropods. *European Journal of Entomology*, **96**, 1–10.
- Sommer, S. & Wehner, R. (2012) Leg allometry in ants: Extreme long-leggedness in thermophilic species. *Arthropod Structure & Development*, **41**, 71–77.
- Sørensen, J.G., Dahlgaard, J. & Loeschcke, V. (2001) Genetic variation in thermal tolerance among natural populations of *Drosophila buzzatii*: down regulation of Hsp70 expression and variation in heat stress resistance traits. *Functional Ecology*, 289–296.
- Sørensen, J.G., Kristensen, T.N. & Loeschcke, V. (2003) The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters*, **6**, 1025–1037.
- Sørensen, J.G., Kristensen, T.N., Loeschcke, V. & Schou, M.F. (2015) No trade-off between high and low temperature tolerance in a winter acclimatized Danish *Drosophila subobscura* population. *Journal of Insect Physiology*, **77**, 9–14.
- Sørensen, J.G., Loeschcke, V. & Kristensen, T.N. (2013) Cellular damage as induced by high temperature is dependent on rate of temperature change - investigating consequences of ramping rates on molecular and organismal phenotypes in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of experimental biology*, **216**, 809–14.
- Sørensen, J.G., Norry, F.M., Scannapieco, A.C. & Loeschcke, V. (2005) Altitudinal variation for stress resistance traits and thermal adaptation in adult *Drosophila buzzatii* from the New World. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 829–837.
- Sparks, T.H. (1999) Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *International Journal of Biometeorology*, **42**, 134–138.
- Spicer, M.E., Stark, A.Y., Adams, B.J., Kneale, R., Kaspari, M. & Yanoviak, S.P. (2017) Thermal constraints on foraging of tropical canopy ants. *Oecologia*, **183**, 1007–1017.
- Springett, B.P. (1978) On the ecological role of insects in Australian eucalypt forests. *Austral Ecology*, **3**, 129–139.
- Stewart, A.J.A. (1986) Nymphal color pattern polymorphism in the leafhoppers *Eupteryx urticae* (F) and *Eupteryx cyclops matsumura* (Hemiptera, Auchenorrhyncha) - Spatial and Temporal Variation in Morph Frequencies. *Biological Journal Of the Linnean Society*, **27**, 79–101.
- Stoll, S., Feldhaar, H. & Gross, R. (2009) Transcriptional profiling of the endosymbiont *Blochmannia floridanus* during different developmental stages of its holometabolous ant host. *Environmental Microbiology*, **11**, 877–888.
- Storz, J.F., Scott, G.R. & Cheviron, Z.A. (2010) Phenotypic plasticity and genetic adaptation to high-altitude hypoxia in vertebrates. *The Journal of experimental biology*, **213**, 4125–36.

- Strathdee, A.T. & Bale, J.S. (1998) Life on the Edge: insect ecology in Arctic environments. *Annual Review of Entomology*, **43**, 85–106.
- Stuble, K.L., Pelini, S.L., Diamond, S.E., Fowler, D.A., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2013) Foraging by forest ants under experimental climatic warming: A test at two sites. *Ecology and Evolution*, **3**, 482–491.
- Sultan, S.E. (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. In *Evolutionary Biology*. Springer US, Boston, MA, pp. 127–178.
- Sultan, S.E. (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 363–383.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. & Cosson, J.F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453–464.
- Talbot, M. (1934) Distribution of ant species in the Chicago Region with reference to ecological factors and physiological toleration. *Ecology*, **15**, 416–439.
- Tattersall, G.J., Sinclair, B.J., Withers, P.C., Fields, P.A., Seebacher, F., Cooper, C.E., *et al.* (2012) Coping with thermal challenges: Physiological adaptations to environmental temperatures. *Comprehensive Physiology*, **2**, 2151–2202.
- Teixeira, L., Ferreira, Á. & Ashburner, M. (2008) The bacterial symbiont *Wolbachia* induces resistance to RNA viral infections in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biology*, **6**, 2753–2763.
- Terblanche, J.S., Deere, J.A., Clusella-Trullas, S., Janion, C. & Chown, S.L. (2007) Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 2935–42.
- Terblanche, J.S., Hoffmann, A.A., Mitchell, K.A., Rako, L., Roux, P.C. le & Chown, S.L. (2011) Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *The Journal of experimental biology*, **214**, 3713–25.
- Tewksbury, J.J., Sheldon, K.S. & Ettinger, A.K. (2011) Ecology: Moving farther and faster. *Nature Climate Change*, **1**, 396–397.
- Therneau, T.M. (2015) A Package for Survival Analysis in S. Version 2.38.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488–495.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Tilman, D. & Pacala, S.W. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. *Species Diversity in Ecological Communities*.
- Tizón, R., Wulff, J. & Peláez, D. (2014) The effect of increase in the temperature on the foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Studies*, **53**, 40.
- Traniello, J.F.A., Fujita, M.S. & Bowen, R. V. (1984) Ambient temperature influences prey selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**, 65–68.
- Turesson, G. (1922) The species and the variety as ecological units. *Hereditas*, **3**, 100–113.
- Urban, M.C., Tewksbury, J.J. & Sheldon, K.S. (2012) On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 2072–2080.
- van Oudenhove, L., Billoir, E., Boulay, R., Bernstein, C. & Cerdá, X. (2011) Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. *Naturwissenschaften*, **98**, 1009–1017.
- van Oudenhove, L., Boulay, R., Lenoir, A., Bernstein, C. & Cerdá, X. (2012) Substrate temperature constrains recruitment and trail following behavior in ants. *Journal of Chemical Ecology*, **38**, 802–809.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) Modern applied statistics with S, for the MASS package.
- Verble-Pearson, R.M., Gifford, M.E. & Yanoviak, S.P. (2015) Variation in thermal tolerance of North American

ants. *Journal of Thermal Biology*, **48**, 65–68.

Via, S. & Lande, R. (1985) Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505–522.

Vogt, J.T., Smith, W.A., Grantham, R.A. & Wright, R.E. (2003) Effects of temperature and season on foraging activity of redimported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Oklahoma, **32**, 447–451.

Waddington, C.H. (1953) Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, **7**, 118–126.

Wagner, D., Tissot, M., Cuevas, W. & Gordon, D.M. (2000) Harvester ants utilize cuticular hydrocarbons in nestmate recognition. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 2245–2257.

Wagner, D., Tissot, M. & Gordon, D. (2001) Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. *Journal of Chemical Ecology*, **27**, 1805–1819.

Walker, P.A. & Cocks, K.D. (1991) HABITAT : A procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **1**, 108–118.

Walters, A.C. & Mackay, D.A. (2004) Comparisons of upper thermal tolerances between the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) and two native Australian ant species. *Annals of the Entomological Society of America*, **97**, 971–975.

Walther, G.-R.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.

Warren, R.J., Bahn, V. & Bradford, M.A. (2011) Temperature cues phenological synchrony in ant-mediated seed dispersal. *Global Change Biology*, **17**, 2444–2454.

Warren, R.J. & Chick, L. (2013) Upward ant distribution shift corresponds with minimum, not maximum, temperature tolerance. *Global Change Biology*, **19**, 2082–2088.

Warren, R.J., Chick, L.D., DeMarco, B., McMillan, A., Stefano, V. De, Gibson, R., *et al.* (2016) Climate-driven range shift prompts species replacement. *Insectes Sociaux*, **63**, 593–601.

Wehner, R. (1983) Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (Forel 1902) stat. nov. *Senckenbergiana biol.*

Wehner, R. & Lanfranconi, B. (1981) What do the ants know about the rotation of the sky? *Nature*.

Wehner, R., Marsh, A.C. & Wehner, S. (1992) Desert ants on a thermal tightrope. *Nature*, **357**, 586–587.

Wehner, R. & Wehner, S. (2011) Parallel evolution of thermophilia: Daily and seasonal foraging patterns of heat-adapted desert ants: *Cataglyphis* and *Ocymyrmex* species. *Physiological Entomology*, **36**, 271–281.

Weidenmüller, A., Mayr, C., Kleineidam, C.J. & Roces, F. (2009) Preimaginal and adult experience modulates the thermal response behavior of ants. *Current Biology*, **19**, 1897–1902.

Weinstein, R.B. (1998) Effects of temperature and water loss on terrestrial locomotor performance in land crabs: integrating laboratory and field studies. *American Zoologist*, **38**, 518–527.

Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358–1370.

Weisser, W.W. & Siemann, E. (2008) The various effects of insects on ecosystem functioning. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 3–24.

Wendt, C.F. & Verble-Pearson, R.M. (2016) Critical thermal maxima and body size positively correlate in red imported fire ants, *Solenopsis invicta*. *The Southwestern Naturalist*, **61**, 79–83.

Werner, Y.L. (1976) Optimal Temperatures for Inner-ear Performance in Gekkonoid Lizards. *Journal of Experimental Zoology*, **195**, 384–385.

West-Eberhard, M.J. (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, New York.

- West-Eberhard, M.J. (2005) Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 6543–6549.
- Whitford, W. & Bryant, M. (1979) Behavior of a predator and its prey: The Horned lizard (*Phrynosoma Cornutum*) and Harvester ants (*Pogonomyrmex* Spp.). *Ecological Society of America*, **60**, 686–694.
- Whitford, W.G. & Ettershank, G. (1975) Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester Ants. *Environmental Entomology*, **4**, 689–696.
- Whitlock, M.C. & Gomulkiewicz, R. (2005) Probability of fixation in a heterogeneous environment. *Genetics*, **171**, 1407–1417.
- Wiescher, P.T., Pearce-Duvel, J.M.C. & Feener, D.H. (2012) Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, **169**, 1063–74.
- Wilcox, J.L., Dunbar, H.E., Wolfinger, R.D. & Moran, N.A. (2003) Consequences of reductive evolution for gene expression in an obligate endosymbiont. *Molecular Microbiology*, **48**, 1491–1500.
- Williams, G.C. (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Willot, Q., Gueydan, C. & Aron, S. (2017) Proteome stability, heat hardening, and heat-shock protein expression profiles in *Cataglyphis* desert ants. *The Journal of Experimental Biology*, jeb.154161.
- Willot, Q., Simonis, P., Vigneron, J.-P., Aron, S., Rassart, M. & Seldrum, T. (2016) Total internal reflection accounts for the bright color of the Saharan silver ant. *PLOS ONE*, **11**, e0152325.
- Wilson, E.O. (1987) The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). *Conservation Biology*, **1**, 344–346.
- Wilson, E.O. (1992) *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wirth, R. & Leal, I.R. (2001) Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*? *EcoScience*, **8**, 450–453.
- Wittman, S.E., Sanders, N.J., Ellison, A.M., Jules, E.S., Ratchford, J.S. & Gotelli, N.J. (2010) Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos*, **119**, 551–559.
- Wolf, J.B. & Wade, M.J. (2009) What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**, 1107–1115.
- Wright, K.M., Lloyd, D., Lowry, D.B., Macnair, M.R. & Willis, J.H. (2013) Indirect evolution of hybrid lethality due to linkage with selected locus in *Mimulus guttatus*. *PLoS Biology*, **11**.
- Yamamoto, M. & Del-Claro, K. (2008) Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethologica*, **11**, 55–65.
- Yeaman, S. & Otto, S.P. (2011) Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection and drift. *Evolution*, **65**, 2123–2129.
- Zamora-Camacho, F.J., Reguera, S., Moreno-Rueda, G. & Pleguezuelos, J.M. (2013) Patterns of seasonal activity in a Mediterranean lizard along a 2200m altitudinal gradient. *Journal of Thermal Biology*, **38**, 64–69.
- Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcon, J.M. & Aspizua, R. (Eds.). (2015) *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*. Consejería.
- Zamora Camacho, F.J., Rubiño Hispan, M.V., Reguera, S. & Moreno Rueda, G. (2015) Thermal dependence of sprint performance in the lizard *Psammotromus algirus* along a 2200-meter elevational gradient: Cold-habitat lizards do not perform better at low temperatures. *Journal of thermal biology*, **52**, 90–96.
- Zarnetske, P.L., Skelly, D.K. & Urban, M.C. (2012) Biotic multipliers of climate change. *Science*, **336**, 1516–1518.
- Zeilstra, I. & Fischer, K. (2005) Cold tolerance in relation to developmental and adult temperature in a butterfly. *Physiological Entomology*, **30**, 92–95.

ANNEXES

Annexe 1. Supplementary material for the paper: *Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?* (Chapitre 2)

Table S1: Generalized linear model with binomial link function testing whether the probability of death at a given hot plate temperature depends on mesosoma length, leg length and the mesosoma to leg ratio for ants reared at 24°C (model 10)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr (> z)
Intercept	395.721	10826.706	0.037	0.971
temperature	-1.965	213.512	-0.009	0.993
mesosoma	61.096	4801.696	-0.013	0.990
leg	-19.785	1484.691	-0.013	0.989
meso.leg ratio	-1484.254	34945.843	-0.042	0.966
temperature:mesosoma	1.368	94.642	0.014	0.988
temperature:leg	-0.421	29.267	-0.014	0.989
temperature:meso.leg ratio	10.786	689.068	0.016	0.988

Null deviance: 85.338 on 65 degrees of freedom

Residual deviance: 28.903 on 58 degrees of freedom

AIC: 44.903

Number of Fisher Scoring iterations: 7

Table S2 Generalized linear model with binomial link function testing whether the probability of death at a given hot plate temperature depends on mesosoma length, leg length and the mesosoma to leg ratio for ants reared at 28°C (model 11)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr (> z)
Intercept	11453.25	36968.17	0.310	0.757
temperature	-219.51	701.28	-0.313	0.754
mesosoma	5766.55	17443.48	0.331	0.741
leg	-1787.87	5474.01	-0.327	0.744
meso.leg ratio	-37514.08	117889.51	-0.318	0.750
temperature:mesosoma	-110.46	330.88	-0.318	0.739
temperature:leg	34.23	103.84	0.330	0.742
temperature:meso.leg ratio	719.27	2236.30	0.322	0.748

Null deviance: 81.774 on 58 degrees of freedom

Residual deviance: 18.084 on 51 degrees of freedom

AIC: 34.084

Number of Fisher Scoring iterations: 10

Table S3: Generalized linear model with binomial link function testing whether the probability of death at a given hot plate temperature depends on mesosoma length, leg length and the mesosoma to leg ratio for ants reared at 32°C (model 12)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr (> z)
Intercept	-1730.088	4032.553	-0.429	0.668
temperature	33.046	76.505	0.432	0.666
mesosoma	-584.512	1715.223	-0.341	0.733
leg	206.727	533.641	0.387	0.698
meso.leg ratio	4747.845	12908.754	0.368	0.713
temperature:mesosoma	11.205	32.598	0.344	0.731
temperature:leg	3.981	10.123	-0.393	0.694
temperature:meso.leg ratio	-90.215	245.322	-0.368	0.713

Null deviance: 81.639 on 58 degrees of freedom

Residual deviance: 32.871 on 51 degrees of freedom

AIC: 48.871

Number of Fisher Scoring iterations: 7

Annexe 2 Tableau 2. Tableau récapitulatif de l'ensemble des modèles linéaires mixtes réalisés lors de l'analyse des données du terrain (Chapitre 3. B).

Tabla recapitulativa de los modelos lineales mixtos realizados para los análisis de los datos de campo (Capítulo 3. A).

Modèle	Variable réponse	Variable explicative	Facteur aléatoire	Distribution
1	Température moyenne (data logger 2015)	Altitude	Data logger	Gaussienne
2	Température max (data logger 2015)	Altitude	Data logger	Gaussienne
3	Température min (data logger 2015)	Altitude	Data logger	Gaussienne
4	Température moyenne (à la surface du sol, 2015)	Altitude+Altitude ²	Nid	Gaussienne
5	Température max (à la surface du sol 2015)	Altitude+Altitude ²	-	Gaussienne
6	Température min (à la surface du sol 2015)	Altitude	-	Gaussienne
7	Température moyenne (à la surface du sol, juillet)	Altitude+Altitude ²	Nid Année	Gaussienne
8	Température max (à la surface du sol juillet)	Altitude+Altitude ²	Année	Gaussienne
9	Température min (à la surface du sol juillet)	Altitude	Année	Gaussienne
10	AR max (2015)	Altitude+Altitude ²	Mois	Gaussienne
11	Température d'AR max (2015)	Altitude+Altitude ²	Mois	Gaussienne
12	Heure d'AR max (2015)	Altitude	Mois	Gaussienne
13	Efficacité maximale (2015)	Altitude+Altitude ²	Mois	Gaussienne
14	Température d'Eff. max (2015)	Altitude+Altitude ²	Mois	Gaussienne
15	Heure d'Eff. max (2015)	Altitude	Mois	Gaussienne
16	AR max (juillet)	Altitude+Altitude ²	Année	Gaussienne
17	Température d'AR max (juillet)	Altitude+Altitude ²	Année	Gaussienne
18	Heure d'AR max (juillet)	Altitude	Année	Gaussienne
19	Efficacité maximale (juillet)	Altitude	Année	Gaussienne
20	Température d'Eff. max (juillet)	Altitude	Année	Gaussienne
21	Heure d'Eff. max (juillet)	Altitude	Année	Gaussienne
22	Occurrences <i>A.iberica</i> (2015)	Altitude+Période	Mois, piège	Binomial
23	Occurrences <i>A.iberica</i> (juillet)	Altitude+ Période	Piège, année	Binomial
24	Longueur du tibia (2015)	Mois+Mois ²	Piège	Gaussienne
25	Longueur du tibia (2015)	Altitude+Période	Mois, piège	Gaussienne
26	Longueur du tibia (juillet)	Altitude+ Période	Piège, année	Gaussienne
27	Abondance en arthropodes	Altitude+Altitude ²	Mois, piège	Poisson
28	Masse sèche arthropodes	Altitude+Altitude ²	Mois, piège	Gaussienne

Annexe 3 Tableau 3. Tableau récapitulatif de l'ensemble des modèles linéaires mixtes réalisés lors de l'analyse des données du Chapitre 3. B.

Tabla recapitulativa de los modelos lineales mixtos realizados para los análisis de los datos del Capítulo 3. B.

Modèle	Variable réponse	Variable explicative	Facteur aléatoire	Distribution
1	Nombre d'ouvrières	Altitude+Altitude ²	-	Poisson
2	Longueur du tibia	Altitude	Colonie	Gaussienne
3	Longueur du tibia	Altitude+Période d'échantillonnage	Colonie	Gaussienne
4	Temps de survie à 55°C	Longueur du tibia	-	Gamma
5	Résidus temps de survie	Altitude+Altitude ² +Période d'échantillonnage	-	Gaussienne
6	Chill Coma Recovery Time	Altitude	Colonie	Gaussienne
7	Temps de survie à 55°C	Période d'expérimentation*Zone altitudinale	Colonie	Gaussienne
8	Longueur du tibia à 55°C	Période d'expérimentation*Zone altitudinale	Colonie	Gaussienne
9	Taux métabolique spécifique de masse	Zone altitudinale*Température+Zone altitudinale*Température ²	-	Gaussienne

Adaptations aux températures extrêmes et plasticité phénotypique chez une fourmi thermophile

Chez les fourmis la température affecte de nombreux traits entraînant des conséquences écologiques importantes. Faire face à des températures extrêmes est crucial pour ces organismes ce qui a conduit à la mise en place de diverses adaptations. Les espèces distribuées le long de gradients environnementaux sont soumises à des pressions de sélection variables entre les populations. La sélection naturelle peut ainsi favoriser de traits adaptatifs qui procurent un avantage localement. La plasticité phénotypique constitue quant à elle, un mécanisme de réponse rapide permettant l'ajustement des traits à des changements brusques de l'environnement. Lors de cette thèse nous avons, premièrement, déterminé l'impact du choix méthodologique sur les tests de résistance à la température chez les fourmis. Cette étude a mis en évidence une grande diversité méthodologique. Cependant, ces méthodes n'étant pas équivalentes, il n'est pas possible de fixer un seul et unique protocole mais celui-ci va dépendre de l'espèce étudiée et de la question posée. D'autre part, nous avons étudié chez une fourmi thermophile des variations phénotypiques dans les traits impliqués dans la résistance à la température le long d'un gradient altitudinal. Nous avons mis en évidence une plasticité comportementale importante: les ouvrières situées à moyenne altitude sont actives à des températures plus élevées que celles de basse et haute altitude. De plus, ces ouvrières survivent plus longtemps à la chaleur, mais il ne semble pas y avoir d'adéquation entre l'environnement et les données morphologiques. Le taux métabolique est plus élevé chez les fourmis de moyenne et haute altitude. En revanche, les fourmis de basse altitude sont les plus sensibles à une augmentation des températures. L'étude génétique des populations montre une structuration qui peut contribuer à expliquer les différences phénotypiques signalées précédemment. Finalement, nous avons cherché à déterminer le degré de plasticité des caractères physiologiques et morphologiques face à une augmentation des températures durant le développement. Nos résultats montrent que par ce mécanisme de plasticité phénotypique, la résistance à la température chez les adultes peut être ajustée rapidement en fonction des conditions locales.

Mots clés : Température, fourmi thermophile, tolérance thermique, plasticité phénotypique, adaptation locale, gradient altitudinal, écologie évolutive

In ants, temperature directly affects many traits, with significant ecological consequences. Dealing with extreme temperatures is crucial for these organisms, which has led to the establishment of several adaptations. Species distributed along environmental gradients are subject to different selection pressures across populations. Thus natural selection can promote adaptive traits that provide a local advantage. Phenotypic plasticity, on the other hand, is an extremely rapid response mechanism allowing the adjustment of traits to abrupt changes in the environment. In this thesis we have, firstly, determined the impact of the methodological choice on temperature resistance tests in ants. Our study highlighted a great diversity of methodology used this kind of tests. Since these different methods are not equivalent, it is not possible to set a single protocol, but this one will depend on the species studied and the question addressed. Secondly, we sought to determine phenotypic variations in a thermophilic ant along an altitudinal gradient. This study revealed an important behavioural plasticity: the workers located at mid-elevation have their higher daily activity at a warmer temperature than workers of low- and high-elevations. Moreover, workers of mid-elevation populations survive longer when they are exposed to heat but there appears to be no match between environmental conditions and morphological data. Metabolism is higher in mid- and high-elevation ants. However, low-elevation ants are the most sensitive to increasing temperatures. Measures of gene flow between populations were also conducted. Results suggest limited gene flow between populations that may contribute to the above-mentioned phenotypic differences. Finally, we evaluated the degree of plasticity of physiological and morphological features in response to increasing temperatures. Results point out that variation in temperature experienced by a thermophilic ant during development and the early adult life can result in significant plasticity in ant development and thermal resistance. By this mechanism of phenotypic plasticity this species has a tremendous capacity to adjust its thermal resistance based on local conditions.

Key words: Temperature, thermophilic ant, thermal tolerance, phenotypic plasticity, local adaptation, altitudinal gradient, evolutionary ecology