Plasticité phénotypique et réponses adaptatives aux changements environnementaux chez les insectes

Patricia Gibert

▶ **To cite this version:**

Patricia Gibert. Plasticité phénotypique et réponses adaptatives aux changements environnementaux chez les insectes. Biodiversité et Ecologie. Université Claude Bernard Lyon 1, 2012. tel-02309704

HAL Id: tel-02309704
https://cnrs.hal.science/tel-02309704

Submitted on 9 Oct 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Université Claude Bernard – Lyon1

Patricia GIBERT

Plasticité phénotypique et réponses adaptatives aux changements environnementaux chez les insectes

9 février 2012

Jury :

Patricia BELDADE	Principal Investigator, Instituto Gulbenkian de Ciência	
Frédéric FLEURY	Professeur, Université Claude Bernard - Lyon 1	
Geneviève PREVOST	Professeur, Université de Picardie – Jules Verne	*Rapporteur*
Jacqui SHYKOFF	Directrice de Recherche, CNRS Orsay	*Rapporteur*
Irène TILL-BOTTRAUD	Directrice de Recherche, CNRS Grenoble	*Rapporteur*

LBBE

« It is not the strongest of the species that survives, or the most intelligent; it is the one most capable of change »

Sommaire

SOMMAIRE **5**

QUELQUES REMERCIEMENTS **9**

RESUME **11**

PREAMBULE **13**

INTRODUCTION GENERALE **15**

1. LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE ET SON EVOLUTION **15**
1.1. QUELQUES DEFINITIONS 15
1.2. LA GENETIQUE DE LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE 16
1.3. LES BASES MOLECULAIRES DE LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE 18
2. LES NORMES DE REACTION **19**
2.1. DEFINITIONS 19
2.2. MODELISATION DES NORMES DE REACTION 20
3. LES CONDITIONS QUI FAVORISENT LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE **22**
3.1. CONTRAINTES ET COUTS 22
3.2. L'HETEROGENEITE ENVIRONNEMENTALE 24
3.3. PREDICTABILITE DES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES 25
3.4. MIGRATION / DISPERSION 25
3.5. MECANISMES DEVELOPPEMENTAUX 26
4. REPONSES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE **26**
4.1. LA TEMPERATURE : UN FACTEUR IMPORTANT CHEZ LES ECTOTHERMES 26
4.2. LE RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE 27
4.3. LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE PERMET DE SUPPORTER LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES 28
4.4. LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE COMME AGENT D'EVOLUTION 28
5. PLAN **30**

CHAPITRE 1 - PLASTICITE PHENOTYPIQUE ET ADAPTATION A LA TEMPERATURE CHEZ DROSOPHILA **33**

1. METHODES D'ETUDES **33**
1.1. EFFETS DE LA TEMPERATURE DE DEVELOPPEMENT 33
1.2. DESCRIPTION DE NORMES DE REACTION COMPLEXES 34
1.3. VARIABILITE GENETIQUE INTRA-POPULATIONELLE ET REPETABILITE GENETIQUE DES NORMES DE REACTION 35
2. VARIABILITE INTER POPULATIONNELLE ET INTER SPECIFIQUE DES NORMES DE REACTION **36**
2.1. VARIABILITE DES NORMES DE REACTION ENTRE POPULATIONS 36
2.2. VARIABILITE DES NORMES DE REACTION ENTRE ESPECES 39
3. PLASTICITE PHENOTYPIQUE DE LA TOLERANCE AU FROID **40**
3.1. POURQUOI S'INTERESSER A LA TOLERANCE AU FROID ? 40
3.2. VARIABILITE DE LA TOLERANCE AU FROID ENTRE ESPECES ET POPULATIONS 42
3.3. PLASTICITE PHENOTYPIQUE DE LA TOLERANCE AU FROID 43
4. COMPARAISON DES EFFETS DES TEMPERATURES DE DEVELOPPEMENT CONSTANTES ET FLUCTUANTES SUR LES NORMES DE REACTION **45**
5. CONCLUSIONS **47**

CHAPITRE 2 - LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE EN REPONSE AUX VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES **49**

1. INTRODUCTION 49
2. LE MODELE BIOLOGIQUE 50
3. DIFFERENCES DES NORMES DE REACTION THERMIQUES EN REPONSE AUX DIFFERENTS HABITATS 51
4. IMPACT DE LA VARIABILITE THERMIQUE SUR LES NORMES DE REACTION 53
5. PLASTICITE DE LA RESISTANCE AUX BASSES TEMPERATURES 56
6. CONCLUSIONS 58

CHAPITRE 3 - CHANGEMENT CLIMATIQUE ET EVOLUTION DES INTERACTIONS HOTE-PARASITOÏDES 61

1. INTRODUCTION 61
2. LA SITUATION ECOLOGIQUE 62
2.1. STRUCTURATION DES COMMUNAUTES DROSOPHILES-PARASITOÏDES DANS LA VALLEE DU RHONE 62
2.2. MODIFICATION DE L'AIRE DE REPARTITION DE *L. BOULARDI* 64
3. REPONSE ADAPTATIVE DE *L. BOULARDI* FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES 65
3.1. LE RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE DANS LA VALLEE RHONE/SAONE 65
3.2. RELATION ENTRE LA PRESENCE DE *L. BOULARDI* ET LA TEMPERATURE 66
3.3. ADAPTATION LOCALE DES NORMES DE REACTION CHEZ *L. BOULARDI* 67
3.4. CONCLUSION 69
4. IMPACTS DES CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA COMMUNAUTE 70
4.1. …SUR L'ESPECE COMPETITRICE 70
4.2. …SUR LA COMMUNAUTE DES DROSOPHILES 72
5. CONCLUSIONS 74

DISCUSSION GENERALE 77

1. QUELS TRAITS CONSIDERER DANS LES ETUDES SUR LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE ? 77
1.1. L'INDIVIDU EST UNE MOSAÏQUE DE TRAITS 77
1.2. TRAITS DE FITNESS VS NON-FITNESS 77
2. PRISE EN COMPTE DE L'HETEROGENEITE DE L'ENVIRONNEMENT 79
2.1. L'ENVIRONNEMENT EST VARIABLE 79
2.2. L'ENVIRONNEMENT EST COMPLEXE 80
3. CONCLUSION 82

PERSPECTIVES - COMMENT SUIVRE L'ADAPTATION EN TEMPS REEL : APPORT DE L'INVASION EUROPEENNE RECENTE DE *D. SUZUKII* 83

1. LES INVASIONS BIOLOGIQUES 84
2. *D. SUZUKII* : UNE INVASION BIOLOGIQUE RECENTE ET UNE MENACE MAJEURE 86
3. *D. SUZUKII*, UN MODELE POUR L'ETUDE DU PROCESSUS D'INVASION 87
4. HYPOTHESES ET QUESTIONS: 88
5. LES PROJETS 88
5.1. INTERACTIONS ENTRE *D. SUZUKII* ET LES PARASITOÏDES 89
5.2. EVOLUTION PHENOTYPIQUE AU COURS DU PROCESSUS D'INVASION : GENETIQUE ET PLASTICITE PHENOTYPIQUE 91
5.3. UTILISATION DE BACTERIES SYMBIOTIQUES POUR LUTTER CONTRE UNE ESPECE INVASIVE RAVAGEUR DE CULTURES, *D. SUZUKII* 92
6. CONCLUSION 92

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 95

TITRES ET TRAVAUX 115

1. TITRES UNIVERSITAIRES 115
2. ACTIVITES PROFESSIONNELLES 115
3. TRAVAUX SCIENTIFIQUES 116

3.1. PUBLICATIONS 116
3.2. ARTICLES PUBLIES DANS DES REVUES INTERNATIONALES A COMITE DE LECTURE 116
3.3. CHAPITRE DE LIVRE 120
3.4. ARTICLES PUBLIES DANS D'AUTRES REVUES 120
3.5. THESE 120
3.6. PUBLICATIONS SOUMISES 120
3.7. PARTICIPATION A DES COLLOQUES 121
4. ENCADREMENT ET ANIMATIONS SCIENTIFIQUES 126
4.1. ENCADREMENT ET ENSEIGNEMENT 126
4.2. ANIMATIONS SCIENTIFIQUES 127
4.3. ACTIVITE EDITORIALE 127
4.4. FONCTIONS ELECTIVES 127
4.5. CONTRATS DE RECHERCHE 128
4.6. COLLABORATIONS 128

Quelques remerciements

Parce qu'on ne peut progresser sans évaluation

Je voudrais tout d'abord remercier les membres de mon jury, Geneviève Prévost, Jacky Shykoff et Irène Till-Botraud, qui ont accepté d'être rapporteur de ce document et mes examinateurs, Patricia Beldade et Frédéric Fleury. Vous m'avez aider à prouver qu'un jury presque exclusivement féminin pouvait être un jury de très haute qualité.

Parce qu'une carrière est souvent liée à des rencontres

Une carrière scientifique dépend comme c'est le cas dans bien d'autres domaines de rencontres. Rencontre avec un sujet qui passionne et fait oublier les heures, les nuits et les WE passés au labo mais surtout rencontre avec des gens qui réussissent à vous transmettre leur enthousiasme et à vous remotiver pendant les (nombreuses) périodes d'incertitudes et de doutes qui caractérisent ce métier. Je voudrais ici pour une fois, prendre le temps de les remercier.

Ma première rencontre avec un laboratoire de recherche, remonte à septembre 1994, lorsque ayant été accepté au DEA d'Ecologie je m'était mise à la recherche d'un stage. J'ai poussé la porte du Laboratoire Populations, Génétique et Evolution à Gif sur Yvette (maintenant LEGS) sans avoir pris de rendez vous et j'ai rencontré ***Jean David*** *qui pendant deux heures, au milieu des tubes de mouches et des odeurs d'éther m'a expliqué avec enthousiasme ce qu'il faisait et le sujet qu'il pouvait me proposer. Après le DEA, il y a eu la thèse sur la plasticité phénotypique de la pigmentation chez la drosophile sous la double direction de* ***Brigitte Moreteau*** *et Jean David. J'ai eu la chance au cours de cette période de pouvoir travailler dans une petite équipe de seulement 3 chercheurs (le troisième étant* ***Georges Pétavy****) travaillant tous en étroite interaction. J'ai ainsi pu collaborer sur les travaux de tous les membres de l'équipe ce qui s'est traduit par un dossier de publications suffisant pour me permettre d'envisager une candidature au CNRS. Mes deux encadrants ont, chacun à leur manière, réussi à m'insuffler l'envie de continuer dans la recherche. C'est grâce à leurs conseils, leurs critiques, leurs encouragements, tant sur le plan scientifique qu'humain que j'ai persévéré dans cette voie.*

*Les deux post-docs qui ont suivi m'ont donné la chance de pouvoir travailler avec des chercheurs d'envergures dans le domaine de la plasticité phénotypique (****Gerdien de Jong****,Université d'Utrecht) et de l'adaptation à la température (****Ray Huey****, Université de Washington), leurs grandes compétences n'avaient d'égales que leur gentillesse et leur disponibilité. Ils m'ont ouvert les portes de leur laboratoire et de leur maison, en particulier Ray Huey vers qui je me suis tourné par la suite lorsque je traversais une grande période de doutes et avec qui j'ai eu la chance de pouvoir continuer à collaborer sur différents projets.*

Lorsque le moment est venu de tourner la page 'Gifoise,' c'est vers ***Michel Boulétreau*** *qui avait été rapporteur de ma thèse, que je me suis tournée. Il m'a accueilli dans son équipe, qui est devenue l'équipe Fleury, puis l'équipe Vavre au sein de laquelle l'accueil a été très chaleureux. Les débuts ont été un peu difficiles sur le plan scientifique puisque je me suis acharnée avec l'aide précieuse et le réconfort d'****Hélène Henri*** *pendant 4 années à essayer d'obtenir des gels protéiques bidimensionnels corrects sans jamais vraiment y*

parvenir. Changer de laboratoires d'accueil, en changeant de thématique, de méthodologie et de modèles biologiques à la période où j'étais la moins disponible de ma carrière (grossesses, biberons, couches…) était un choix risqué qui s'est soldé par un échec puisque les résultats ne sont jamais arrivés et qu'aucune publication n'est jamais sorties de ce travail. Cependant j'ai pu trouver au sein de du laboratoire le soutien pour passer ce « mauvais cap » et rebondir vers d'autres aventures. Et c'est notamment grâce à **Emmanuel Desouhant** que j'ai amorcé le virage nécessaire en revenant vers des choses que je connaissais, la plasticité phénotypique et la température, avec le co-encadrement de Vincent Foray en M2 qui a ensuite continué en thèse. En parallèle, les résultats obtenus par **Roland Allemand** sur l'expansion de l'aire géographique d'une espèce de parasitoïde dans le sud-est de la France m'ont encouragé à m'investir dans ce sujet. En collaboration également avec **Frédéric Fleury,** le projet a obtenu un financement ANR et a permis le début d'une nouvelle thèse, celle d'Emilie Delava.
Merci donc à vous tous pour tout ce que vous m'avez apporté.

Parce qu'il n'y a pas recherche en solitaire

Contrairement à ce que veulent nous faire croire ceux qui poussent à une rémunération au « mérite », la recherche est un travail d'équipe. Je voudrais ici remercier tous ceux qui de prés ou de loin m'ont aidé à effectuer ces travaux : le laboratoire PGE (devenu LEGS) et plus particulièrement, Yves Carton, Olivier Langella, David Ogereau et Eliane Pla et le laboratoire LBBE, plus particulièrement l'équipe GEIHP. Sans vouloir être taxé de « fayotage », j'ai un remerciement particulier à Fabrice Vavre qui m'a toujours soutenu et qui m'a finalement convaincu que Wolbachia n'est pas si « caca » que ça. Un merci un peu particulier également à mes « desperate labwifes », Delphine Charif, Hélène Henri et Laurence Mouton avec qui nous avons souvent refait le monde autour d'un verre. Merci à Gladys Mialdea et à Marie Christine Carpentier pour m'avoir si souvent trainer aux cours de gym.
Merci aussi à tous ceux que l'on nomme en jargon Sarkozystement correct les « fonctions supports » et sans qui nos laboratoires s'écrouleraient.

Parce qu'il y a une vie en dehors de la recherche

Un merci un peu spécial à mon mari, Frédéric Brunet qui a du supporter bien souvent ma fatigue et ma mauvaise humeur et gérer mes absences en bien des occasions. Beaucoup d'expériences, de colloques, de coopération, de projets n'auraient pu avoir lieu sans toi à mes cotés.

Et un dernier petit mot pour mes deux petits amours, Emilie et Rémy, sans aucun doute la manip que j'ai le mieux réussi dans ma vie. J'espère que leur maman les rendra fièrs autant qu'ils le lui font chaque jour.

RESUME

L'ensemble des êtres vivants est soumis à un environnement qui varie dans le temps et dans l'espace et, par conséquent, à des pressions de sélection changeantes. Cette hétérogénéité environnementale risque de s'accentuer dans les prochaines années en grande partie due aux activités humaines (changement climatique, introduction d'espèces invasives, ...). Les changements climatiques vont affecter en premier les espèces incapables de réguler leur température interne, notamment les insectes.

La plasticité phénotypique correspond à la capacité d'un génotype d'exprimer différents phénotypes dans différents environnements. La plasticité phénotypique peut être considérée à la fois comme un caractère quantitatif soumis à la sélection, pouvant donc évoluer, et comme un processus développemental pouvant agir sur l'évolution des organismes . L'outil de recherche lorsqu'on s'intéresse à caractériser la plasticité phénotypique est la norme de réaction. La norme de réaction est la fonction qui relie les environnements auxquels un génotype particulier peut être confronté et les phénotypes qui peuvent être produits par ce génotype. Les principales questions qui ont été abordées au cours de mes recherches sont :

- Comment analyser les formes des normes de réaction non linéaires ? Ces normes de réactions présentent-elles une variabilité génétique ? Comment ces normes vont-elles évoluer entre populations et entre espèces ? Ces comparaisons permettent-elles d'apporter des arguments en faveur d'une plasticité phénotypique adaptative ?
- Comment la variabilité environnementale (fluctuation thermique) va-t-elle impacter la forme des normes de réactions ? Qu'en est-il de la complexité environnementale (combinaison de plusieurs facteurs) ?
- Est-ce que la plasticité phénotypique peut être un mécanisme permettant la coexistence d'espèces ? Quelle est l'importance de la plasticité phénotypique comme mécanisme de réponse aux perturbations de l'environnement ?

La drosophile, de part la facilité et la rapidité d'élevage, permet d'obtenir un grand nombre de données et est un organisme tout à fait approprié à des études de génétique quantitative. Celles-ci peuvent être réalisées grâce à la méthode des lignées isofemelles, qui s'avère être un bon substitut à l'absence de reproduction clonale chez ces insectes. Le modèle drosophile nous a permis d'étudier les formes des normes de réaction dans une gamme d'environnements complète, un type d'étude que l'on trouve rarement dans la littérature. Le résultat certainement le plus marquant de ces études montre que les formes des normes de réaction peuvent être adaptatives. En effet, les comparaisons entre populations et entre espèces pour différents caractères morphométriques montrent bien que, malgré une conservation de la forme générale, on observe soit une translation de la norme de réaction (dans le cas des normes avec un maximum), soit une légère modification de la forme aux températures extrêmes (dans le cas des normes sigmoïdes).

Bien que reconnue comme étant un facteur clé dans l'expression phénotypique, l'hétérogénéité environnementale est paradoxalement peu prise en compte dans la plupart des études empiriques sur la plasticité phénotypique. Ainsi, au cours de sa thèse, Vincent Foray a estimé la valeur adaptative des réponses phénotypiques chez des individus issus de milieux écologiques contrastés soumis à des pressions de sélection différentes. Le modèle biologique utilisé est un hyménoptère, *Venturia canescens*, qui a la particularité de présenter deux modes de reproduction : un mode sexué arrhénotoque, et un mode dit par opposition « asexué », composé de femelles parthénogénétiques thélytoques. L'intérêt de ce modèle biologique pour notre étude réside dans l'écologie très contrastée de ces deux modes de reproduction : les individus sexués se rencontrent uniquement en milieu naturel, tandis que les individus

thélytoques occupent les entrepôts de denrées stockées (farines dans les moulins et minoteries). L'existence de ces deux souches évoluant dans des environnements contrastés représente une bonne opportunité pour tester nos hypothèses : les individus asexués devraient être spécialisés pour un type d'environnement relativement constant, alors que les sexués devraient être généralistes et plastiques en environnement variable. Les résultats de Vincent Foray ont permis d'apporter des arguments supplémentaires en faveur d'une différenciation de la niche écologique entre les deux modes de reproduction permettant la coexistence des deux souches en compétition.

Une des raisons pour laquelle les prédictions sur le réchauffement climatique sont imprécises est due à ce que la plupart des études restent centrées sur une seule espèce, ne pouvant ainsi prendre en compte l'ensemble de la communauté. Dans les systèmes hôtes-parasitoïdes, l'interaction entre facteurs biotiques et facteurs climatiques est particulièrement forte. On peut alors s'attendre à d'importantes hétérogénéités locales puisque, à chaque situation géographique correspond une combinaison particulière des caractéristiques abiotique (la température) et biotique (les hôtes disponibles) du milieu. Mes recherches se sont développées à partir d'une situation écologique précise, le sillon Rhôdanien, où à une échelle géographique réduite existent d'importances variations clinales aussi bien dans les caractéristiques climatiques que dans la structure des communautés hôtes et parasitoïdes. Le modèle biologique utilisé est le complexe parasitaire associé aux drosophiles, modèle qui permet de concilier facilement études de terrain et expérimentation au laboratoire. Les premiers résultats obtenus par Emilie Delava dans le cadre de sa thèse montrent clairement un réchauffement climatique significatif dans la zone étudiée. En parallèle, nous avons mis en évidence la modification de l'aire de répartition d'une espèce, *Leptopilina boulardi*, un hyménoptère parasitoïde de drosophiles, dont la limite septentrionale s'est déplacée de plusieurs dizaines de kilomètres vers le nord en moins de 10 ans, probablement en relation avec le réchauffement climatique. De façon plus générale, nos résultats ont permis de mettre en évidence dans la communauté étudiée l'existence d'interactions complexes entre la température, les génotypes des espèces de parasitoïdes en compétition et les espèces hôtes.

En conclusion, les travaux réalisés permettent de souligner l'importance de la prise en compte de l'hétérogénité environnementale dans les études sur la plasticité phénotypique afin de se rapprocher de la réalité écologique et de pouvoir prédire les effets des changements globaux, tels que les changements climatiques, sur les organismes vivants.

Le projet de recherche proposé pour les prochaines années concerne la récente expansion en Amérique du Nord et en Europe (2008 et 2009 respectivement) de l'espèce, *Drosophila suzukii*, un ravageur de culture redoutable, en dehors de son aire de répartition d'origine (Japon – sud est Asiatique) qui offre l'opportunité d'étudier les processus d'invasion en temps réel. La très rapide progression de cette espèce démontre sa remarquable capacité d'invasion. La détermination des conditions de son arrivée et de son établissement constitue une étape importante pour mieux comprendre les facteurs permettant d'expliquer le succès d'une invasion biologique. Les principaux objectifs de ce projet sont (i) de décrire la niche écologique de cette espèce invasive (ii) de comprendre les interactions entre *D. suzukii* et les parasitoïdes locaux en comparaison avec les parasitoïdes asiatiques au niveau populationnel, physiologique et moléculaire, (iii) d'étudier le rôle des facteurs internes, variabilité génétique vs plasticité phénotypique, dans le succès invasif de *D. suzukii* et de déterminer comment ces caractéristiques vont évoluer au cours du temps. L'étude de l'invasion de *D. suzukii* en temps réel nous donnera des informations à la fois sur le processus d'invasion en lui même mais plus généralement sur les causes et les conséquences d'un processus évolutif rapide. Cette étude constituera également une base pour le développement d'une stratégie de contrôle des populations de *D. suzukii* en France et en Europe.

Préambule

Depuis ma thèse, j'ai exploré différents aspects concernant la variabilité phénotypique et l'adaptation à l'environnement en utilisant différents modèles biologiques et même différentes approches. J'ai choisi de centrer ce document sur une des parties importantes de mes travaux de recherche, la plasticité phénotypique.

Le concept de plasticité phénotypique est au centre des débats des philosophes sur la question de l'innée et de l'acquis. Cependant, la plasticité phénotypique a longtemps été considérée comme une nuisance, un phénomène qui compliquait les études évolutives (Falconer 1952), certains auteurs suggérant même que la plasticité était un inhibiteur des changements évolutifs (Stearns 1982). Depuis une vingtaine d'année, la plasticité phénotypique fait l'objet d'un regain d'intérêt avec la sortie de plusieurs livres, d'articles de revue et d'une grande quantité d'articles empiriques et théoriques témoignant de son rôle majeur dans les processus évolutifs (West-Eberhard 2003, Scheiner & Dewitt 2004, Schlichting 2004, Pigliucci 2005). Les développements les plus pertinents ont été proposés par West-Eberhard (2003), la plasticité phénotypique pourrait dans certaines circonstances entraîner des changements évolutifs, précédant les changements génétiques de la population. En effet, la plasticité phénotypique et son opposé, la canalisation (Waddington 1942) joueraient le rôle de « capaciteurs » évolutifs permettant l'accumulation d'une variation génétique cachée qui pourrait être relâchée sous certaines conditions de stress (Rutherford & Lindquist 1998).

En écologie aussi la plasticité phénotypique connaît un regain d'intérêt de part son importance pour les organismes face aux changements de l'environnement (changements climatiques, espèces invasives). L'intérêt grandissant pour la plasticité phénotypique contribue en partie à ce que certains ont appelé « the Renaissance of the Phenotype » (Scharloo, 1989). L'accumulation d'études sur le sujet montre que la plasticité phénotypique est un phénomène généralisable à l'ensemble du Vivant. On la retrouve, de façon plus ou moins marquée, chez toutes les espèces et pour tout type de trait phénotypique.

Dans ce contexte, il est étonnant de constater le peu d'intérêt que semble susciter ce sujet dans la recherche française et qui pourrait peut être constituer un sujet épistémologique intéressant. Il m'a donc semblé nécessaire dans mon introduction de rappeler les grands concepts liés à la plasticité phénotypique.

Ce que contient ce rapport

Réaliser en quelques pages un résumé de 15 ans de recherche n'est pas un exercice aisé. Mon objectif dans ce rapport était d'essayer de raconter une histoire dont la plasticité phénotypique et la réponse à la température chez les insectes sont les fils conducteurs. Néanmoins, si une carrière scientifique dépend de rencontres, elle est également souvent liée à des opportunités, scientifique et personnelle. Il s'est donc avéré beaucoup plus difficile que je le pensais au début de faire un lien entre toutes les thématiques de recherche que j'ai

abordé. Pourtant, ce lien existe et j'ai essayé de faire de mon mieux pour le mettre en évidence.

Ce que ne contient pas ce rapport

Comme le lecteur averti pourra le remarquer, dans ce document il ne sera pas abordé un volet important de ma carrière concernant une approche protéomique de la spécificité parasitaire. En effet, j'ai passé 4 années à m'acharner à avoir des résultats sur les mécanismes de l'adéquation entre hôte et parasitoïdes en utilisant une approche d'électrophorèse bidimensionnelle (Figure 0). Le but de ce travail était d'étudier les mécanismes moléculaires de la spécificité parasitaire : pourquoi le développement d'un parasitoïde est-il meilleur sur certains hôtes et conduit-il à des adultes phénotypiquements supérieurs ? Après une longue période de mise au point technique, nous avons réussi à obtenir des gels d'une qualité acceptable et répétable mais qui n'ont cependant pas permis de déceler une variabilité détectable entre les conditions testées. Aucun résultat publiable n'est sorti de ces quatre années. Je ne peux néanmoins m'empêcher de montrer un exemple de ces fameux gels qui m'ont valu tant d'heures de travail et de déconvenues. Il n'en sera plus question par la suite.

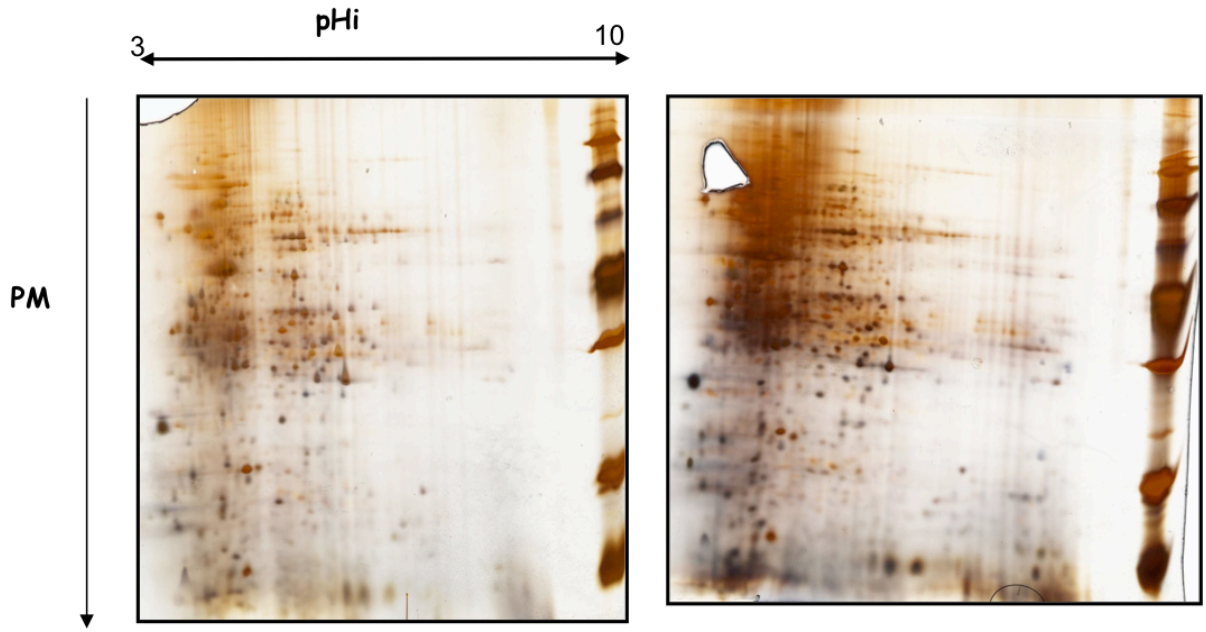

Figure 0 – Gels bidimentionnels (première séparation réalisée selon le point isoélectrique, pHi, des protéines et seconde séparation selon leur poids moléculaire) réalisés afin de comparer le protéome de larves de drosophile non parasité (à gauche) avec celui de larves parasités par le parasitoïde *L. heterotoma* (à droite) et dont le parasitoïde a été enlevé par dissection.

Remarques :

- les références en gras dans le texte sont celles relatives aux travaux auxquels j'ai participé.
- La citation de la page 3 semble avoir été attibuée injustement à Charles Darwin. Je n'ai pas réussi à trouver la véritable source mais j'ai néamoins décidé de la laisser car je trouvais qu'elle illustrait très bien mon propos.

Introduction Générale

A central accomplishment of the Modern Synthesis has been the gain of a deep understanding about how natural selection shapes phenotypes. Up to now, that understanding has been confined almost entirely to fixed traits or traits in only a single environment. We are now ready to achieve a similar deep understanding divergent natural selection and the evolution of trait plasticity.

DeWitt & Scheiner 2004

1. La plasticité phénotypique et son évolution

1.1. Quelques définitions

Johannsen (1909) fut le premier à avoir distingué conceptuellement et expérimentalement les deux facteurs qui participent à l'expression des caractères d'un individu : la constitution génétique à laquelle il donna le nom de « génotype » et les facteurs du milieu qui contribuent avec les premiers à la réalisation du « phénotype ». La même année Woltereck (1909) en étudiant des variations morphologiques de lignées parthénogénétiques de daphnies en fonction de facteurs environnementaux (quantité de nutriments et température) créa le terme de « Reaktionorms » pour expliquer le concept de génotype : « Der « Genotypus »…. eines quantitativmerckmals ist die vererbte Reaktionsnorm » (le génotype… est la norme de réaction héritée). Le phénotype serait donc le résultat de l'interaction entre le signal génétique et l'environnement, d'où les concepts de génotype et de phénotype. L'ironie veut qu'aujourd'hui, le terme de génotype soit utilisé sans difficulté alors que celui de norme de réaction nécessite une explication.

Dans les années 40, Schmalhausen (1949) et Waddington (1942) proposent l'idée que les normes de réactions sont héritables et pourraient donc évoluer comme d'autres phénotypes. Mais il faut attendre Brashaw (1965) pour avoir une première définition moderne de la plasticité phénotypique : « the amount by which the expressions of individual characteristics of a genotype are changed by different environments is a measure of the plasticity of these characters ». Déjà Bradshaw concluait que « Such differences (intra et inter espèces) are difficult to explain unless it is assumed that the plasticity of a character is an independent property of that character and is under its own specific genetic control ». Cette remarque a eu un écho important sur le débat concernant les bases génétiques et l'évolution de la plasticité phénotypique qui a animé de nombreux articles dans les années 90 (Scheiner 1993ab, Schlichting & Pigliucci 1993, Via 1993). De plus, Bradshaw soulignait déjà le fait que la plasticité phénotypique d'un trait pouvait être complètement indépendante de celle d'un autre trait pour le même génotype, une notion reprise par Sultan (1995) et développée plus récemment par Richards *et al*. (2006).

Certains auteurs ont tenté de subdiviser le terme de plasticité phénotypique en différentes catégories en fonction de son caractère adaptatif (acclimatation) ou non adaptatif (Stearns 1989, Williams 1966, Smith-Gill 1983, Leroi *et al*. 1994), actif ou passif (Williams 1992), continu (graduel) ou discontinu (polyphénisme, Nijhout 2003) (Smith-Gill 1983, **David *et al.* 2004**). Cette dernière distinction est certainement la plus pertinente et prend tout son sens comme nous le verrons plus loin dans le développement des modèles sur l'évolution de la plasticité phénotypique. Une autre distinction couramment utilisée concerne le caractère réversible (fléxibilité) (Piersma & Drent 2003) ou irréversible (plasticité développementale) de la plasticité phénotypique. Cette distinction reflète notamment celle faite entre la plasticité comportementale (Sih 2004, Dingemanse *et al*. 2010), généralement réversible, et la plasticité développementale (Beldade *et al*. 2011), fréquemment associée à des modifications morphologiques irréversibles. Enfin, lorsqu'un même génotype produit plusieurs phénotypes en réponse à la variabilité environnementale mais de façon non corrélée aux facteurs environnementaux, on parle de plasticité phénotypique « pile ou face » (Menu & Debouzie 1993).

Récemment West-Eberhard (2003) a proposé une définition beaucoup plus large de la plasticité phénotypique « ..the ability of an organism to react to an environmental input with a change in form, state, movement, or rate of activity.. ». D'après cet auteur, la plasticité phénotypique n'est pas limité au seul génotype, la capacité de réponse d'un individu étant influencée par ses parents avant même que son propre génotype commence à agir. Pour West-Eberhard, la plasticité phénotypique, qu'elle soit adaptative ou non adaptative, est importante dans l'évolution, et le caractère adaptatif de la plasticité phénotypique est dans la plupart des cas impossible à démontrer.

A l'opposé du concept de plasticité développementale, la canalisation est généralement définie comme l'ensemble des mécanismes assurant la constance phénotypique face à des variations génétiques et environnementales (Debat & David 2001, Braendle & Félix 2009). Dans ce contexte, la plasticité phénotypique développementale et la canalisation font référence respectivement à la sensibilité et à l'insensibilité du phénotype à l'environnement.

1.2. La génétique de la plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est une notion difficile à maîtriser et son rôle dans les processus évolutifs est encore largement débattu. Cette difficulté est d'autant plus grande que sous le terme de plasticité phénotypique, les différents auteurs utilisent différents concepts qui sont souvent confondus (de Jong 2005). En effet, la plasticité phénotypique peut être considérée soit comme un trait quantitatif (propriété d'un génotype) qui comme tout trait quantitatif peut être soumis à la sélection et évoluer (Scheiner 1993a, Schlichting 1986, DeWitt & Scheiner 2004), soit comme un processus développemental qui peut faciliter l'évolution (Schlichting 2004, West-Eberhard 2003, Pigliucci & Murren 2003). Cette distinction est importante puisque dans le premier cas, la question est comment la plasticité phénotypique peut évoluer alors que dans le second cas, la question est quel est le rôle de la plasticité phénotypique en tant qu'agent de l'évolution. Nous nous intéresserons dans ce paragraphe à la première question. La deuxième question sera abordée dans le dernier paragraphe.

Comme pour tout caractère, l'évolution de la plasticité phénotypique n'est possible que s'il existe une variabilité génétique de la réponse plastique. L'étude des variations génétiques de la plasticité phénotypique a été réalisée à différents niveaux : intra-population, entre populations d'une même espèce et entre espèces.

L'étude des variations intra-populationnelle des variations de plasticité phénotypique, c'est à dire entre génotypes d'une même population permet d'avoir accès à la variation génétique disponible dans une population pour répondre à la sélection et donc à son héritabilité. La littérature dans ce domaine est très riche et une forte variabilité génétique de la plasticité phénotypique a été observée chez tous les êtres vivants (animaux, végétaux, bactéries, champignons) chez qui elle a été cherchée (voir Pigliucci 2001). De plus, le niveau de plasticité peut être sélectionné artificiellement indépendamment de la valeur moyenne du trait (Scheiner & Lyman 1991). Les études sur les comparaisons de la plasticité phénotypique entre populations ou entre espèces ont permis de mettre en évidence un lien entre la plasticité phénotypique et le régime environnemental d'où provient la population et le rôle de la plasticité phénotypique dans l'évolution vers une stratégie spécialiste à partir d'une stratégie généraliste (voir le chapitre 2).

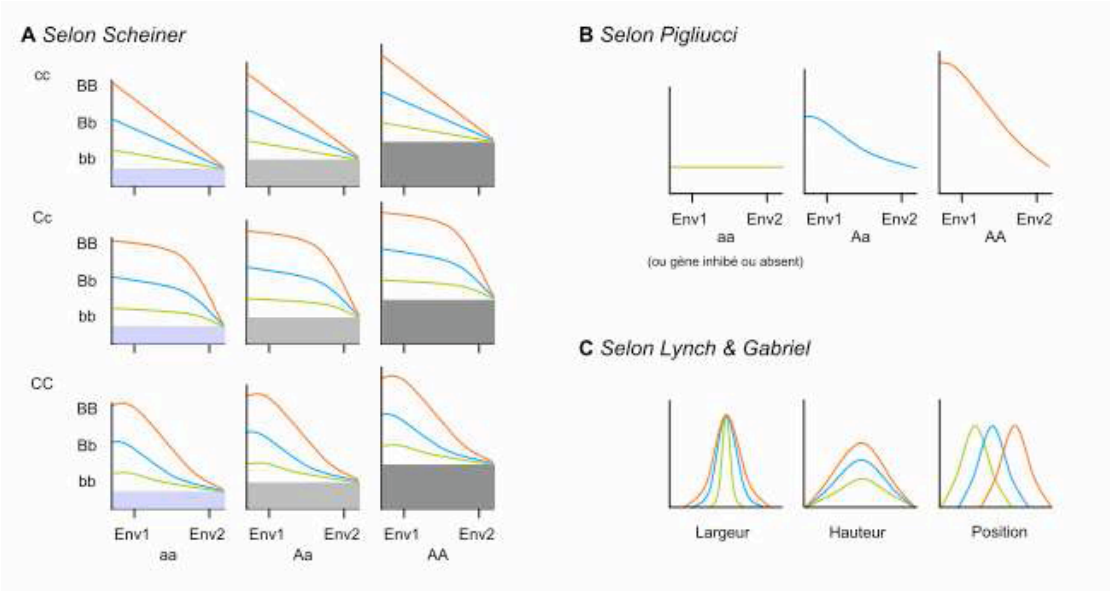

Figure 1 - Définitions des gènes de plasticité illustrées à l'aide de normes de réaction d'un trait (en ordonnée) en fonction de l'environnement (en abscisse). (A) La conception de Scheiner (1993) est la plus complexe avec trois types de gène à deux allèles : il y a des gènes qui codent pour la valeur moyenne du trait (gène A dont l'effet est symbolisé par les rectangles grisés), d'autres pour la pente (gène B) et d'autres pour la forme (gène C). (B) Selon Pigliucci (1996), les gènes de plasticité sont des gènes de régulation qui répondent directement aux stimuli environnementaux. Dans le cas où le gène est absent, inhibé ou homozygote récessif, le phénotype ne change pas. (C) Lynch & Gabriel (1987) proposent un système à trois gènes influençant respectivement la largeur, la hauteur et la position des normes de réaction de forme gaussienne. Figure tirée de Foray (2011) reproduite et modifiée de Windig *et al.* 2004.

Deux visions sur les bases génétiques de la plasticité phénotypique s'opposent dans la littérature. 1) Pour certains auteurs, il existe des gènes sensitifs dont l'expression serait sensible à l'environnement, et qui détermineraient la valeur du phénotype dans chaque condition environnementale (Via 1993). 2) Pour d'autres, il existerait des gènes de plasticité

responsables de la réponse phénotypique aux conditions environnementales (par exemple des gènes régulateurs) alors que d'autres gènes détermineraient la valeur moyenne du phénotype (Pigliucci 1996a, Scheiner 1993a, Schlichting & Pigliucci 1993, 1995) (**Figure 1**). Selon le type de mécanismes, la plasticité peut ainsi être considérée soit somme un sous-produit de la sélection des gènes sensitifs dans chaque environnement, soit somme une cible directe de la sélection.

Le large débat qu'a suscité cette question (Scheiner 1993b, Schlichting & Pigliucci 1993, Via 1993, Via *et al*. 1995) et les récentes études sur la biologie moléculaire de la plasticité phénotypique ont surtout mis en évidence l'importance de mieux comprendre les déterminismes moléculaires de la plasticité phéntotypique.

1.3. Les bases moléculaires de la plasticité phénotypique

Comme je l'ai expliqué précédemment, l'idée de l'existence de gène de plasticité phénotypique a été, et est toujours, sujet à controverses (voir Windig *et al*. 2004). Plusieurs définitions pour les gènes de plasticité phénotypique ont été données. Celle proposée par Pigliucci (1996, 2001) est la suivante : « regulatory loci that directly respond to a specific environmental stimulus by triggering a specific series of morphogenic changes ». Selon cette définition, les gènes de plasticité phénotypique peuvent être identifiés comme tous les gènes codant pour des récepteurs à l'environnement qui entraînent des réponses phénotypiques (par exemple par l'activation de cascades développementales *via* des hormones). Les exemples de ce type ne manquent pas dans la littérature : gènes codants pour des photorécepteurs, gènes bactériens entraînant la transcription d'opérons dans certains environnements… Ces gènes ne sont pas les seuls qui interviennent dans l'expression et l'évolution de la plasticité phénotypique dans la nature. Tout gène dont le produit affecte les phénotypes de façon différentielle dans les différents environnements contribue à la plasticité phénotypique (Pigliucci 1996a, 2001, Schlichting & Pigliucci 1998, Scheiner & Lyman 1989).

La plasticité phénotypique peut être considérée comme une suite d'étapes allant d'une condition environnementale particulière à un phénotype particulier. La chaîne commence par un indice environnemental, cet indice doit être détecté par un récepteur qui va générer un signal qui à son tour peut entraîner d'autres signaux. Ils seront ensuite transmis pour être lus et traduits au cours d'un processus qui aboutit au phénotype (Windig *et al*. 2004). Les études actuelles sur les mécanismes moléculaires de la plasticité phénotypique essayent de déterminer les mécanismes qui font le lien entre les variations des conditions environnementales et les changements dans le développement de l'organisme qui résultent en la production de différents phénotypes (Beldade *et al*. 2011).

Plusieurs exemples de mutants pour un seul gène entraînant une perte (perte de la sensibilité à l'hormone qui agit sur la morphologie de la bouche associé à la diète chez le mutant *daf-12* du nématode *Pristionchus pacificus,* Bento *et al*. 2010) ou un gain (sensibilité thermique de la coloration de la larve du mutant *black* de *Manduca sexta,* Suzuki & Nijhout 2006) de la sensibilité environnementale existent. Pigliucci (1996b) suggère que la plasticité phénotypique est généralement sous contrôle d'un seul ou de quelques gènes principaux mais Windig *et al*. (2004) suggèrent au contraire que plusieurs gènes interagissent pour produire

une réponse plastique à l'environnement. Quelle que soit la composition allélique ou génétique d'un organisme, les changements induits par l'environnement au cours du développement vont entraîner au final un changement de l'expression des gènes. L'exemple le plus connu de gènes dont l'expression dépend de l'environnement est celui codant pour les protéines heat-shock (Hsp). Leur expression est influencée par la température ou d'autres types de stress environnementaux afin de tamponner les perturbations au cours du développement et permettre la production de phénotypes (Takahashi *et al*. 2010). Les nouveaux outils moleculaires tels que les microarrays et le RNA-Seq permettent dorénavant d'avoir accès à l'ensemble du transcriptome (voir Aubin-Horth & Renn 2009) et des études de plus en plus nombreuses démontrent l'existence de différences dans l'expression des gènes entre différents environnements, par exemple, les différences dans l'expression de gènes de larves de *D. melanogaster* élevées à différentes températures qui sont corrélées avec le poids des adultes (Bochdanovits *et al*. 2003). Certaines de ces études révèlent que dans certains cas, jusqu'à 50% du génome peut avoir une expression variable en fonction de l'environnement (Snell-Rood *et al*. 2010).

Plusieurs mécanismes sont connus pour affecter l'expression des gènes. Le rôle des hormones endocrines et la méhylation de l'ADN sont parmi les plus étudiés (Beldade *et al*. 2011). Le rôle de la régulation hormonale a été démontrée dans la plupart des exemples de plasticité développementale (voir par exemple Nijhout 2003). Chez les insectes, l'hormone juvénile et l'ecdysone sont impliquées dans l'exemple bien connu de polyphénisme saisonnier chez le papillon *Bicyclus anynana* (Brakefield *et al*. 1998, Beldade & Brakefield 2002). La méthylation de l'ADN (mécanisme étudié en épigénétique[1]) joue un rôle important dans beaucoup de cas de variation phénotypique induite par l'environnement (Angers *et al*. 2010), notamment dans la détermination des castes chez les abeilles (Moczek & Snell-Rood 2008). D'autres phénomènes épigénétiques altérant la transcription existent (interférence par des petits ARN) ainsi que ceux qui agissent au niveau protéique (modifications post traductionnelles : ubiquitination et phosphorylation) (Gilbert 2005, Suzukii & Nijhout 2006). Ainsi, dans le contexte de la plasticité phénotypique, l'épigénétique reçoit une attention de plus en plus importante (Bossdorf *et al*. 2008, Richards 2008, Aubin-Horth & Renn 2009).

2. Les normes de réaction

2.1. Définitions

L'outil de recherche pour étudier la plasticité phénotypique est la norme de réaction qui est la fonction qui relie les environnements auxquels un génotype particulier peut être confronté et les phénotypes qui peuvent être produits par ce génotype (Woltereck 1909, Pigliucci 2001). Dans de nombreux cas, cette norme de réaction est représentée simplement par une droite caractérisée par sa pente et son ordonnée à l'origine. La plasticité phénotypique est une caractéristique de la norme de réaction, la **Figure 2** représente la distinction entre variation génétique de la valeur moyenne d'un trait, la plasticité et la variation génétique de la

[1] L'épigénétique regroupe l'ensemble des phénomènes de modification du patron d'expression des gènes sans modification de la séquence nucléotidique (tel que la méthylation des cytosines ou des protéines histones liées à l'ADN).

plasticité. D'un point de vue évolutif, les figures 2a et 2b correspondent à une population pour laquelle la valeur moyenne du caractère peut évoluer mais pas la plasticité phénotypique. Par contre la figure c représente une population pour laquelle la valeur moyenne du trait et la plasticité phénotypique peuvent évoluer. Dans le cas très simple de la **figure 2**, pour laquelle seulement deux environnements sont considérés, le degré de plasticité peut être estimé par la pente de la norme de réaction, mais nous verrons plus tard que la description de normes de réaction plus complexes s'avère plus difficile (chapitre 1).

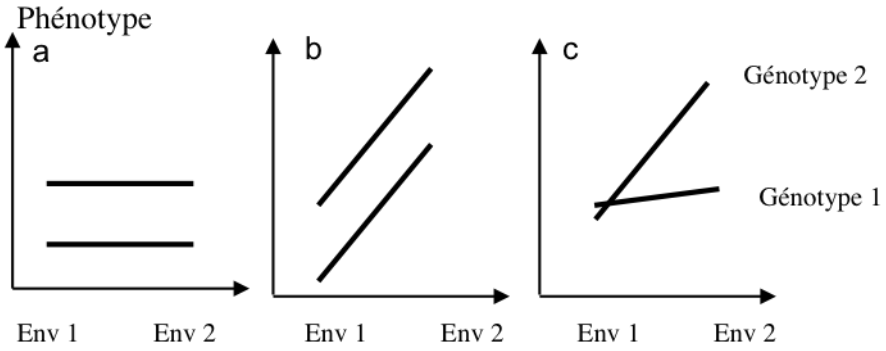

Figure 2– Indépendance des concepts de variation génétique (VG), plasticité phénotypique (PP) et variation génétique de la plasticité phénotypique (VPP). a) VG existe mais il n'y a pas de PP et de VPP. b) il existe de la VG et de la PP mais pas de VPP. c) VG, PP et VPP sont significatifs. (D'après Pigliucci 2001).

Les différentes composantes de la norme de réaction peuvent facilement être estimées par une ANOVA du type : $\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_E + \sigma^2_{G\times E} + \sigma^2_{err}$

où σ^2_P est la variance phénotypique totale ;

σ^2_G est la proportion de cette variance qui peut être attribuée aux différences entre génotypes. Ce terme sera significatif même si les normes de réactions sont horizontales (absence de plasticité) et parallèles entre elles (pas de variation de la plasticité phénotypique) (Figure 2a) ;

σ^2_E est la variance associée aux changements environnementaux. Ce terme sera significatif dès lors que les différents génotypes vont exprimer différents phénotypes dans les différents environnements, même si tous les génotypes réagissent de façon similaire (pas de variation de la plasticité phénotypique) (Figure 2b) ;

$\sigma^2_{G\times E}$ est le terme d'interaction qui est due au fait que les génotypes ne répondent pas tous de la même façon à l'environnement, ce terme est le plus important puisqu'il correspond à la quantification de la variation génétique de la plasticité phénotypique (Figure 2c);

et σ^2_{err} est la variance résiduelle qui inclut les erreurs expérimentales.

2.2. Modélisation des normes de réaction

Les deux types de modèles les plus utilisés pour étudier l'évolution de la plasticité phénotypique sont les modèles d'optimisation et les modèles de génétique quantitative (Scheiner 1993b).

Les modèles d'optimisation (Stearns & Koella 1986, Houston & McNamara 1992, Sasaki & de Jong 1999) : ces modèles ignorent les bases génétiques et recherchent la stratégie optimale maximisant la fitness. La grande force de ces modèles est de pouvoir donner des prédictions quantitatives sur l'évolution de la norme de réaction. Leur faiblesse est qu'ils ignorent les contraintes potentielles associées à l'architecture génétique sous jacente.

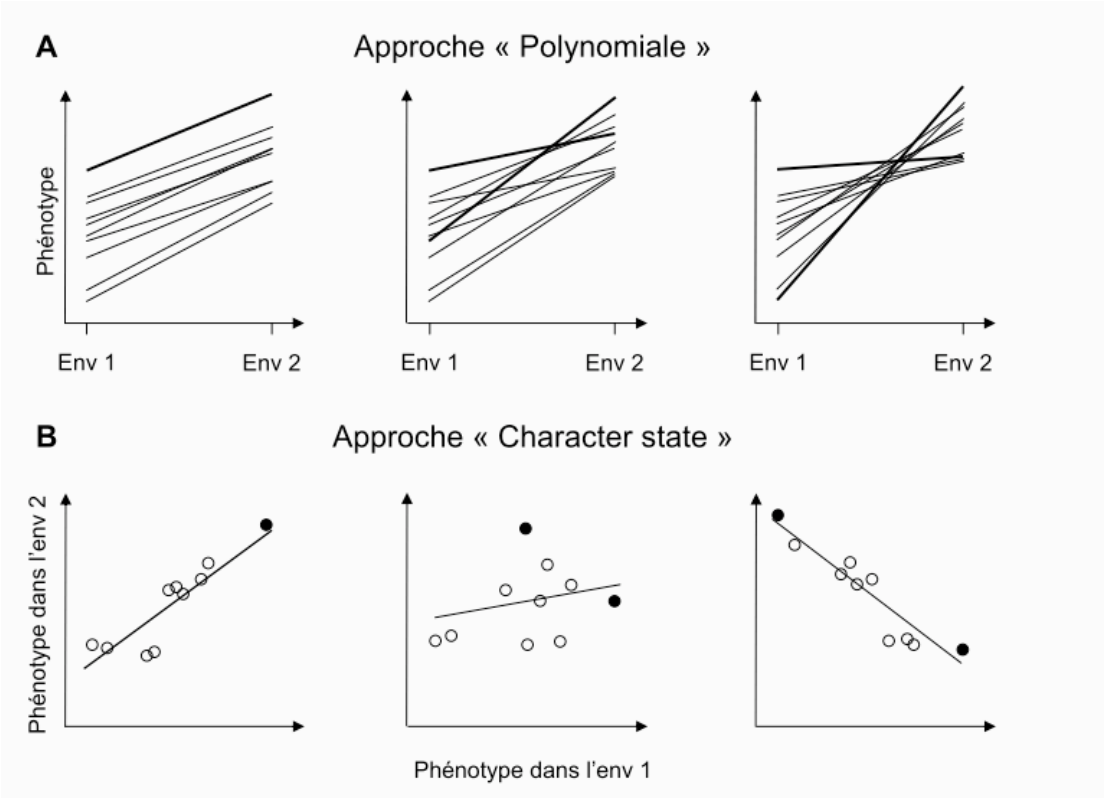

Figure 3 – Deux principaux modèles de génétique quantitative utilisés pour étudier les normes de réaction. On considère 10 génotypes dans deux environnements. Dans l'approche « polynomiale », la valeur phénotypique des génotypes est indiquée en fonction de la valeur de l'environnement alors que dans l'approche « character state », la valeur phénotypique d'un génotype dans un environnement est exprimée en fonction de sa valeur dans un autre environnement. Trois types d'interactions génotype-environnement sont représentés selon que les hiérarchies entre génotypes dans les deux environnements sont (i) globalement les mêmes, (ii) indépendantes, (iii) globalement inversées (trade-off environnemental). Les génotypes présentant un optimum dans au moins l'un des deux environnements sont figurés en gras. Figure tirée de Ris 2003.

Les modèles de génétique quantitative (Via & Lande 1985, 1987, van Tienderen 1991, Gomulkiewicz & Kirkpatrick 1992, Gavrilets & Scheiner 1993) : ces modèles incorporent les matrices de variance-covariance dans les prédictions sur l'évolution des normes de réaction dans différents environnements. Deux principaux types d'analyses ont été développés (**Figure 3**). Le premier type est basé sur une approche polynomiale (de Jong 1989, 1990, 1995, Gavrilets & Scheiner 1993ab, Van Tienderen & Koelewijn 1994) alors que le second utilise les covariances génétiques entre environnements (Falconer 1952, Via & Lande 1985, Via 1987). De nombreuses études théoriques ont démontré que d'un point de vue formel ces deux alternatives étaient équivalentes, et qu'en terme de modélisation les deux approches menaient aux mêmes conclusions (van Tienderen et Koelewijn 1994, de Jong 1995, 1999). L'approche

polynomiale est basée sur l'idée que le phénotype plastique peut être considéré comme une fonction de l'environnement, les normes de réaction étant décrites par les coefficients du polynôme. L'autre approche consiste à considérer l'expression du même trait à travers différents environnements comme étant différents traits reliés par un certain degré de corrélation génétique. Cette approche « character state » (Via 1984, 1987, Via & Lande 1985) repose sur les travaux classiques de génétique quantitative sur les variations induites par l'environnement d'un caractère sous sélection (Falconer 1952) qui a connu de nombreuses extensions (van Tienderen & Koekewijn 1994, de Jong 1995, Gomulkiewiecz & Kirkpatrick 1992). L'approche par le calcul de corrélation génétique entre environnements est plus adaptée quand l'environnement ou le phénotype est discret (de Jong 1995, Via et al. 1995) alors que l'approche polynomiale est plus utilisée pour les cas où les variations de l'environnement sont continues.

3. Les conditions qui favorisent la plasticité phénotypique

3.1. Contraintes et coûts

Si la plasticité phénotypique permet aux individus d'avoir une fitness élevée quel que soit l'environnement, alors on s'attend à ce que cette stratégie soit toujours favorisée par la sélection naturelle. Bien évidemment, aucun cas de plasticité absolue n'a jamais été observé dans la nature, ce qui suggère que la plasticité phénotypique est soumise à certaines contraintes, limitant son avantage sélectif.

Plusieurs types de contraintes au maintien de la plasticité adaptative ont été proposés. D'un point de vue théorique, on retrouve deux catégories : les coûts et les limites (DeWitt *et al*. 1998, van Kleunen & Fisher 2007, Valladares *et al*. 2007, Auld *et al*. 2009) (**Tableau 1**). Les coûts associés à la plasticité sont à l'origine de la différence de fitness entre un organisme plastique et un organisme non plastique exprimant la même valeur de trait dans un environnement donné. Les limites, quant à elles, correspondent à l'incapacité d'un organisme plastique à produire une valeur de trait aussi proche de l'optimum que le ferait un organisme non plastique (DeWitt *et al*. 1998, van Kleunen & Fisher 2007, Valladares *et al*. 2007, Auld *et al*. 2009). Ces coûts et limites peuvent être classés en fonction de leur origine (Tableau 1), mais cette classification reste théorique car il est quasiment impossible de mesurer séparément ces différents coûts et/ou de distinguer leurs conséquences sur l'évolution de la plasticité phénotypique.

Les deux coûts qui ont été les plus modélisés sont les coûts de maintenance et les coûts de production (van Tienderen 1991, Moran 1992, Padilla & Adolph 1996, Sultan & Spencer 2002, Ernande & Dieckmann 2004). Ces deux types de coûts vont avoir des répercussions importantes différentes sur l'évolution de la plasticité phénotypique car ils sont respectivement indépendants ou dépendants de l'environnement (DeWitt *et al*. 1998, Scheiner & Berrigan 1998, Auld *et al*. 2009). Les coûts de maintenance représentent les coûts que les individus plastiques doivent subir pour maintenir la machinerie moléculaire et physiologique nécessaire à la détection et à la réponse aux conditions environnementales, ils n'existent donc pas chez les individus canalisés et sont présents quel que soit l'environnement. A l'inverse,

les individus plastiques payent un coût de production uniquement au moment de la réponse à l'environnement. De nombreux modèles ont montré que les coûts de maintenance vont empêcher la mise en place d'une plasticité phénotypique optimale (Padilla & Aldolph 1996, Sultan & Spencer 2002, Ernande & Dickmann 2004). La combinaison des deux types de coûts n'a été incorporée que dans peu de modèles. Par exemple, Sultan & Spencer (2002), dans une extension du modèle de Moran (1992), ont démontré que les coûts de maintenance exerçaient une plus grande contrainte sur l'évolution de la plasticité phénotypique que les coûts de production. Il faut noter enfin que certains auteurs réfutent l'existence de coûts de production particuliers pour les individus plastiques (différents de ceux que mettrait en place un individu non plastique (Pigliucci 2001).

Tableau 1 – Classification des coûts et limites de la plasticité phénotypique d'après DeWitt 1998, Pigliucci 2001, Clobert & Sinervo 2010.

Coûts de la plasticité phénotypique	Limites de la plasticité phénotypique
Maintenance : Coûts énergétiques liés au maintien des mécanismes sensoriels et regulateurs **Production** : Coûts de production d'un phénotype plastique (relativement à ce que payerait un spécialiste produisant le même phénotype) **Acquisition de l'information** : Dépenses d'énergie pour analyser l'environnement, énergie/temps non utilisés pour d'autres activités **Instabilité développementale** : due à une plus grande susceptibilité aux imprécisions dans la production du phénotype chez les génotypes plastiques. **Génétique** : due aux effets délétères des gènes de plasticité phénotypique par déséquilibre de liaison, pleiotropie ou épistasie avec d'autres gènes.	**Fiabilité de l'information** : les indices environnementaux peuvent être non fiables ou changer trop rapidement **Temps de réponse** : délai entre la réception de l'indice et la production du phénotype adapté **Gamme développementale** : les génotypes plastiques pourraient être plus limités que les génotypes spécialisés pour produire des phénotypes adaptatifs extrêmes **Problèmes épiphénotypiques** : les structures phénotypiques rajoutées de façon secondaire au cours du développement pourraient être moins performantes que lorsqu'elles sont produites comme élément principal du développement

Les études empiriques sur les coûts de la plasticité phénotypique sont rares et les résultats contrastés. Auld *et al*. (2009) ont analysé les résultats de 24 études différentes réunissant 227 estimations de coûts de la plasticité réalisées dans deux environnements sur 20 espèces différentes. La majorité de ces études (62%) n'ont pas détecté de coûts significatifs à la plasticité phénotypique dans les deux environnements, 5% en ont détecté dans les deux environnements, 8% ont détecté un bénéfice dans un environnement et un coût dans l'autre, 4% ont observé un bénéfice dans les deux environnements et 21% présentent soit un coût, soit un bénéfice dans un des environnements. La majorité de ces études ne discernait pas les coûts de maintenance ou de production. Une des hypothèses pouvant expliquer les différences de coûts entre environnements est que dans certaines conditions (stressantes), les coûts à la plasticité pourraient être environnement spécifique (en limitant les ressources) mais cette hypothèse n'a reçu que peu de support empirique (Van Buskirk & Steiner 2009).

Une des raisons est que la quantification des coûts de la plasticité phénotypique nécessite idéalement la comparaison d'individus ayant le même phénotype dans un environnement donné mais différant de par leur plasticité. Les études ayant utilisées cette approche ont

obtenu des résultats mitigés : Nyugen *et al*. (1989) ne trouve pas de coût pour la réaction de *Escherichia coli* à la tetracycline alors que Krebs & Feder (1997) montre l'existence d'un coût au stress de chaleur chez *Drosophila*. Une autre méthode pour quantifier les coûts de la plasticité phénotypique a été développée par van Tienderen (1991) en utilisant les approches de génétique quantitative sur les études de sélection. Cette méthode qui a connu d'autres développements par la suite (DeWitt 1998, Scheiner & Berrigan 1998) consiste à réaliser une régression multiple de la fitness moyenne d'un génotype dans la condition environnementale considérée, en fonction d'une part de la valeur moyenne exprimée du trait et d'autre part de la plasticité moyenne du génotype. En incluant la valeur moyenne du trait, cette régression permet de distinguer le coût associé à une valeur de phénotype non optimale, du coût lié uniquement à la plasticité. Ce dernier est alors indiqué par une estimation négative du coefficient de régression partiel. Ainsi, un coût a pu être mis en évidence chez le gastéropode *Physa heterostropha* (DeWitt 1998), le crustacé *Daphnia pulex* (Scheiner & Berrigan 1998) et l'amphibien *Rana sylvatica* (Releya 2002) en réponse à la présence de prédateurs. Chez les végétaux, un coût à la réponse phénotypique à différentes conditions environnementales a également pu être mis en évidence (voir Van Kleunen & Fisher 2005). Les limites de cette approche sont qu'elle ne considère que deux environnements, et que si la plasticité phénotypique et la valeur du trait sont fortement corrélées, l'estimation du coût peut être très imprécise et biaisée (Auld *et al*. 2009).

Les études sur les coûts de la plasticité phénotypique constituent donc un domaine encore peu exploré à la fois au niveau théorique et empirique, ce qui devrait être un point central des futures recherches sur la plasticité phénotypique (Pigliucci 2005).

3.2. L'hétérogénéité environnementale

Une affirmation fréquemment rencontrée dans la littérature est que plasticité phénotypique et variabilité génétique sont deux solutions alternatives pour faire face à l'hétérogénéité environnementale (voir par exemple Price *et al*. 2003). Beaucoup de travaux sur l'évolution de la plasticité phénotypique ont ainsi porté sur l'identification des conditions écologiques et des contraintes qui favorisent ou au contraire, préviennent l'émergence évolutive de la plasticité phénotypique. De nombreuses études théoriques utilisant les approches de modélisation des normes de réaction décrites dans le paragraphe précédent ont ainsi cherché à prédire dans quelles conditions les stratégies plastiques doivent évoluer.

Il semble évident que dans un environnement parfaitement uniforme, un phénotype fixe sera favorisé même en l'absence de tout coût ou limite à la plasticité phénotypique (Pigliucci 1996b). Un des facteurs majeurs favorisant l'évolution de la plasticité phénotypique est donc la variabilité environnementale. Levins (1968) propose une distinction entre les types de variabilité environnementale spatiale rencontrée par les individus. Le grain de l'environnement est fin (« fine grain ») lorsqu'il varie à une échelle inférieure au rayon de dispersion de l'espèce, un même individu pourra ainsi expérimenter plusieurs conditions environnementales. Le grain est grossier (« coarse grain ») lorsqu'il varie à une échelle plus large que le rayon de dispersion des individus, les individus ne subiront alors qu'un environnement constant. La variabilité environnementale peut également s'exprimer au cours du temps. Bradshaw & Hardwick (1989) ont tenté d'étudier chez les plantes les conditions de

l'environnement qui conduiraient à l'évolution d'écotypes spécialisés ou de génotypes flexibles. Ils suggèrent que les écotypes spécialisés sont attendus quand les conditions environnementales changent puis restent relativement stables, alors qu'en cas de stress fréquents alternant avec des conditions « normales » on s'attendrait plutôt à l'évolution de génotypes plastiques. De façon générale, les études théoriques reposant sur des modèles d'optimisation s'accordent sur le fait que la plasticité phénotypique devrait être favorisée en cas de variabilité temporelle de l'environnement et de variabilité spatiale à petite échelle (Lively 1986, Lynch & Gabriel 1987, Gomulkiewicz & Kirkpatrick 1992, Moran 1992) alors qu'une hétérogénéité spatiale à plus large échelle devrait plutôt favoriser des spécialistes non plastiques (Hedrick 1986, Lively 1986, voir aussi Clobert & Sinervo 2010 pour d'autres références).

D'un point de vue empirique, la corrélation positive entre le degré de plasticité phénotypique et l'hétérogénéité environnementale a été vérifiée essentiellement chez les végétaux (Gianoli 2004, Griffith & Sultan 2006). Un exemple existe également chez *Rana temporaria* où la plasticité de la durée de développement des têtards est corrélée positivement à la variabilité spatiale du risque d'assèchement des sites de ponte (Lind & Johansson 2007). L'importance de l'hétérogénité environnementale sur la plasticité phénotypique se trouve au centre de la thèse de Vincent Foray (Chapitre 2).

3.3. Prédictabilité des variations environnementales

Outre l'hétérogénéité de l'environnement, un autre facteur important dans l'évolution de la plasticité phénotypique est sa prédictibilité (Lively 1986, Moran 1992, Getty 1996, de Jong 1999, Tufto 2000). L'imprédictibilité de la variabilité environnementale (notamment de type temporelle) défavorise la plasticité phénotypique. Cependant, un environnement stochastique (*i.e.* totalement imprévisible) n'est pas nécessairement incompatible avec la plasticité phénotypique, qui peut alors prendre la forme de « coin-flipping » adaptatif (Menu *et al.* 2000).

L'adéquation entre le phénotype exprimé et l'environnement rencontré doit également dépendre du délai de réponse du trait qui doit être le plus court possible (Padilla & Adolph 1996) et donc l'avantage de la plasticité va dépendre du type de trait considéré (avantage d'un trait comportemental par rapport à un trait morphologique).

3.4. Migration / dispersion

Très peu de modèles se sont intéressés aux effets de la structure des populations sur l'évolution de la plasticité phénotypique, la variabilité temporelle est généralement modélisée comme agissant au niveau d'une seule population et les populations sont supposées panmictiques. Quelques travaux ont toutefois considéré l'évolution des normes de réaction de sous-populations variant au niveau de leur phénotype optimum (Scheiner 1998, De Jong 1999, Tufto 2000) ou encore dans une seule population avec deux localités soumises à différents environnements et connectées par des migrations (Sultan & Spencer 2002). Ces études ont montré qu'un taux de migration élevée devrait favoriser la plasticité phénotypique mais seulement si les indices environnementaux sont fiables. Une méta-analyse sur les

animaux marins confirme cette prédiction en mettant en évidence une corrélation positive entre le taux de dispersion et le degré de plasticité phénotypique (Hollander 2008).

3.5. Mécanismes développementaux

Au niveau moléculaire, depuis quelques années, des études essayent de mettre en évidence des mécanismes spécifiques conférant de la robustesse ou au contraire de la plasticité au cours du développement (voir Beldade *et al*. 2011). Ainsi, la robustesse du développement devrait être favorisée par la redondance dans les cellules précurseurs (par exemple, Braendle & Felix 2008 sur le développement de la vulve chez *Caenorhabditis elegans*), dans l'activité des gènes « enhancers » (par exemple Frankel *et al*. 2010 sur le développement des trichomes larvaires chez *Drosophila*) et dans les micro ARNs (par exemple Brenner *et al*. 2010 sur *C elegans*), ainsi que dans des familles particulières de gènes comme les protéines heat shock (Takahashi *et al*. 2010). Au contraire, la modularité dans les réseaux développementaux favoriserait la plasticité phénotypique (Snell-Rood *et al*. 2010).

4. Réponses au changement climatique

La plasticité phénotypique, parce qu'elle est reconnue comme un moyen mis en place par les organismes pour se maintenir dans un environnement changeant (Chown *et al*. 2007, Berg *et al*. 2010, Richards *et al*. 2006, Davidson *et al*. 2011), a connu un regain d'intérêt ces dernières années, notamment dans le contexte du changement climatique et de l'installation d'espèces invasives.

4.1. La température : un facteur important chez les ectothermes

La température constitue le principal facteur de l'environnement responsable des climats et donc de la composition des communautés écologiques terrestres (Cossins & Bowler 1987). Ce facteur est particulièrement crucial pour les ectothermes, car l'absence de régulation thermique et souvent leur petite taille, les obligent à subir et à tolérer la température ambiante qui, en l'absence de comportements de thermorégulation, se répercute directement sur leur température corporelle (Huey & Kingsolver 2011). Ceci est particulièrement vrai pour les insectes qui, de par leur durée de développement généralement courte, vont avoir plusieurs générations au cours de la saison, chacune soumise à des conditions climatiques différentes.

Si l'on s'intéresse à la gamme de températures que peut supporter un individu et aux conditions thermiques les plus favorables, les courbes de performance thermique (*i.e*. les normes de réaction reliant la valeur de traits liés à la fitness, tels que la locomotion, l'assimilation, la croissance, le développement, la fécondité et la survie) aux conditions thermiques constituent des méthodes appropriées et largement utilisées (Huey & Stevenson, 1979). Ces courbes révèlent classiquement un effet biphasique de la température, où dans une première phase l'estimation de la performance augmente, puis dans une seconde phase décroît rapidement avec l'augmentation de la température, aboutissant à une courbe en « cloche » généralement asymétrique. Ces courbes de performance se sont avérées être un outil efficace pour comprendre l'évolution de la sensibilité thermique des ectothermes (chapitre 2) ainsi que les patrons de répartition spatiale des individus et l'impact des changements climatiques

(Deutsch *et al*. 2008).

4.2. Le réchauffement climatique

Le réchauffement climatique correspond à l'augmentation moyenne de la température à la surface de la terre et des océans depuis le milieu du XX^{ème} siècle. La température de surface a ainsi augmenté de 0,74°C et selon les projections, cette augmentation devrait atteindre 1,1 à 6,4°C au cours du XXI^{ème} siècle (IPCC 2007). Par ailleurs, une hausse *très probable* de la fréquence des températures extrêmement élevées, des vagues de chaleur et des épisodes de fortes précipitations sont également prévues. Face à ces changements environnementaux, une question majeure est de mieux connaître les mécanismes de réponse que les espèces vont mettre en place. Les populations naturelles peuvent ainsi changer leur aire de répartition en colonisant ou abandonnant des habitats qui sont devenus favorables ou défavorables (voir par exemple Parmesan & Yohe 2003, Root *et al*. 2003, Chen *et al*. 2011) ; d'autres espèces peuvent répondre à ces changements notamment en modifiant la phénologie de leur cycle de vie au cours de l'année (voir par exemple Thackeray *et al*. 2010). Classiquement, deux types de réponse sont formulées dans la littérature : soit une modification de la composition génétique de la population, les génotypes les plus performants, spécialisés dans un milieu donné, seront retenus par la sélection naturelle (Hoffmann & Sgrò 2011); soit une adaptation au milieu par plasticité phénotypique, que ce soit à l'échelle des individus (par exemple des modifications comportementales) ou au niveau de la descendance (plasticité développementale). Une combinaison de ces deux réponses est possible et même probable (Davis & Shaw 2001, Ghalambor *et al*. 2007). L'importance relative de ces trois différents scénarios va dépendre de différents facteurs : l'importance du changement environnemental et l'échelle de temps considérée, les traits d'histoire de vie des organismes, la disponibilité en habitats alternatifs et la capacité de dispersion de l'espèce (voir Gienapp *et al*. 2008).

Beaucoup d'études sur les réponses aux changements climatiques sont uniquement phénotypiques et ne font pas la distinction entre plasticité phénotypique et réponses génétiques. Même si des exemples récents de la littérature montrent qu'une réponse adaptative génétique rapide (en quelques générations) peut être mise en place (Bradshaw et Holzapfel 2008, Huey *et al*. 2000, Balanya *et al*. 2006, voir Gienapp et al 2008 et Hoffmann & Sgrò 2011 pour d'autres références). La plasticité phénotypique, en permettant aux espèces de réagir dans une échelle de temps très courte (intra-génération), peut jouer un rôle important pour la survie des populations exposées à des changements rapides de l'environnement.

Il a été suggéré que la plasticité phénotypique adaptative confère une plus grande tolérance aux changements de conditions (Ghalambor *et al*. 2007), soit en permettant aux espèces de tolérer un nouvel environnement et de persister suffisamment longtemps pour permettre l'adaptation (Pigliucci 2001), soit directement en facilitant l'évolution par assimilation génétique (Waddington 1953, West-Eberhard 2005)

4.3. La plasticité phénotypique permet de supporter les variations environnementales

L'importance de la plasticité phénotypique comme mécanisme d'adaptation aux changements environnementaux a fait l'objet de nombreux articles ces dernières années, notamment dans le domaine de la biologie de l'invasion. L'idée qu'une plus forte plasticité phénotypique contribue au succès de l'invasion a été proposée par Baker (1965) et a été montrée dans certains cas (Daehler 2003 chez les plantes, Trussel & Smith 2000 chez un mollusque *Littorina obtusata*) mais pas dans d'autres (Chown *et al*. 2007). Les espèces invasives sont supposées être plus plastiques que les espèces non invasives, et les populations dans l'aire de colonisation de l'espèce invasive devraient avoir évolué vers une plus grande plasticité phénotypique que les populations dans l'aire d'origine. En effet, en augmentant la taille de la niche écologique, la plasticité phénotypique devrait permettre d'exprimer un phénotype avantageux dans une plus large gamme d'environnement (Bradshaw 1965, Sultan 2001, Donohue *et al*. 2000). Richards *et al*. (2006) proposent deux principaux scénarios qui décrivent comment une norme de réaction peut contribuer au succès de l'invasion : 1) la situation « Jack-of-all-trades » dans laquelle la plasticité phénotypique de traits morphologiques ou physiologiques permet à l'envahisseur de maintenir sa fitness dans une variété d'environnements, 2) la situation « Master-of-some » dans laquelle la plasticité phénotypique de traits morphologiques ou physiologiques permet à l'envahisseur de profiter d'environnements favorables. Un troisième scénario « Jack-and-master » permet à l'envahisseur de combiner ces deux scénarios. Les études dans ce domaine concernent essentiellement les plantes, Davidson *et al*. (2011) ont démontré par une méta-analyse sur 75 couples d'espèces invasives et non invasives de plantes que les espèces invasives sont pratiquement toujours plus plastiques (indépendamment de leur proximité phylogénétique) dans leur réponse à une grande disponibilité en ressource (situation « Master-of-some »). Cependant, les espèces non invasives maintiennent une plus grande homéostasie de leur fitness en réponse à une disponibilité en ressource faible ou intermédiaire (situation « Jack-of-all-trades »).

4.4. La plasticité phénotypique comme agent d'évolution

L'idée néo-darwinienne traditionnellement admise dans les processus d'adaptation est que l'adaptation résulte de l'accumulation graduelle et de la fixation de mutations qui vont modifier l'expression phénotypique dans une direction favorisée par la sélection naturelle. Ainsi la variation génétique est représentée comme étant dans un contexte d'équilibre entre mutation et sélection, les conditions environnementales déterminant la nature et la direction de la sélection.

Ces dernières années, de nombreux articles ont porté leur attention vers une nouvelle approche de l'adaptation qui se fonde davantage sur l'importance du développement et de l'environnement que sur la suprématie des gènes (West-Eberhard 2003). Dans les années 1940, Waddington a introduit le concept d'assimilation génétique (Baldwin 1896, Waddington 1942, Schmalhausen 1949): lorsqu'on soumet brièvement des larves de drosophiles à une forte chaleur, on observe parmi les adultes des individus avec des ailes

déformées. Après croisement et sélection, on obtient après un certain nombre de générations des mouches aux ailes déformées même en l'absence du traitement thermique. Ce phénomène est interprété comme le résultat de la sélection d'allèles affectant la morphologie de l'aile jusqu'à un seuil où leurs effets cumulés font qu'il n'est plus nécessaire d'induire le stress de chaleur pour obtenir la déformation des ailes : le phénotype a été fixé (assimilé) génétiquement. Ce phénomène n'est rendu possible que par l'existence dès le départ d'une variation génétique non exprimée dans les conditions environnementales « normales ». Au cours de leur développement, les organismes ont développé divers mécanismes (régulation feedback, voies de développement dupliquées ou redondantes..) visant à tamponner ou canaliser les effets des perturbations environnementales mais également des perturbations génétiques dues à des mutations (Wagner *et al*. 1997). La canalisation va donc permettre l'accumulation d'une variation génétique cryptique et le maintien dans les populations d'une variation génétique neutre voire délétère dans certains environnements. Grâce à ce mécanisme, l'évolution rapide d'un nouveau phénotype devient possible lorsque les effets phénotypiques de cette variation génétique accumulée peuvent s'exprimer lors d'un changement de l'environnement.

Dans ce contexte, la plasticité phénotypique peut faciliter ou même accélérer le processus d'évolution (Pigliucci & Murren 2003, West-Eberhard 2003, Schlichting 2004, Pigliucci *et al*. 2006). La vitesse d'adaptation à un nouvel environnement va dépendre à la fois du phénotype produit par plasticité phénotypique dans ce nouvel environnement, et du type d'environnement. Si ce phénotype est proche de l'optimum, alors la population sera soumise à une sélection stabilisante qui n'aura pas d'impact sur la différentiation génétique entre populations (sauf si le coût à la plasticité phénotypique est important) (Price *et al*. 2003). Dans ce cas, la plasticité phénotypique est un frein à l'adaptation des populations. Au contraire si le phénotype produit par plasticité phénotypique est assez loin du phénotype optimal (en dessous du pic adaptatif) alors la population sera soumise à une sélection directionnelle vers les phénotypes extrêmes, et l'adaptation sera facilitée (Ghalambor *et al*. 2007). Une condition particulière existe lorsque le nouvel environnement se trouve en dehors de la gamme d'environnement généralement rencontrée par la population (environnement stressant). Dans ce cas, la capacité des organismes à canaliser les processus physiologiques et développementaux constitue la meilleure solution pour survivre dans cet environnement. La plasticité phénotypique est ainsi une solution non adaptative (le phénotype induit par le nouvel environnement conduit à une fitness en moyenne réduite par rapport au phénotype ancestral) et la canalisation devient la meilleure stratégie. Si le nouvel environnement est particulièrement stressant, les mécanismes permettant de tamponner l'effet de l'environnement peuvent être insuffisants et conduire à l'augmentation de la variance phénotypique et à la production de nouveaux variants. Ce type de plasticité phénotypique induit par des conditions environnementales stressantes est supposé révéler de la variation génétique cryptique. Si certains de ces variants phénotypiques parviennent à survivre et à se reproduire, permettant ainsi à la sélection directionnelle d'agir, alors ce mécanisme va permettre une adaptation rapide. L'exemple généralement cité et bien documenté concerne les heat shock proteins, et plus particulièrement Hsp90 (Rutherford & Lindquist 1998, Rutherford 2003). Ces protéines sont une classe de protéines chaperonnes, initialement découvertes en

raison de leur inductibilité par la chaleur et ayant un rôle crucial dans la protection, le maintien et la régulation des fonctions des protéines auxquelles elles sont associées. Le rôle de Hsp90 pour tamponner les effets de l'environnement a été démontré chez *Drosophila* (Rutherford & Lindquist 1998) et *Arabidopsis* (Queitsch *et al*. 2002), une diminution de l'expression de Hsp90 conduit à l'augmentation de variations phénotypiques due à l'expression de différences génétiques cryptiques.

5. Plan

Au cours de cette introduction, j'ai voulu présenter un état de l'art assez général sur la plasticité phénotypique. Nous avons donc vu que la plasticité phénotypique pouvait être considérée à la fois comme un caractère quantitatif soumis à la sélection et pouvant évoluer, et comme un processus développemental agissant sur l'évolution. Dans les chapitres suivants je vais essayer de synthétiser les apports de mes travaux de recherche sur l'étude de la plasticité phénotypique dans le contexte écologique de la réponse des insectes à la température.

Le premier chapitre sera centré sur l'analyse des normes de réaction en environnement constant et visera à répondre aux questions suivantes : Comment analyser les formes des normes de réaction non linéaires ? Ces normes de réaction présentent-elles une variabilité génétique ? Comment ces normes vont elles évoluer entre populations et entre espèces ? Ces comparaisons permettent-elles d'apporter des arguments en faveur d'une plasticité phénotypique adaptative ?

Dans les chapitres 2 et 3, nous complexifierons l'environnement à la fois en rajoutant des fluctuations thermiques et en combinant des facteurs environnementaux (la température et l'espèce hôte) afin de tester comment cette variabilité et cette complexité environnementale vont agir sur la forme des normes de réaction. Dans ces deux chapitres, nous nous interesserons également à l'importance de la plasticité phénotypique comme mécanisme permettant la coexistence d'espèces et comme mécanisme de réponse aux perturbations de l'environnement.

Plusieurs options s'offraient à moi quant au plan de ce document. Pour une plus grande facilité de compréhension, j'ai choisi de faire trois grandes parties qui correspondent aux trois modèles biologiques que j'ai utilisés plutôt qu'un découpage selon les grandes questions. En effet, ce plan présente l'avantage de ne pas avoir à représenter le modèle à chaque fois. De plus, bien souvent le type de questions abordées dépend du modèle biologique et lorsqu'une même question est abordée plusieurs fois, la manière de le faire diffère en fonction du modèle. Enfin, ce découpage a également une valeur chronologique puisqu'il correspond plus ou moins aux grandes étapes de ma carrière.

Je présenterai donc dans une première partie quelques résultats obtenus en utilisant la drosophile comme modèle biologique. Comme je le préciserai dans cette partie, la drosophile est un modèle qui permet de faire de nombreuses mesures sur un grand nombre d'individus, la facilité d'élevage se prête parfaitement à des études génétiques. Toutes les expériences concernant cette partie ont été réalisées durant mes années « Gifoise », en thèse ou à mon

retour de post-doc. Les études se sont focalisées sur la description de normes de réaction non linéaires et sur une approche comparative entre espèces et entre populations de différents traits morphométriques. Ce chapitre abordera aussi différents aspects qui seront repris ensuite tels que l'impact de la variabilité environnementale sur la plasticité phénotypique et le réalisme des études en environnement constant, et le problème plus spécifique de la tolérance aux stress.

La deuxième partie portera sur un hyménoptère parasitoïde de lépidoptère, *Venturia canescens*. Cette partie correspond au travail de thèse de Vincent Foray que j'ai co-encadré avec Emmanuel Desouhant. Ce modèle biologique qui présente l'originalité d'avoir deux systèmes de reproduction, chacun présents dans des habitats très contrastés, permet d'aborder le rôle de la plasticité phénotypique dans la coexistence d'espèces. Dans ce cadre écologique, nous complexifierons notre approche de la plasticité phénotypique en introduisant de l'hétérogénéité environnementale.

Enfin, la troisième partie va concerner l'impact du réchauffement climatique sur la communauté des parasitoïdes de drosophiles frugivores sur laquelle je travaille depuis mon arrivée à Lyon, et qui inclus le travail de thèse d'Emilie Delava que je co-encadre avec Frédéric Fleury. Une nouvelle complexification sera ainsi introduite par l'utilisation d'un niveau trophique supplémentaire et par l'étude de l'effet de la température à l'échelle d'une communauté d'espèces.

Après une discussion de quelques points clés développés dans ces différentes parties et de l'intérêt des différents modèles biologiques utilisés pour répondre aux grandes questions soulevées, je finirai en présentant le projet sur lequel je compte consacrer beaucoup d'énergie dans les années à venir et qui concerne l'invasion récente d'une nouvelle espèce de drosophile assez particulière, *Drosophila suzukii*.

Chapitre 1 - Plasticité phénotypique et adaptation à la température chez Drosophila

Ce chapitre traite de l'étude de la plasticité phénotypique de caractères morphométriques chez les drosophiles (**Figure 4**). Comme nous allons le voir ce modèle biologique est parfaitement adapté à des études de génétique quantitative du fait de la facilité et de la rapidité d'élevage (temps de génération de 9 jours à 25°C). Cette possibilité d'avoir de nombreux individus en peu de temps permet de réaliser des études sur les formes de normes de réaction couvrant de façon la plus exhaustive possible toute la gamme d'environnement.

Figure 4 – Photo montrant la plasticité phénotypique chez deux femelles de *D. melanogaster* élevées à 30°C (en haut) et à 20°C (en bas). Noter la taille de l'aile plus grande et la pigmentation plus foncée lorsque le développement a lieu à plus basse température

1. Méthodes d'études

1.1. Effets de la température de développement

Drosophila melanogaster est une espèce cosmopolite commensale de l'homme et sa large gamme de répartition s'accompagne de variations génétiques pour une grande diversité de traits, qui dans la plupart des cas varient progressivement avec la latitude (David & Capy 1988), suggérant une grande importance du climat local et particulièrement de la température comme facteur sélectif. Les clines de latitude ont été mis en évidence pour de nombreux caractères morphologiques (poids, taille de l'aile et du thorax, nombre d'ovarioles, nombre de soies abdominales et sternopleurales, pigmentation thoracique) (Capy *et al*. 1993, **Gibert *et al.* 2004a**) et aussi pour des traits directement reliés à la fitness (viabilité, taux de développement, capacité compétitive larvaire, production d'œufs) (voir **David *et al.* 2004**) et la tolérance aux stress (chaleur, froid, sécheresse, faim) (Davidson 1990, Guerra *et al*. 1997, **Karan *et al.* 1998**, Hoffmann *et al*. 2002).

Chez la drosophile, les effets de la température sur le développement sont connus avec précision uniquement chez *D. melanogaster* (**Figure 5**). Un développement complet de l'œuf à l'adulte est possible entre 11 et 32°C mais nous verrons que l'utilisation de fluctuations thermiques au cours du développement peut avoir une grande importance sur le développement des individus. Les mâles sont stériles lorsque le développement a lieu à 12 ou 30°C du fait d'une absence de production de spermatozoïdes mobiles. Ce phénomène est réversible après retour à une température moyenne. Chez *D. simulans*, espèce sœur de *D. melanogaster*, les mâles sont stériles à 28°C mais encore fertiles à 12°C. Les mâles de *D. simulans* stérilisés par une température basse, lorsqu'ils sont replacés à température ambiante, récupèrent plus rapidement que les mâles de *D. melanogaster* (**Chakir *et al.* 2002**). D'autres espèces de drosophiles présentent des gammes de températures différentes liées à leur écologie et à leur distribution géographique. Par exemple, *D. subobscura*, espèce adaptée au froid se développe entre 5 et 26°C (**Moreteau *et al.* 1997**), alors que *D. ananassae* espèce tropicale a une gamme thermique comprise entre 16 et 31°C (David & Tsacas 1981).

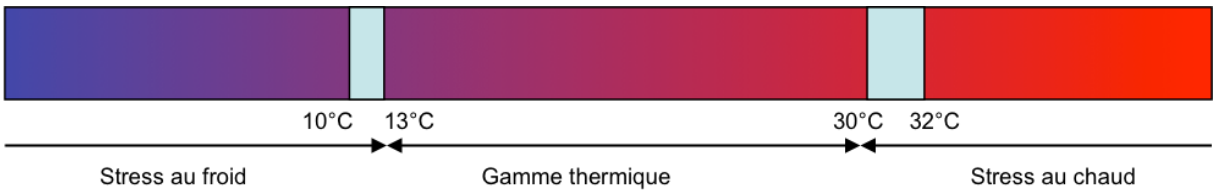

Figure 5 - Effets de la température au cours du développement de *D. melanogaster*. Le développement complet de l'œuf à l'adulte est possible entre 12 et 32°C mais à cause de la stérilité des mâles (zones bleu clair), l'élevage sur plusieurs générations n'est possible qu'entre 13 et 29°C. (D'après **David *et al.* 1997**).

1.2. Description de normes de réaction complexes

Une des particularités de nos études sur les normes de réaction des drosophiles en fonction de la température de développement est que nous avons couvert de la façon la plus exhaustive possible la gamme des températures compatibles avec un développement complet des insectes. Ainsi, la plupart des études ont été réalisées en utilisant sept températures allant de 12 à 31°C. Cette approche nous a ainsi permis de connaître de façon précise la forme des normes de réaction. Dans la plupart des études sur la plasticité phénotypique, l'expression phénotypique n'est mesurée que dans deux environnements, la norme de réaction obtenue, linéaire, peut ainsi facilement être décrite par une droite dont la pente donne une estimation de la plasticité phénotypique. Lorsque plusieurs conditions environnementales sont considérées, par exemple un gradient de température, alors les normes de réaction peuvent avoir des formes variées qu'il est beaucoup plus difficile de décrire. Comme je l'ai présenté dans l'introduction, une des façons de modéliser les normes de réaction consiste à utiliser une approche polynomiale (Gavrilets et Scheiner 1993a). Les courbes non linéaires appartiennent à deux grandes familles : des courbes présentant un maximum ou un minimum (e.g. la taille de l'aile, du thorax, le nombre de soies, le nombre d'ovarioles) et les courbes monotones croissantes ou décroissantes d'allure sigmoïde (par ex. le rapport aile/thorax, la pigmentation

abdominale). Dans le cas d'une norme convexe (ou concave), une fonction quadratique a été utilisée et dans le cas d'une norme sigmoïde, une fonction cubique ou logistique est requise.

Cette méthode présente toutefois quelques inconvénients. D'une part, les coefficients polynomiaux ne sont pas de bons descripteurs des normes de réaction (**David *et al.* 1997**, **2004a**) car ils sont extrêmement variables entre lignées et très corrélés entre eux de sorte que les informations qu'ils apportent ne sont pas indépendantes. D'autre part, leur signification biologique n'est pas évidente et il s'est donc avéré préférable de caractériser les normes de réaction en utilisant d'autres valeurs dont le choix a été dicté par la forme des courbes de réponse. Ainsi, une norme concave ou convexe a été caractérisée par les coordonnées du minimum (ou maximum) et un paramètre de courbure ; une norme sigmoïde par les coordonnées du point d'inflexion et la valeur de la pente à ce point.

La pertinence de cette méthode d'étude a été mise à l'épreuve pour l'ensemble de nos données, elle a permis de réaliser des comparaisons de normes de réaction entre populations et espèces.

1.3. Variabilité génétique intra-populationelle et répétabilité génétique des normes de réaction

L'utilisation des lignées isofemelles fondées à partir de femelles collectées dans la nature est un outil classique pour étudier l'architecture génétique des populations naturelles de *Drosophila*. La stabilité génétique des lignées isofemelles a pu être mise en évidence chez *D. melanogaster* pour deux traits phénotypiques, la pigmentation corporelle et la taille de l'aile. Pour ces deux caractères, la corrélation entre les moyennes des lignées au cours des générations successives (répétabilité génétique mesurée sur 9 générations à 25°C) est très forte, démontrant qu'une fois établies, les variations observées entre lignées sont réellement héritable (**Gibert *et al.* 1998a**). La méthode des lignées isofemelles permet l'analyse de la variabilité génétique de caractères quantitatifs *via* notamment le calcul d'un coefficient de corrélation intraclasse qui permet une estimation de l'héritabilité (Hoffmann & Parsons 1988, Falconer 1989). De plus, la corrélation entre les moyennes des lignées est un bon estimateur de la corrélation génétique (Via 1984, **Gibert *et al.* 1998c**), il est donc possible d'estimer les corrélations génétiques entre traits mesurés sur des individus différents, par exemple entre environnements, générations (**Gibert *et al.* 2004b**) ou sexes (**Gibert *et al.* 2009**).

Cette méthode est également particulièrement appropriée pour l'analyse des normes de réaction. En effet, par définition, l'étude de la plasticité phénotypique nécessite de réaliser les mesures sur de nombreux individus génétiquement identiques. Les clones sont facilement disponibles chez les plantes mais pas chez les animaux. Pour les populations naturelles de drosophiles, la technique des lignées isofemelles est un substitut pratique : les individus de la même lignée sont génétiquement plus semblables qu'entre lignées. Les descendants d'une lignée donnée peuvent être soumis à un gradient environnemental et ainsi la norme de réaction peut être obtenue (**David *et al.* 2004a**). Les différentes lignées d'une même population vont présenter des normes légèrement différentes (interaction génotype × environnement significative) démontrant la variabilité génétique de la plasticité phénotypique.

Grâce à la technique des lignées isofemelles, nous avons aussi pu analyser la répétabilité génétique (corrélation entre la moyenne des lignées) de la forme des normes de réaction pour un caractère, la pigmentation corporelle, qui présente l'intérêt d'être rapidement mesurable sur beaucoup d'individus. Nous avons réalisé cette étude pour des femelles de *D. melanogaster* provenant de deux populations différentes (une population tempérée et une population tropicale) sur deux générations successives (**Gibert *et al.* 2004b**). Au total, 20 lignées isofemelles ont été utilisées pour chaque population, chaque génération et chaque température de développement (7 températures), soit un total de 5600 individus mesurés. L'étude des corrélations génétiques entre les valeurs moyennes des lignées au cours des deux générations successives a confirmé la forte répétabilité génétique de ce caractère au cours des générations suggérant que les différences phénotypiques entre lignées ont une base génétique. Cependant la répétabilité des paramètres permettant de décrire les formes des normes de réactions donnent des résultats beaucoup plus complexes et globalement des valeurs de corrélations inférieures à celles obtenues avec les moyennes des lignées, suggérant peut être une faible héritabilité de ces paramètres.

2. Variabilité inter populationnelle et inter spécifique des normes de réaction

2.1. Variabilité des normes de réaction entre populations

Une façon d'étudier la signification adaptative d'un caractère consiste à réaliser des comparaisons entre populations et entre espèces (Endler 1986). On peut ainsi tester si les différences entre caractères correspondent à celles attendues pour des populations localement adaptées aux conditions environnementales. J'ai ainsi réalisé en collaboration avec Jean David et Brigitte Moréteau à Gif sur Yvette, de nombreuses comparaisons de normes de réaction entre populations de *D. melanogaster* pour différents caractères. Je ne mentionnerai que quelques exemples concernant deux caractères différents : la pigmentation corporelle qui montre une norme de réaction de forme sigmoïde et trois caractères montrant une norme de réaction de forme convexe : la taille de l'aile, du thorax et le nombre d'ovarioles

La pigmentation corporelle chez les animaux est un caractère connu pour son importante variabilité résultant soit de plasticité phénotypique soit de poymorphisme génétique. Chez beaucoup d'insectes, des individus plus sombres sont observés aux basses températures suggérant un rôle de la pigmentation dans la thermorégulation (Watt 1969, David *et al*. 1985, 1990 ; Capy *et al*. 1988, Kingsolver & Wiernasz 1991, Goulson 1994 ; Monteiro *et al*. 1994 ; Brakefield *et al*. 1996 ; de Jong *et al*. 1996 ; **Gibert *et al.* 1996, 1998b** ; Ottenheim *et al*. 1996 ; Holloway *et al*. 1997, **Munjal *et al.* 1997**). Chez *D. melanogaster*, la variation phénotypique de la pigmentation corporelle peut être mesurée sur le thorax (un patron noir en forme de trident) (David *et al*. 1985) et sur les tergites des derniers segments abdominaux des femelles (*D. melanogaster* tire son nom de l'extrémité noire de l'abdomen des mâles) (David *et al*. 1990). Des variations génétiques de pigmentation entre populations géographiques (clines latitudinaux) ont été mises en évidence surtout pour la pigmentation thoracique dans différentes régions du monde (David *et al*. 1985 ; **Munjal *et al.* 1997).** Des populations plus

sombres génétiquement sont observées aux latitudes les plus élevées (c'est à dire les régions les plus froides). L'interprétation adaptative d'un tel patron est l'hypothèse du bilan thermique : être sombre permet une meilleure absorption des radiations solaires.

Lorsque l'on compare les normes de réaction de la pigmentation entre populations de *D. melanogaster*, les résultats sont en accord avec les clines latitudinaux et l'hypothèse du bilan thermique. Les populations provenant du nord de l'Inde, soumises à un hiver doux et un été sec et aride **(Gibert *et al.* 1998b)** sont significativement plus claires que les populations françaises soumises à un climat tempéré. Cependant, ces différences ne sont significatives qu'à haute température (au-dessus de 21°C). À une échelle plus fine, la comparaison des normes de réaction pour ce même caractère entre deux localités françaises, Bordeaux et Lyon (**Gibert *et al.* 1996, David *et al.* 1997**) (Lyon ayant un climat continental caractérisé par des hivers et des printemps plus froids que Bordeaux) montre que la pigmentation est plus sombre à Lyon mais, dans ce cas, les différences ne sont significatives qu'aux basses températures (**Figure 6**).

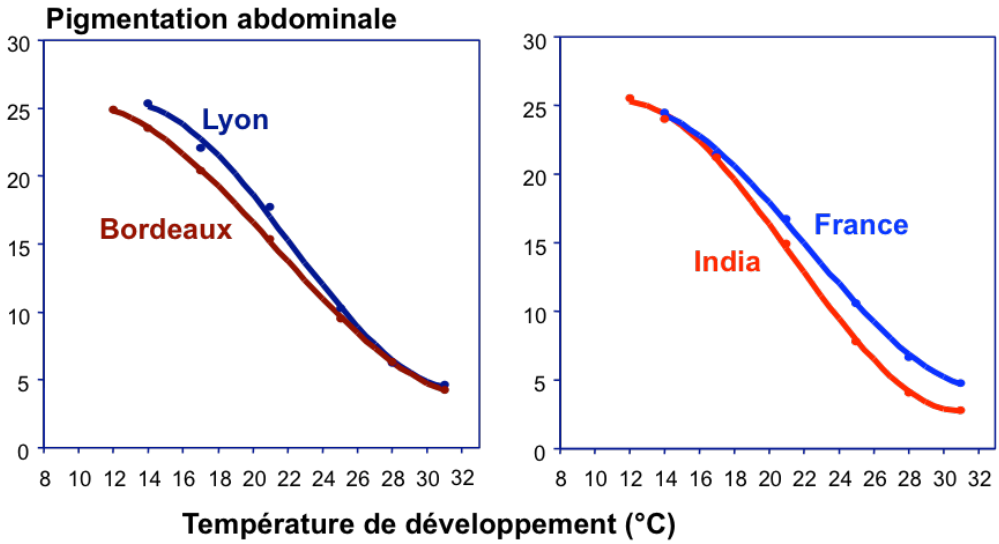

Figure 6 – Normes de réaction de la pigmentation abdominale (somme des valeurs de pigmentation mesurées sur les tergites abdominaux 5, 6 et 7) des femelles de *D. melanogaster* provenant de différentes populations en fonction de la température de développement. Pour chaque population, 10 lignées isofemelles ont été utilisées et 10 femelles ont été mesurées pour chaque lignée et chaque température (soit 100 femelles par population et par température). D'après **Gibert et al. 1996, 1998b.**

D'après ces résultats, le scénario qui peut être proposé est le suivant : puisque la température mensuelle moyenne en France dépasse rarement 20°C, la sélection contre un échauffement (favorisant une pigmentation claire) n'est importante que pendant les quelques jours chauds de l'été pendant lesquelles les individus peuvent assez facilement adapter leur comportement d'évitement des heures les plus chaudes de la journée. Les phénotypes noirs au contraire seront soumis à une plus forte pression de sélection car un corps plus chaud dans un environnement froid est susceptible d'augmenter les composantes de la fitness telles que la locomotion et l'activité de vol, la recherche de nourriture et la production d'œufs. Le parallélisme des résultats obtenus pour les variations de pigmentation entre variations

génétiques géographiques et variations plastiques (une pigmentation plus sombre dans les conditions les plus froides) est un argument puissant en faveur d'une signification adaptative des changements de pigmentation. Le résultat à souligner dans ces deux études est l'existence d'une adaptation locale de la pigmentation corporelle réalisée par une modification de la forme des normes de réaction et non pas par une simple translation verticale. On observe donc une adaptation locale de la norme de réaction.

Le deuxième exemple concerne la comparaison de normes de réaction entre populations tropicales (2 populations du Congo : Loua et Kronenbourg) et tempérée (1 population française de Bordeaux) de *D. melanogaster*, pour deux caractères liés à la taille (taille de l'aile et du thorax) (**Haerty *et al.* 2003**), et un caractère lié à la fécondité (le nombre d'ovarioles) (Delpuech *et al*. 1995). La taille est certainement le caractère morphométrique le plus étudié dans la littérature quel que soit le taxon, certainement en partie parce que c'est un caractère facile à mesurer mais aussi du fait de son importance pour la fitness des individus. Il a été montré depuis longtemps que chez les ectothermes, les adultes sont plus grands quand ils se sont développés dans un environnement plus froid (« Temperature-size rule » Atkinson 1994). Des variations génétiques existent également entre populations, semblables à celles qui sont observées chez les homéothermes, et connues sous le nom de « Bergmann's rule ». Chez les drosophiles, des clines de latitude de la taille ont été trouvées chez toutes les espèces pour lesquelles ils ont été recherchés (voir David *et al*. 2006). Dans tous les cas, les individus sont plus grands aux latitudes plus élevées (aux températures moyennes plus basses) même si la signification adaptative de ces différences n'est pas encore clairement comprise (Partridge & Coyne 1997, Angilletta 2009). Le nombre d'ovarioles est un estimateur de la taille des ovaires et est directement lié à la production d'œufs, et par conséquent, à la fertilité et à la fitness (Boulétreau-Merle *et al*. 1982).

Tableau 2 - Valeurs moyennes (± es) des coordonnées du phénotype maximum estimées à partir de l'ajustement polynomial d'une dizaine de lignées isofemelles par population. TMV : température de la valeur maximale en °C. MV : valeur du maximum en mm × 100 pour la taille et en nombre pour les ovarioles. Les résultats d'un test de Sheffé calculé pour chaque caractère afin de comparer les populations sont également donnés. (D'après **Haerty *et al.* 2003** et Delpuech *et al.* 1995).

		Bordeaux	Loua	Kronenbourg
MV	Thorax	111,9±0,38 (a)	105,9±0,49 (b)	104,7±0,24 (b)
	Aile	300,5±2,26 (a)	274,1±1,18 (c)	281,6±1,64 (b)
	Ovarioles	48,4±0,81 (a)	36,9±0,66 (b)	37,8±0,98 (b)
TMV	Thorax	19,9±0,35 (b)	21,4±0,19 (a)	20,8±0,29 (ab)
	Aile	15,4±0,71	16,8±0,30	16,2±0,24
	Ovarioles	22,17±0,14	22,6±0,19	22,7±0,19

Ces trois caractères (longueur de l'aile, du thorax et nombre d'ovarioles produisent des normes de réaction convexes avec un phénotype maximum aux températures intermédiaires. Pour chacun de ces caractères, il est donc possible de décrire les normes de réaction après

ajustement polynomial par les coordonnées du phénotype maximum : Maximum Value (MV) et Temperature of Maximum Value (TMV) (**Tableau 2**).

Si la forme des normes de réaction reste la même entre populations, des différences importantes sont observées pour la valeur du maximum (MV) qui est significativement plus élevée pour la population française que pour les populations africaines, et ceci pour les trois caractères. Ce résultat confirme ceux obtenus pour les variations latitudinales de ces traits chez cette espèce (voir **Gibert *et al.* 2004a**), et de façon plus générale chez les insectes : les individus des latitudes tempérées étant plus grands avec plus d'ovarioles que ceux des espèces tropicales. Un résultat plus intéressant, quant à l'évolution des normes de réaction concerne la température de la valeur maximale (TMV) qui présente des différences significatives entre populations seulement pour un caractère, la longueur du thorax, et une tendance similaire même si elle reste non significative pour la longueur de l'aile. La taille du thorax est maximale à une température plus basse pour la population française par rapport aux populations africaines. Ce résultat confirme un résultat similaire obtenu dans une autre étude comparant des populations françaises et indiennes des deux espèces sœurs, *D. melanogaster* et *D. simulans* pour les deux mêmes caractères de taille (Morin *et al*. 1999). Ces résultats suggèrent donc un déplacement latéral adaptatif des normes de réaction de la taille vers les températures plus chaudes pour les populations tropicales. Ainsi les populations vivant sous des climats différents présentent des normes de réactions différentes suggérant que la sélection va agir non seulement sur la valeur du caractère mais aussi sur sa plasticité elle–même.

2.2. Variabilité des normes de réaction entre espèces

Le temps de divergence entre populations peut être trop court pour permettre une transformation adaptative de la forme de la norme de réaction. La comparaison d'espèces isolées depuis un temps évolutif plus long et adaptées à différents environnements thermiques peut apporter une meilleure information sur le rôle possible de la sélection naturelle dans la forme de la norme de réaction. Nous avons donc réalisé des comparaisons de normes de réaction pour les même caractères que précédemment (longueur de l'aile et du thorax et nombre d'ovarioles) mais entre espèces ayant des préférences thermiques très différentes : une espèce Européenne adaptée au froid, *D. subobscura* (gamme thermique 6-26°C, population Montgenèvre, France), une espèce cosmopolite, *D. melanogaster* (gamme thermique 11-31°C population de Bordeaux, France) (**Moreteau *et al.* 1997**), et une espèce tropicale, *D. ananassae* (gamme thermique : 16-31°C, population Rohtak, Inde) (Morin *et al*. 1997).

Les données montrent qu'après une longue séparation évolutive, les valeurs moyennes des caractères ont divergées : *D. subobscura* étant plus grande que *D. melanogaster*, elle même plus grande que *D. ananassae*. Le nombre d'ovarioles est le plus élevé chez *D. melanogaster* et le plus faible chez *D. ananassae*. Les divergences génétiques importantes entre les trois espèces doivent nous inciter à une grande prudence dans les conclusions sur les bases génétiques des différences observées. De plus, pour chaque espèce, une seule population a été étudiée et nous avons vu dans le paragraphe précédent que des différences importantes pouvaient exister entre populations de *D. melanogaster* pour la valeur maximale du

phénotype (**Tableau 2**). Ainsi le nombre d'ovarioles moyen observé pour les populations tropicales de *D. melanogaster* est de 37,0 ce qui est proche de la valeur estimée chez *D. ananassae* (38,1).

Un résultat plus intéressant montre qu'outre ces différences sur la valeur maximale de chaque caractère, nous observons un déplacement latéral des normes de réaction : la valeur maximale de chaque caractère est observée à une température plus froide chez l'espèce adaptée au froid (13,3°C), à une température intermédiaire pour l'espèce cosmopolite (22,2°C) et à une température chaude pour l'espèce tropicale (24,6°C) (**Figure 7**) reflétant une translation horizontale des normes de réaction.

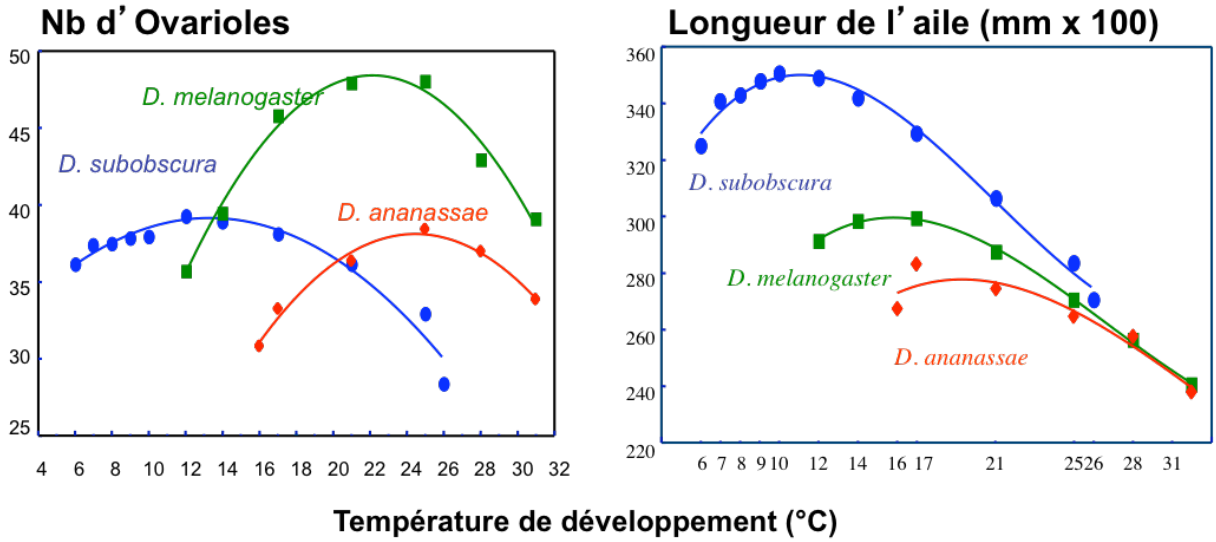

Figure 7 – Normes de réaction de trois espèces de drosophiles en fonction de la température de développement pour deux traits : le nombre d'ovarioles (à gauche) et la longueur de l'aile. (à droite). En rouge : *D. ananassae,* espèce tropicale, en vert : *D. melanogaster,* espèce cosmopolite et en bleu *: D. subobscura,* espèce tolérante au froid. Chaque point représente la valeur moyenne de 100 individus (10 lignées x 10 individus par lignée).

Ces résultats suggèrent donc que la valeur moyenne des caractères mesurés et la forme des courbes de réponse sont déterminés par des systèmes génétiques indépendants. On peut imaginer un système de gènes de régulation mis en jeu par la température qui réagiraient de façon adaptative aux conditions locales de température, mais qui répondraient moins rapidement à la sélection naturelle que les gènes agissant directement sur la valeur moyenne des caractères. Bien évidemment, ce ne sont que des hypothèses et des études complémentaires restent à faire afin de mieux comprendre l'évolution des normes de réaction et la signification des modifications des formes des courbes de réponse.

3. Plasticité phénotypique de la tolérance au froid

3.1. Pourquoi s'intéresser à la tolérance au froid ?

Après avoir brièvement donner les résultats les plus marquants obtenus sur des caractères morphométriques dans le paragraphe précédent, je vais maintenant m'intéresser à la plasticité phénotypique de la tolérance aux stress et plus particulièrement aux basses températures. Il

peut paraître surprenant d'avoir fait tout un paragraphe sur ce caractère particulier mais les effets des températures stressantes et notamment des températures froides font l'objet d'une littérature très riche et relativement spécifique chez les ectothermes, plus particulièrement chez les insectes. Encore une fois, la drosophile est un modèle largement utilisé et pertinent pour étudier les réponses évolutives à des températures extrêmes car les différentes espèces de drosophiles ont des niches thermiques variées et des exigences d'habitat avec des espèces ayant des distributions étroites et des espèces cosmopolites (Stanley *et al*. 1980, David *et al*. 1983, Stratman & Markow 1998, **Gibert *et al.* 2001a**). De plus, le modèle drosophile permet de faire facilement le lien entre les variations observées entre populations sur la tolérance au froid et les bases moléculaires (voir Hoffman 2003). Il est toutefois surprenant de constater que chez une espèce aussi bien connue au niveau génétique et moléculaire que *D. melanogaster*, nous ne savons pas exactement encore comment les populations naturelles passent l'hiver dans les pays tempérés (Izquierdo 1991, Boulétreau-Merle & Fouillet 2002, Hoffmann *et al*. 2003). *D. melanogaster* survivrait à l'hiver en se réfugiant dans des endroits protégés, à l'abri du froid, les femelles exposées aux basses températures et à des courtes photopériodes peuvant exprimer une diapause reproductive[2] (Williams & Sokolowski 1993, Schmidt *et al*. 2005).

Sous les climats tempérés, la plupart des espèces ectothermes doivent faire face à des stress thermiques pour survivre. La capacité à s'adapter et à tolérer ces températures extrêmes est cruciale pour la persistance des populations. Les températures basses sont une source de stress significative pour beaucoup d'espèces d'insectes et sont supposées limiter la fitness, et par conséquence la distribution des espèces (Addo-Bediako *et al*. 2000, Sinclair *et al*. 2003). Beaucoup d'études ont porté sur la capacité de survie à des températures de congélation extrêmes. Par exemple chez *D. melanogaster*, la congélation se fait à environ –18°C (Tucic 1979), mais les adultes placés à 0°C ne survivent pas plus de deux jours et le 0 de développement est à 10°C (David *et al*. 1983). Deux principales stratégies sont utilisées par les insectes pour survivre à basse température : tolérance à la congélation (insectes tolérant au gel), et évitement de la congélation par surfusion (insectes intolérant au gel) (voir Chown & Terblanche 2006). Il est largement admis que la réponse basale des insectes au froid est l'intolérance au gel (Vernon et Vannier 2002) et que la tolérance au gel est une stratégie dérivée, mais qui est probablement apparue plusieurs fois (Sinclair *et al*. 2003). Cependant beaucoup d'espèces d'insectes meurent rapidement même à des températures bien au-dessus de leur point de congélation. De nombreuses études ont donc été réalisées sur la survie des drosophiles adultes à des températures stressantes autour de 0°C (Yamamoto & Ohba 1982, Kimura 1988, Czajka & Lee 1990, Davidson 1990, Hoffmann & Watson 1993, Watson & Hoffmann 1996).

Les effets d'un stress au froid peuvent être perceptibles bien avant la mort des individus. Ainsi, une autre façon de mesurer la tolérance au froid consiste à considérer la résistance à une température non congelante. Pour la plupart des insectes placés dans de telles conditions, les adultes vont perdre leur mobilité et leur capacité à se nourrir, et rentrent dans un coma appelé « chill coma » (Schenker 1984, Leather *et al*. 1993, Convey 1997, Rako & Hoffmann

[2] Cette diapause reproductive se caractérise par un arrêt de l'ovogénèse au stade pré-vitellogénique

2006, Fischer *et al*. 2011). Lorsqu'ils sont replacés à température ambiante, les adultes vont récupérer progressivement une activité normale. Les effets d'un stress au froid sur les parents peuvent influencer la fitness des descendants (Watson & Hoffmann 1995, Magiafoglou & Hoffmann 2003, voir Macdonald *et al*. 2004)

Ce « chill coma » coïncide avec la température à laquelle l'excitabilité des nerfs et des muscles est perdue (Goller & Esch 1990; Xu & Robertson 1994), associée à la baisse des potentiels de repos. L'incapacité enzymatique (Na+ / K+ ATPase) à fonctionner à basse température est supposée être une cause majeure du « chill coma » (Hosler *et al*. 2000). Chez *D. melanogaster*, la plupart de nos études ont été réalisées en plaçant les adultes à la température de 0°C. Nous avons pu mettre en évidence chez *D. melanogaster* que la durée du coma est proportionnelle à celle du traitement à 0°C et que le temps de réveil diminue lorsque la température de réveil augmente (**David *et al.* 1998).**

3.2. Variabilité de la tolérance au froid entre espèces et populations

Un résultat particulièrement intéressant est que le temps de réveil après le « chill coma » semble être un paramètre rapide et pertinent pour décrire l'adaptation thermique des espèces. Nous avons en effet mesuré le temps de réveil après un traitement à 0°C chez 26 espèces tempérées et 48 espèces tropicales de drosophiles. Les résultats permettent clairement de subdiviser les espèces en 2 groupes bien distincts, des espèces tempérées et résistantes (temps moyen de l'ordre de 2 min) et des espèces tropicales et sensibles (temps moyen de l'ordre d'une heure) (**Figure 8**) (**Gibert *et al.* 2001a**).

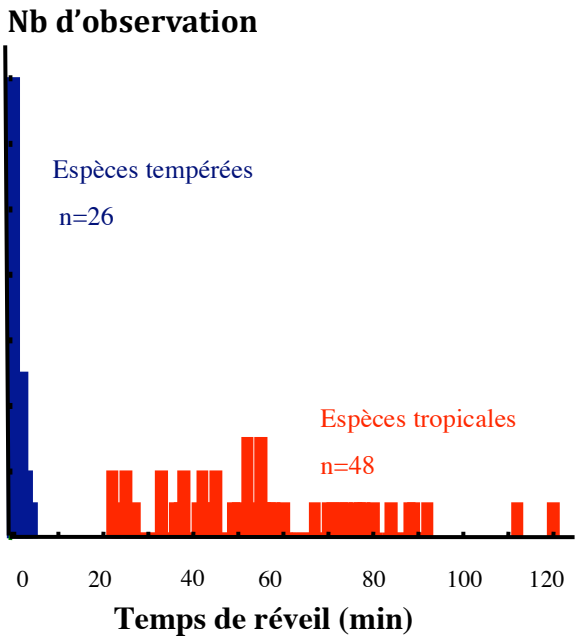

Figure 8 - Distribution des temps de réveil après un chill coma induit à 0°C chez 26 espèces tempérées et 48 espèces tropicales de drosophiles.
Pour chaque espèce, entre 50 et 100 individus ont été testées (d'après **Gibert et al. 2001**).

Il faut souligner que des différences existent également pour les autres comportements. Après s'être réveillés et remis sur leurs pattes, les drosophiles provenant des régions tempérées étaient généralement capables de marcher immédiatement et de s'envoler après quelques minutes alors que les drosophiles d'origine tropicale étaient incapables de s'envoler avant

plusieurs heures. Si l'on considère la taxonomie des 84 espèces étudiées et leurs origines climatiques, nos résultats suggèrent que le passage d'un état tolérant au froid à un état sensible s'est produit au moins une dizaine de fois dans la famille des Drosophilidae, mais qu'un changement important nécessite malgré tout un temps évolutif long, de l'ordre du million d'années.

Au niveau intra-spécifique, les résultats obtenus dans la même étude sur la tolérance au froid entre populations tropicales et tempérées de dix espèces cosmopolites vont dans le même sens puisqu'une différence significative entre populations a été observée pour 9 des 10 espèces, la population tempérée ayant toujours un temps de réveil significativement plus rapide que la population tropicale.

Enfin, un résultat concordant a été obtenu dans une autre étude visant à réaliser une analyse comparative des variations interspécifiques sur seize espèces du groupe *obscura* d'un autre caractère classiquement utilisé pour estimer la limite thermique d'une espèce, la température d'entrée dans le coma. Ces espèces ont une distribution géographique très large, avec des espèces provenant de diverses latitudes et d'habitats variés et ont fait l'objet d'une analyse phylogénétique sur l'ensemble du groupe (O'Grady 1999). Comme pour le temps de réveil, la température d'entrée dans le coma présente une variation clinale significative, les espèces provenant des latitudes basses (plus chaudes) entrent dans le coma à une température significativement plus élevée que les espèces des latitudes plus hautes (**Gibert & Huey 2001**).

3.3. Plasticité phénotypique de la tolérance au froid

En dehors de ces différences génétiques intra-et inter spécifiques, les limites de la tolérance thermique des ectothermes est connu comme étant un caractère très plastique (Cossins & Bowler 1987). Cette plasticité peut s'exprimer au cours du développement mais aussi au cours de la vie adulte. Classiquement, les physiologistes distinguent une exposition à court terme (quelques minutes ou heures) à des conditions sub-létales nommée « hardening » (que l'on peut traduire par renforcement) (Cossins & Bowler 1987) et l'exposition à long terme (quelques jours ou semaines) à des conditions au sein de la gamme de température normal d'un organisme appelé « acclimation » (acclimatation en français). L' « hardening » donne surtout lieu à des modifications physiologiques réversibles, même si certains effets peuvent durer pendant toute la durée de vie d'un insecte alors que l' « acclimation » donne lieu à la fois à des changements réversibles et irréversibles de la physiologie.

Au cours de son DEA, Audray Ayrinhac a étudié la plasticité phénotypique (7 températures de développement) de la tolérance au froid (temps de réveil après un stress à 0°C) en fonction de la température de développement chez 4 populations tempérées et 5 populations tropicales de *D. melanogaster*. Les résultats confirment l'importance de la température de développement sur le temps de réveil des adultes : un développement à basse température (12°C) augmente la tolérance au froid jusqu'à un niveau proche des valeurs caractéristiques des espèces tempérées (**Figure 9**). En parallèle, 24 populations de *D. melanogaster* ont été mesurées après un développement à une température constante de 21°C, permettant la mise en évidence d'un cline latitudinal pour ce caractère. Un résultat intéressant

de cette étude est que la plasticité phénotypique explique plus de 80% de la variation totale alors que les différences latitudinales entre populations n'en expliquent que 4%.

Des résultats très similaires ont également été obtenus pour la température d'entrée dans le coma (**Gibert & Huey 2001**). En effet, ce caractère présente une grande plasticité et augmente avec la température de développement : les mouches de trois espèces différentes, *D. ananassae* (espèce tropicale), *D. melanogaster* (espèce cosmopolite) et *D. subobscura* (espèce tempérée) élevées à basse température (15°C) tombent dans le coma à une température plus basse que celles élevées à haute température (29°C) (moyenne de 1,43°C vs 5,34 °C chez *D. melanogaster*) (**Figure 9**). En moyenne, la température d'entrée dans le coma augmente de 1°C quand la température de développement augmente de 4°C.

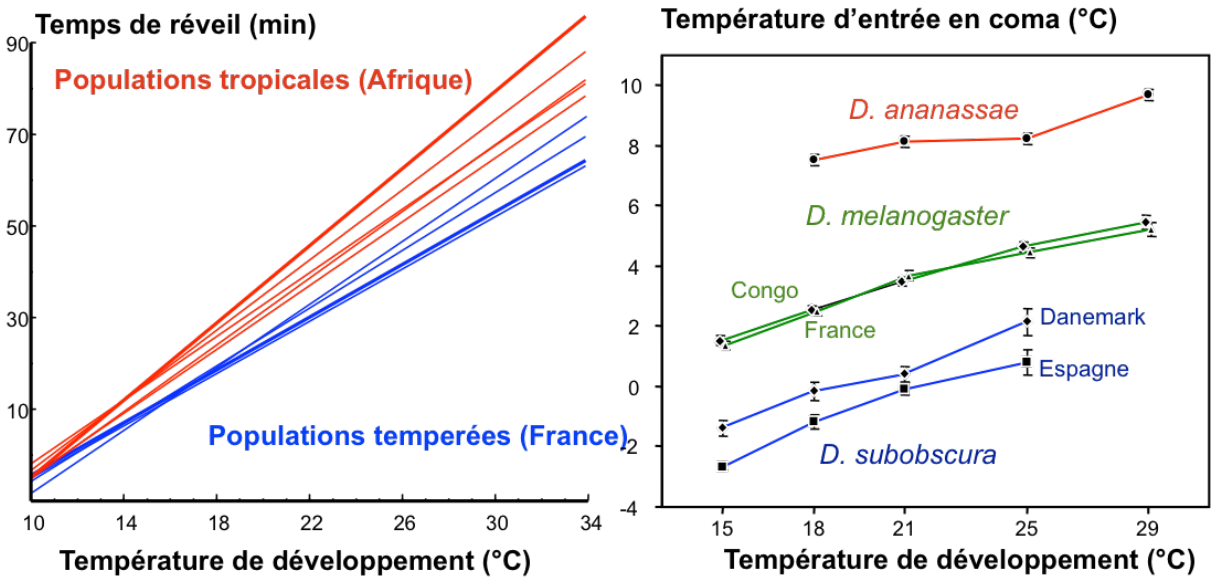

Figure 9 – Plasticité phénotypique en fonction de la température de développement de la tolérance au froid mesurée i) à gauche par le temps de réveil (en minutes) après 16h à 0°C pour 4 populations tempérées et 5 populations tropicales de *D. melanogaster* et ii) à droite par la température d'entrée dans le coma (°C) pour trois espèces *D. ananassae* (espèce tropicale), *D. melanogaster* (espèce cosmopolite, 1 population tempérée et 1 population africaine) et *D. subobscura* (espèce très tolérance au froid, 2 populations).

La relation linéaire entre les caractères utilisés pour estimer la tolérance au froid et la température de développement est particulièrement intéressante. En effet, d'autres traits liés à la fitness, tels que la viabilité, la production de descendants, la fertilité masculine ou la longévité des adultes, présentent généralement une forte diminution aux deux extrémités de la gamme thermique (Cohet & David 1978, David *et al*. 1983, **Pétavy *et al.* 2001a**, **Chakir *et al.* 2002**). Dans de tels cas, les phénotypes semblent refléter les effets délétères des températures extrêmes de développement. Dans le cas de la tolérance au froid, la plasticité semble clairement avoir un effet bénéfique et correspond tout à fait à la « beneficial acclimation hypothesis » (Leroi *et al*. 1994, Huey & Berrigan 1996) qui prédit que la performance est maximale pour les individus testés à l'état adulte dans le même environnement que celui qu'ils ont subit au cours du développement (Zwaan *et al*. 1991, Zamudio *et al*. 1995, **Gibert *et al.* 2001b**). Les mécanismes physiologiques sous-jacents à la

plasticité phénotypique de la tolérance au froid commencent à être étudiés. Il a été montré chez la drosophile que la température de développement influence la composition lipidique des membranes (Hazel 1995), la concentration en sucre et en polyol (Hendrix and Salvucci 1998), et le taux métabolique (Hoffmann & Parsons 1997). La teneur en réserve énergétique (proline, glycogène, protéines) pourrait également jouer un rôle important (voir Hoffmann 2003). Les bases physiologiques de la tolérance au froid ont été abordées par Vincent Foray au cours de sa thèse et seront développées au chapitre 2 de ce document. Au niveau moléculaire, plusieurs gènes potentiels : *Dca* (Arboleda-Bustos & Segarra 2011), *frost* (Goto 2001) et *hsr-omega* (Singh & Lakhotia 1984), semblent être impliqués dans la résistance au froid en partie par une augmentation de leur expression en réponse à une acclimatation ou après un choc au froid.

En conclusion, nos résultats ont permis de montrer que les paramètres liés au chill coma chez *Drosophila*, que ce soit le temps de réveil ou la température d'entrée en coma, sont de bons indicateurs des adaptations climatiques des populations et des espèces. Au cours de ces dernières années, une abondante littérature a été publiée sur l'effet de stress thermique et plus particulièrement des basses températures chez les ectothermes. Il y a été confirmé que la tolérance aux stress thermique était un caractère qui présentait une très grande plasticité phénotypique (généralement supérieure aux différences génétiques (Klok & Chown 2003, Hoffmann *et al*. 2005, Overgaard *et al*. 2011), que l'étendue de cette plasticité avait une base génétique (par exemple Nussey *et al*. 2005) et qu'une sélection vers des génotypes plastiques était donc possibles (Ghalambor *et al*. 2006, Deere *et al*. 2006). Cependant les protocoles de laboratoire utilisés pour déterminer la tolérance au stress, tel que le temps de réveil après un stress, s'ils constituent des méthodes pratiques de par leur reproductibilité et leur facilité de mise en œuvre, et de par leur capacité à révéler des différences entre populations et/ou entre espèces, restent néanmoins éloignés des conditions naturelles expérimentées par les populations. Plusieurs études récentes ont donc essayé de développer des méthodes afin de tester les limites thermiques dans des conditions écologiques plausibles en mesurant la performance ou la survie dans la nature et/ou en acclimatant les animaux dans des conditions naturelles (Kristensen *et al*. 2007, 2008, Loeschke & Hoffmann 2007, Overgaard & Sørensen 2008).

4. Comparaison des effets des températures de développement constantes et fluctuantes sur les normes de réaction

Comme nous l'avons vu dans les paragraphes précédents, la plupart des études expérimentales sur les effets de la température chez les ectothermes en général et la drosophile en particulier a été réalisée en utilisant des températures constantes alors que dans la nature sous nos latitudes, les organismes sont soumis à des fluctuations quotidiennes et saisonnières des températures.

L'impact des régimes thermiques fluctuants sur les normes de réaction fait l'objet depuis ces dernières années d'un intérêt croissant notamment dans le contexte des changements climatiques (Schlichting & Smith 2002, Miner *et al*. 2005, Pigliucci 2005). Ce point a

constitué le point de départ de la thèse de Vincent Foray (Chapitre 2) mais à Gif sur Yvette, nous avions déjà abordé le problème par quelques expériences, réalisées par Geoges Pétavy. L'objectif principal de ces travaux était de chercher des effets spécifiques de la thermopériode en utilisant une large gamme de températures. Pour ces analyses, les normes de réaction de différents caractères ont été réalisées dans deux conditions (i) à température constante (CT) au cours du développement et (ii) en utilisant un régime thermique alternant (2 cycles de 12h)(AT). Ces expériences ont été réalisées sur les deux espèces, *D. melanogaster* et *D. simulans* provenant de deux populations différentes (Bordeaux, France et Cordoba, Espagne). Au total, onze températures constantes ont été utilisées (de 11 à 32°C) et 14 températures fluctuantes, le développement complet n'ayant été possible que pour onze d'entre elles (mortalité totale pour les régimes : 4-26°C, 9-33°C et 21-34°C).

En ce qui concerne le développement, nous avons ainsi pu montrer que l'utilisation des températures fluctuantes permettait la survie des individus dans des conditions extrêmes qui auraient été létales en température constante (**Pétavy *et al.* 2001a**). Afin de pouvoir comparer l'effet de températures fluctuantes à celles des températures constantes, nous avons calculé une « durée de développement équivalente » (EDT) qui correspond à la température constante pour laquelle une durée de développement identique est obtenue en températures fluctuantes. Par exemple, la durée de développement pour un thermocycle de 5-15°C est équivalente à celle attendue pour une température constante de 11,5°C ; pour un thermocycle de 21-33°C à celle attendue pour une température constante de 23°C. Ainsi, la viabilité (nombre d'adultes obtenus à partir d'un nombre défini d'œufs) en températures fluctuantes est équivalente ou inférieure à celle observée en températures constantes et est d'autant plus faible que l'amplitude thermique utilisée en température fluctuante est grande. Par ailleurs, l'effet délétère de l'utilisation de températures stressantes (e.g. 5°C ou 33°C) peut être compensé par un retour à une température moyenne en deuxième partie du cycle. Par exemple sous le régime 21-33°C, la viabilité est seulement faiblement réduite, par rapport à la valeur observée en température de développement équivalente de 23°C, alors qu'elle est quasiment nulle à une température constante de 33°C.

Plusieurs caractères morphométriques ont également été mesurés sur les adultes : la taille corporelle (longueur de l'aile et du thorax) et la pigmentation. Concernant les caractères de taille (**Pétavy *et al.* 2001b**), l'utilisation de températures fluctuantes conduit généralement à une diminution significative (reflétant probablement le stress périodique) de la taille. Dans certains cas, par exemple pour 9-15°C ou 26-30°C, la taille est la même qu'à 12 et 28°C respectivement. Dans d'autres cas, particulièrement avec des températures extrêmes 7-29°C, les adultes sont significativement plus petits que les plus petits obtenus en températures constantes. L'amplitude utilisée (22°C dans cet exemple) semble donc constituer un stress majeur qui n'empêche pas la survie des individus mais a des conséquences importantes sur la qualité du développement. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que les conséquences de l'utilisation de températures fluctuantes sur la taille des individus sont proportionnelles à l'amplitude du thermocycle mais pas à la qualité (chaud ou froid) du stress. Le deuxième caractère étudié a été la pigmentation abdominale (**Pétavy *et al.* 2002**), des résultats très similaires à ceux de la taille ont été observés pour la pigmentation. Les adultes élevés en températures fluctuantes sont plus clairs que ceux des températures constantes quel que soit le

type de stress utilisé. Ce résultat est un peu surprenant : les régimes avec un stress au chaud qui devraient donner une pigmentation plus claire et les régimes avec un stress au froid qui devraient donner une pigmentation plus sombre, conduisent tous à une pigmentation plus claire en comparaison aux températures constantes.

Dans une dernière étude, nous nous sommes intéressés à l'effet des températures fluctuantes sur la variabilité génétique (**Pétavy *et al.* 2004**). Pour cela nous avons utilisé la technique des lignées isofemelles chez deux populations françaises de *D. melanogaster*. La taille des individus soumis au cours de leur développement à deux régimes fluctuants (8-25°C, moyenne 16,5°C et 18-33°C, moyenne 25,5°C) a été comparée à celle d'individus élevés à deux températures constantes, 17 et 25°C. Les valeurs moyennes de la longueur de l'aile et du thorax ont confirmé les résultats antérieurs, une diminution de la taille en températures fluctuantes par rapport aux températures constantes. Une augmentation de la variance phénotypique dans les conditions stressantes est une observation générale chez *D. melanogaster* que le stress soit environnemental (Imasheva *et al*. 1994, **Pétavy *et al.* 2001a**) ou génétique (dépression de consanguinité Hoffmann & Parsons 1991, 1997). La variabilité entre lignées isofemelles a permis d'estimer la composante génétique de cette variabilité (Hoffmann & Parsons 1988, Capy *et al*. 1994, **David *et al.* 2005**). Les variabilités génétiques calculées dans les deux régimes de températures fluctuantes donnent des résultats inverses : une augmentation en condition de stress dû au froid et une diminution avec un stress de chaleur. L'interprétation de ce résultat n'est pas simple. Une interprétation pourrait être que les deux souches utilisées, originaires de la région parisienne soient plus adaptées au stress de froid qu'au stress de chaleur.

L'ensemble de ces résultats suggère donc que la variabilité de l'environnement est un facteur important qui détermine la forme de la norme de réaction.

5. Conclusions

Au cours de ce premier chapitre, j'ai voulu aborder quelques uns des résultats les plus marquants que j'ai obtenu sur le modèle drosophile. Ce modèle, de part la facilité et la rapidité d'élevage permet d'obtenir un grand nombre de données et se prête particulièrement bien à des études de génétique quantitative. Celles-ci peuvent être réalisées grâce à la technique des lignées isofemelles qui s'avère être un bon substitut à l'absence de reproduction clonale chez ces insectes. Nous verrons dans les autres chapitres que l'utilisation des lignées s'avère beaucoup plus complexe chez les parasitoïdes où la plasticité phénotypique sera considérée au niveau populationnelle.

Le modèle drosophile nous a permis d'étudier les formes des normes de réaction dans une gamme complète d'environnement, ce qui est assez rare dans la littérature. Là encore, ce protocole est beaucoup plus difficile à mettre en œuvre chez les parasitoïdes du fait de l'existence d'un niveau trophique supplémentaire qui complique l'expérimentation. Ainsi, le résultat certainement le plus marquant est que les formes des normes de réaction peuvent être adaptatives. En effet, les comparaisons entre populations et entre espèces pour différents caractères biométriques montrent bien que même si la forme générale est conservée, on

observe soit une translation de la norme de réaction (dans le cas des normes avec un maximum), soit une légère modification de la forme aux températures extrêmes (dans le cas des normes sigmoïdes).

Cependant, ces résultats obtenus avec des températures constantes sont à considérér par rapport à ceux obtenus avec des régimes thermiques fluctuants montrant bien que dans des conditions qui se rapprochent de la nature, les formes des normes de réaction peuvent être complétement modifiées. Les régimes thermiques utilisés dans ces études étaient assez simples puisqu'il s'agissait de deux températures différentes alternant selon un cycle 12 :12. Il est certain que ce type de fluctuation est encore éloigné des fluctuations naturelles, et nous verrons dans le dernier chapitre que l'utilisation d'étuves plus sophistiquées permet de mimer de façon plus réaliste les fluctuations quotidiennes de températures et que des effets inattendus peuvent ainsi être obtenus, par exemple sur la diapause larvaire. L'effet de l'hétérogénéité de l'environnement sur les normes de réaction constitue le sujet de thèse de Vincent Foray que je vais développer dans le chapitre suivant.

Chapitre 2 - La plasticité phénotypique en réponse aux variations environnementales

1. Introduction

Bien que reconnue comme étant un facteur clé dans l'expression phénotypique, l'hétérogénéité environnementale est paradoxalement peu prise en compte dans la plupart des études empiriques sur la plasticité phénotypique. Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, dans la très grande majorité des études, les changements phénotypiques sont observés entre des environnements constants et simples, c'est-à-dire caractérisés par un seul facteur (e.g. température ou humidité ou présence-absence de prédateurs…) et néglige le fait que l'expression phénotypique dépend aussi de la variance, de la gamme et de la fréquence des états de l'environnement (Miner & Vonesh 2004, Měráková & Goždík 2009, Clusella-Trullas *et al*. 2011). L'étude de l'effet de l'hétérogénéité environnementale nécessite la comparaison de la plasticité phénotypique de traits liés à la fitness dans les deux conditions constantes et fluctuantes. Chez les ectothermes, la réponse phénotypique à la thermopériode résultent généralement de l'interaction entre les fluctuations thermiques, la température moyenne de l'environnement (Brakefield & Kesbeke 1997, **Pétavy et al. 2001ab, 2002, 2004**, Raglan & Kingsolver 2008, Kingsolver *et al*. 2009, Terblanche *et al*. 2010), et la gamme des régimes thermiques (Terblanche *et al*. 2010, Folguera *et al*. 2011).

Les prédictions sur les effets des fluctuations thermiques sur les traits liés à la fitness ne sont pas faciles. Soit, ces fluctuations peuvent perturber l'homéostasie de l'organisme et induire une réponse physiologique coûteuse aux températures de stress (par exemple, les températures extrêmes de la gamme thermique) (Podrabsky & Somero 2004, Marshall & Sinclair 2010, Folguera *et al*. 2011), soit la thermopériode peut être bénéfique en diminuant l'effet des températures extrêmes en offrant des périodes de récupération (**Pétavy *et al.* 2001a**, Colinet *et al*. 2007, Kostal *et al*. 2007).

L'objectif de la thèse de Vincent Foray**,** que j'ai co-encadré avec Emmanuel Desouhant, était d'étudier la plasticité phénotypique en réponse à la complexité environnementale. L'approche qui a été choisie consistait à :

(1) estimer la valeur adaptative des réponses phénotypiques chez des individus issus de milieux écologiques contrastés soumis à des pressions de sélection différentes. Les prédictions étaient que les individus évoluant préférentiellement dans des environnements stables devraient être plus spécialisés à ce type d'environnement alors que les individus subissant d'importantes et fréquentes variations environnementales dans leurs habitats devraient être plus généralistes et présenter des phénotypes plus performants dans les environnements extrêmes.

(2) déterminer les mécanismes physiologiques en termes d'allocation des nutriments et de mobilisation de métabolites mis en jeu lors de l'expression de la plasticité.

Ainsi les questions auxquelles la thèse de Vincent s'est efforcée de répondre étaient :

- Quelles sont les normes de réaction pour des individus issus de milieux variables et ceux issus de milieux stables ? Les différences sont-elles en accord avec les prédictions théoriques ?
- Comment ces normes de réaction sont affectées par les fluctuations thermiques et quelles sont les réponses phénotypiques en conditions naturelles ?
- Quelles sont les différences de tolérance au froid entre les individus issus de milieux variables et ceux de milieux stables et quelles sont les modifications physiologiques associées à ces différences ?

2. Le modèle biologique

Le modèle biologique utilisé est *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae) **(Figure 10***),* hyménoptère parasitoïde des stades larvaires de lépidoptères, dont de nombreux pyralidés ravageurs de denrées stockées (Salt 1976). Les femelles *V. canescens* sont pro-synovigéniques (Jervis *et al*. 2001), *i.e*. qu'à leur émergence, elles disposent d'un stock d'oeufs matures disponibles pour la ponte (Fletcher *et al*. 1994) et ce stock d'oeufs s'accroît tout au long de la vie adulte par maturation des ovocytes (synovigénie) sous réserve de présence de nourriture (Harvey *et al*. 2001, Eliopoulos *et al*. 2003). La particularité de *V. canescens* est de présenter deux modes de reproduction : un mode « asexué » composé de femelles parthénogénétiques thélytoques, et un mode sexué arrhénotoque dans lequel les femelles diploïdes sont issues d'œufs fertilisés et les mâles haploïdes issus d'œufs non fertilisés (Beukeboom 2001). Chez cette espèce, la parthénogenèse thélytoque est de type automictique par fusion centrale, en d'autres termes que la diploïdie est restaurée par fusion centrale aléatoire de deux produits de la méiose et les descendants sont génétiquement différents de leur mère et entre eux (Beukeboom & Pijnacker 2000). De plus, l'origine de la thélytoquie chez *V. canescens* n'est pas endosymbiotique (Mateo-Leach *et al*. 2009, Foray 2011, **Foray *et al.* soumise**) comme cela a été démontré chez beaucoup d'espcèes d'arthropodes chez qui la parthénogénèse peut être liée à la présence d'organismes endosymbiotiques manipulant la reproduction de leurs hôtes (Stouthamer *et al*. 1999).

Figure 10 - Photo d'une femelle de *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae) en train de pondre dans une larve d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae)

L'intérêt de ce modèle biologique pour notre étude réside dans l'écologie très contrastée de ces deux modes de reproduction. En effet, les individus sexués se rencontrent uniquement en milieu naturel, tandis que les individus thélytoques occupent les entrepôts de denrées stockées (moulins, minoteries). Il apparaît toutefois que la forme asexuée peut également être présente dans la nature (Beukeboom *et al*. 1999, Schneider *et al*. 2002, Amat 2004). Ces deux milieux se différencient par plusieurs facteurs biotiques et abiotiques et notamment par leur régime thermique (Amat *et al*. 2006, Pelosse *et al*. 2007). En environnement naturel, les individus sont soumis aux variations de température alors qu'en milieu anthropisé, les fluctuations de température sont tamponnées. Par ailleurs, la nature des espèces hôtes est variée, les papillons hôtes dans les milieux anthropiques sont des ravageurs des denrées stockées alors qu'en conditions naturelles ce sont des ravageurs de fruits. Certains de ces hôtes, comme *Ectomyelois ceratoniae* se retrouvent dans les deux types de milieux. Dans toutes nos expériences, l'hôte utilisé pour le développement du parasitoïde était *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidopera : Pyralidae).

Bien que l'isolement reproductif entre les deux modes de reproduction est incomplet et que des flux de gènes des mâles arrhénotoques vers les femelles thélytoques peuvent avoir lieu occasionnellement (conditions de laboratoire avec accouplement forcé) (Schneider *et al*. 2002), ces deux modes de reproduction sont classiquement considérés comme deux entités génétiques distinctes, phylogénétiquement proches.

L'existence de ces deux souches évoluant dans des environnements contrastés représente une bonne opportunité pour tester nos hypothèses. En effet, on s'attend à ce que les individus asexués soient donc spécialisés pour un type d'environnement, alors que les sexués devraient êtres généralistes et plastiques en environnement variable.

3. Différences des normes de réaction thermiques en réponse aux différents habitats

La capacité d'un individu à être plastique devrait permettre, si cette plasticité est adaptative, de conserver une valeur de fitness stable, par l'expression de phénotypes avantageux dans une large gamme d'environnements (Van Tienderen 1991). En fonction de la sensibilité des traits liés à la fitness aux conditions environnementales, les organismes sont donc considérés comme étant généralistes ou spécialistes. La plupart des études expérimentales et théoriques sur la sensibilité de la fitness aux conditions environnementales et sur les facteurs favorisant l'une ou l'autre des stratégies (spécialiste *vs* généraliste) suppose que la capacité de maintenir une fitness stable dans une large gamme d'environnements se fait au détriment d'une performance optimale « jack of all trades, master of none » (un touche-à-tout et bon à rien) (Huey & Hertz 1984). Les individus spécialistes sont supposés être meilleurs que les généralistes dans une gamme d'environnements réduite (dans des conditions optimales) et présenter une courbe de performance étroite (Huey & Slatkin 1976, Gilchrist 1995) alors que les généralistes devraient être favorisés lorsque l'environnement est variable ou imprédictible. Tester l'hypothèse « jack of all trades, a master of none » nécessite la

comparaison de l'expression de traits phénotypiques liés à la fitness (Richards *et al*. 2006) dans différents environnements chez des individus considérés comme spécialistes ou généralistes. Peu d'études empiriques ont essayé de tester cette hypothèse (mais voir les exemples par Sultan *et al*. 1998, Griffith and Sultan 2006, Liefting *et al*. 2009). *Venturia canescens*, de par ses caractéristiques écologiques, se prêtait parfaitement à ce genre d'études.

Nous avons donc comparé les normes de réaction de traits liés à la fitness (courbes de performance) de populations thélytoques et arrhénotoques de *V. canescens* en les soumettant à 3 températures de développement différentes (**Foray *et al.* 2011**). L'hypothèse testée était que les individus arrhénotoques soumis à un environnement variable dans les conditions naturelles devraient présenter une fitness stable quelles que soient les températures de développement. A l'inverse, dans un environnement anthropique les individus thélytoques soumis à des conditions thermiques stables et une forte densité en hôte (Ahmad 1936, Waage 1979) devraient présenter des courbes de réponse spécialistes afin de maximiser la stratégie d'exploitation des hôtes.

Les résultats obtenus ont été en accord avec nos prédictions, essentiellement pour un caractère très lié à la fitness : le stock d'œufs matures en fin de vie (**Figure 11**). Chez les parasitoïdes, ce caractère qui correspond au nombre potentiel d'œufs disponibles, est en effet un bon proxy du nombre de descendants potentiels d'une femelle. Lorsqu'elles se sont développées à 25°C, les femelles thélytoques présentent un plus grand stock d'œufs que les femelles arrhénotoques, suggérant ainsi une spécialisation à cette température intermédiaire. Aux températures extrêmes, il n'y a pas de différence significative à basse température, mais lorsqu'elles se sont développées à 30°C les femelles arrhénotoques surpassent les femelles thélytoques.

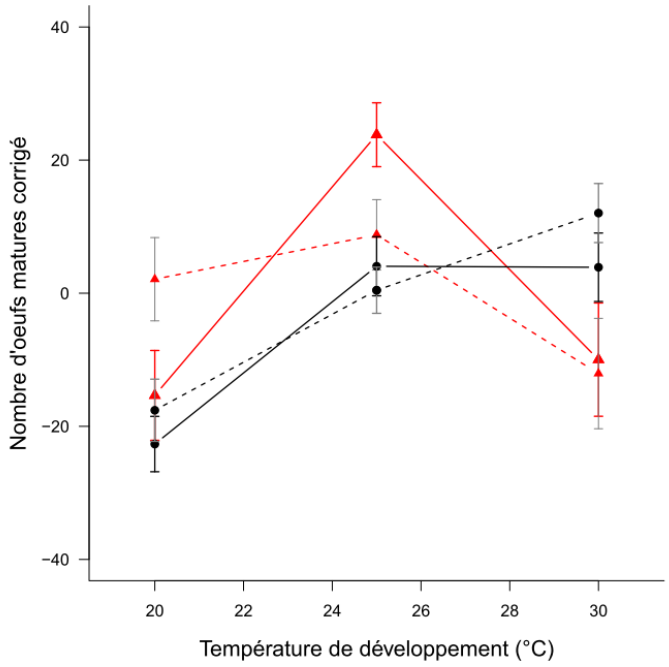

Figure 11 – Plasticité phénotypique du nombre d'œufs matures en fin de vie (moyenne ±s.e) en fonction de trois températures de développement (°C) pour des femelles thélytoques (en rouge) et arrhénotoques (en noir). Les normes de réaction obtenues en températures constantes sont en traits pleins, en températures fluctuantes, en pointillés. D'après Foray 2011.

Ces résultats suggèrent donc que malgré une plus forte capacité compétitive des thélytoques pour l'exploitation des hôtes (Amat 2004, Thiel *et al*. 2006, Luchetta *et al*. 2007) la co-occurrence des deux modes de reproduction dans les habitats naturels (Amat 2004, Schneider *et al*. 2002) est possible grâce à une partition des niches thermiques des deux modes de reproduction. Nous avons donc voulu savoir ensuite si ces différences observées en laboratoire sur des normes de réaction obtenues en températures constantes, restaient vraies en utilisant des régimes thermiques fluctuants.

4. Impact de la variabilité thermique sur les normes de réaction

Différentes hypothèses peuvent être proposées quant aux effets des températures fluctuantes au cours du développement par rapport aux températures constantes.

La première hypothèse, qui est la plus simple, considère que même si un régime fluctuant entraîne des différences de la valeur moyenne du caractère (par rapport au régime constant), les différences observées dans la valeur du trait entre traitements restent du même ordre de grandeur. Par exemple la tolérance au chaud est plus forte lorsque la température de développement est en moyenne plus élevée quel que soit le régime, constant ou fluctuant utilisé. L'utilisation de températures constantes est donc un bon proxy de l'effet de la température dans les études sur la plasticité phénotypique (Fischer *et al*. 2011).

La deuxième hypothèse est que les coûts et bénéfices liés aux fluctuations thermiques peuvent être fortement dépendants de la forme de la norme de réaction. L'apport important de la thèse de Vincent Foray a été de proposer l'utilisation du cadre théorique de la « risk sensitive foraging[3] », un concept utilisé en écologie du comportement, fondé sur l'inégalité de Jensen (appelé aussi l'effet Kaufmann, Smallwood 1996, Ruel & Ayres 1999) pour faire des prédictions sur les effets de la variabilité de l'environnement.

L'inégalité de Jensen s'applique aux fonctions non linéaires, telles que le sont souvent les normes de réaction, et établit que la transformation d'une moyenne est différente de la moyenne des transformations (**Figure 12**). En l'absence de fluctuations de la température, si la forme de la norme de réaction est concave (fonction déccélérante) alors la baisse de fitness associée à une diminution de température sera plus forte que le gain associé à une augmentation de même grandeur de la température, l'organisme devrait être «risk averse» et devrait préférer des environnements thermiques constants dans lesquels il aura une fitness plus élevée qu'en environnement fluctuant. A l'inverse, si la forme de la norme de réaction est convexe (fonction accélérante), la baisse de fitness associée à une diminution de température sera moins forte que le gain associé à une augmentation de même grandeur de la température et les fluctuations thermiques devraient au contraire avoir un effet bénéfique sur la fitness.

Au cours de sa thèse, Vincent Foray a donc testé les effets de conditions thermiques fluctuantes sur l'expression phénotypique des deux souches généralistes et spécialistes de *V. canescens* (Foray 2011). Pour cela, il a comparé les normes de réactions de divers traits liés à

[3] D'après cette théorie, la variabilité spatiale et temporelle dans l'acquisition de ressources va influencer la prise de décision pour la recherche de nourriture.

la fitness et de traits physiologiques en environnement constant (3 températures) et fluctuant (variation autour des températures constantes de ± 4°C). Les formes des normes de réactions à la température classiquement décrites dans la littérature pour les traits liés à la fitness (**Figure 12**, Huey & Stevenson 1979, Martin & Huey 2008) permettent de faire les prédictions suivantes :

- les fluctuations de température autour de l'optimum thermique devraient conduire à une diminution de la valeur phénotypique du trait;
- cette diminution devrait être plus importante pour les normes de réaction des spécialistes.

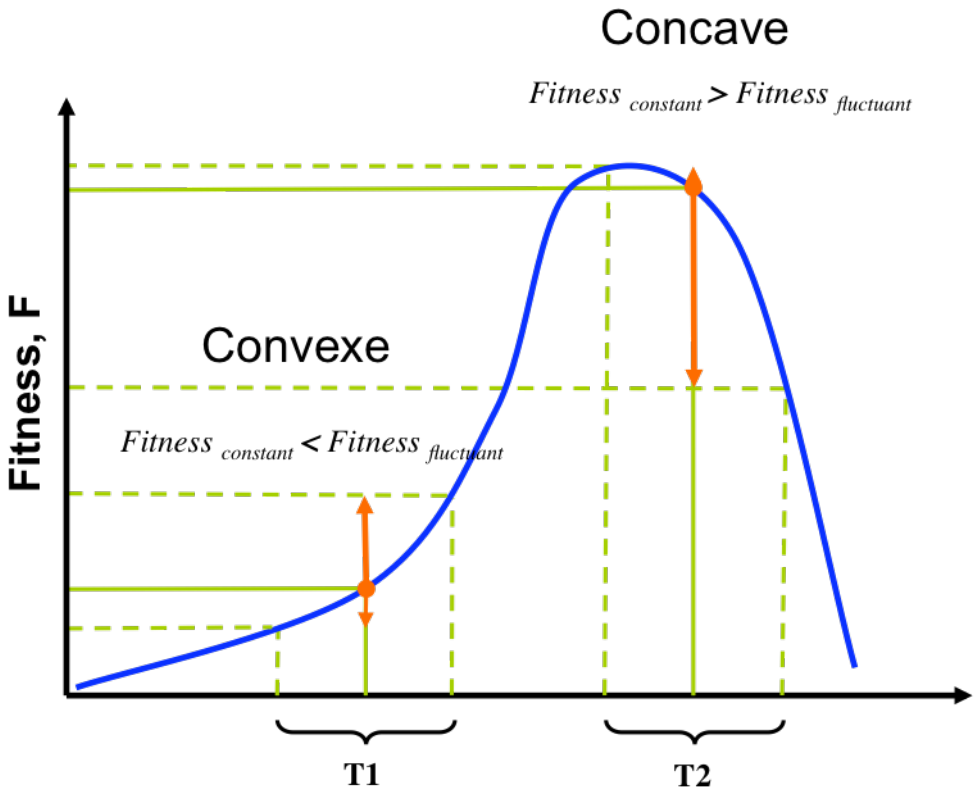

Figure 12 - Illustrations de l'inégalité de Jensen dans le cas d'une norme de réaction classique pour les traits de performance, *i.e.* de forme gaussienne asymétrique. T1 et T2 représente deux températures constantes auxquelles correspondent les valeurs de fitness associées sur l'axe des ordonnées. Si l'on applique la même variation autour de ces températures constantes, le résultat en terme de fitness va dépendre de la forme de la courbe. Dans la partie convexe de la courbe l'effet positif, en terme de fitness, associé à ces fluctuations sera supérieur à l'effet négatif. La fitness devrait donc être plus grande en condition thermique fluctuante qu'en température constante. Dans la partie concave de la courbe, on observe le résultat inverse. D'après cette inégalité, on s'attend à ce que l'effet des températures fluctuantes soit plus important sur les spécialistes (dont la norme de réaction est plus concave) que sur les généralistes. Figure tirée de Foray 2011.

Ces prédictions peuvent être testées facilement pour la température intermédiaire puisque les formes des normes de réaction peuvent être estimées à ce point grâce aux valeurs obtenues aux températures supérieures et inférieures. Cependant, notre protocole expérimental avec

seulement trois températures de développement ne nous permettait pas d'utiliser l'inégalité de Jensen aux températures extrêmes.

Les résultats obtenus confirment que les normes de réactions de la plupart des traits liés à la fitness sont concaves quel que soit le régime thermique. Pour ces traits, les fluctuations de températures autour de 25°C entrainent une diminution de la valeur phénotypique par rapport à celles obtenues en régimes constants (**Figure 11**) et les valeurs phénotypiques observées concordent avec les valeurs attendues à partir de l'inégalité de Jensen (**Figure 13**). Par ailleurs, les effets négatifs des températures fluctuantes sont, comme attendus, plus forts pour les spécialistes que pour les généralistes.

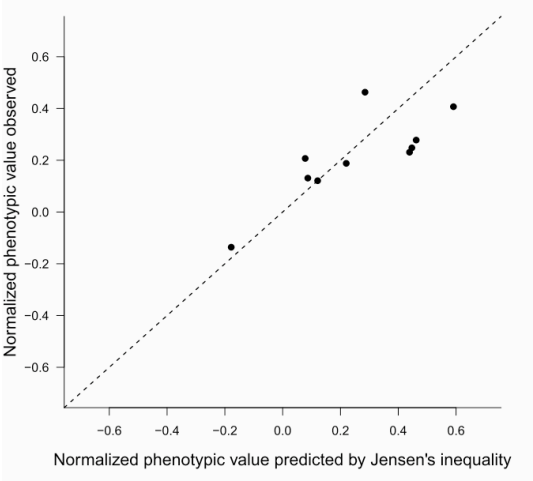

Figure 13 – Corrélation entre les valeurs phénotypiques observées dans un régime thermique fluctuant autour de 25°C et les valeurs prédites par l'inégalité de Jensen. Les points correspondent aux valeurs normalisées des différents traits d'histoire de vie mesurée chez les thélytoques et les arrhénotoques ; la ligne représente la première bissectrice attendue si les valeurs observées étaient parfaitement corrélées aux valeurs observées.

Afin de confronter ces résultats à la variabilité naturelle réelle de l'environnement, une deuxième expérience a été menée dans laquelle des hôtes (*Ephestia kuehniella*) parasités par des *V. canescens* des deux modes de reproduction étaient introduits individuellement dans des figues sèches. Un premier lot était placé sur le terrain (parc écologique de la Doua, thermopériode entre 10 et 35°C avec une moyenne de 22°C) tandis qu'un deuxième lot était maintenu au laboratoire dans des conditions contrôlées (25 °C, 70 ± 10% RH and 12:12 D:L) comme témoin. Après l'émergence, la charge en œuf des femelles a été mesurée. Dans ces conditions, les prédictions étaient que la diminution des valeurs phénotypiques associée aux fluctuations environnementales devait être plus grande pour les spécialistes (thélytoques) que pour les généralistes (arrhénotoques). Les résultats obtenus montrent que les thélytoques émergent toujours avec plus d'œufs que les arrhénotoques, mais que la différence entre les deux modes de reproduction est significativement plus faible lorsque le développement a eu lieu dans la nature, par rapport aux conditions de laboratoire.

Un autre objectif de cette étude était également d'essayer de faire le lien entre les réponses phénotypiques obtenues sous différents régimes de température et les réserves énergétiques sous-jacentes : la teneur en protéines totales, les carbohydrates (teneur en sucres libres et en glycogène) et la teneur en lipides. De façon surprenante, si l'acquisition des ressources varie en fonction de la température de développement et du mode de reproduction, nous n'avons pas trouvé d'effets du régime thermique sur les ressources énergétiques.

Cette étude permet donc de mettre en lumière plusieurs points clés. Tout d'abord, étudier la plasticité phénotypique nécessite de tenir compte des fluctuations de l'environnement, comme cela a été suggéré depuis longtemps (Beck 1983) bien que contesté (Fischer *et al.* 2011). Deuxièmement, parce que tous les traits ne réagissent pas aux variations environnementales de la même manière, seule une approche dans laquelle de nombreux caractères sont étudiés peut donner des informations pertinentes sur la valeur adaptative de la réponse phénotypique. Troisièmement, l'utilisation de l'inégalité de Jensen est une approche prometteuse pour prédire les réponses phénotypiques lorsque l'environnement varie.

5. Plasticité de la résistance aux basses températures

Le modèle, *Venturia canescens*, et la coexistence des deux souches généraliste et spécialiste, offre également un excellent modèle pour comparer la plasticité phénotypique de la tolérance au froid de ces deux souches (**Foray *et al.* soumis**). En effet, les thélytoques sont supposés ne pas pouvoir survivre dans les habitats naturels durant la saison froide et utiliser les habitats anthropiques comme refuge durant l'hiver. Les prédictions étaient donc que les arrhénotoques sont plus résistantes aux températures froides que les thélytoques et que cette plus forte résistance soit liée à des particularités physiologiques et métaboliques. Vincent Foray a donc mesuré la tolérance au froid de ces deux souches après un développement à trois températures constantes (17, 25, 30°C) (**Figure 14**) et a ensuite mesuré les signatures métaboliques des individus.

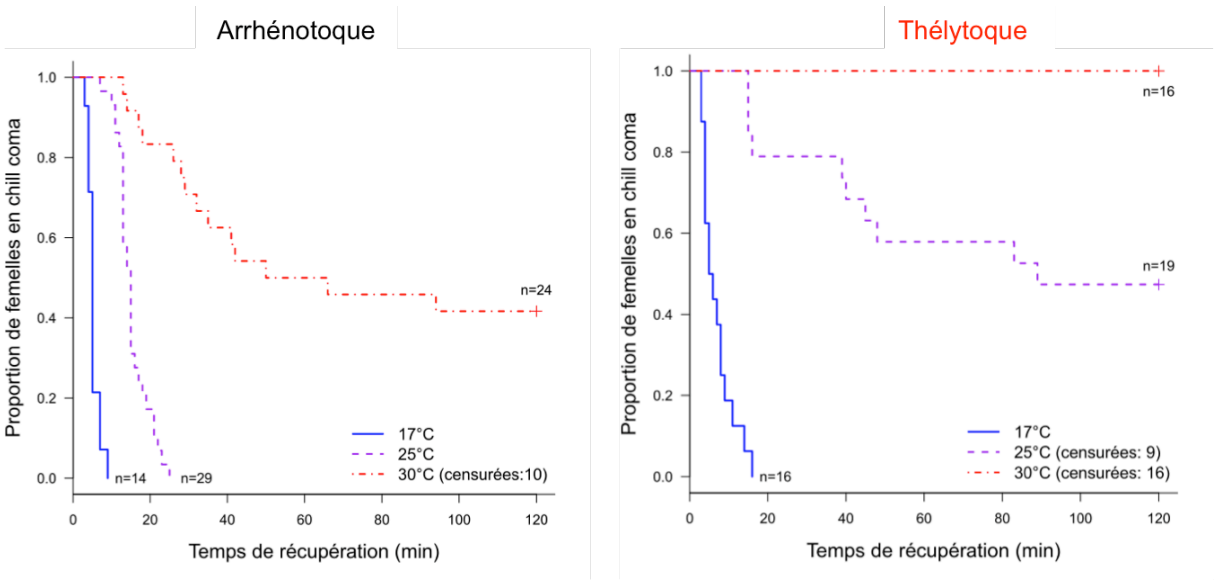

Figure 14 : Temps de réveil des femelles arrhénotoques et thélytoques après traitement à -7°C pendant 7 heures en fonction de la température de développement. n = effectifs ; censurées = nombre de données censurées à droite, *i.e.* nombre de femelles non réveillées après 120 minutes d'observation (symbolisées par des croix sur les graphiques). Représentation de Kaplan-Meier. Figure tirée de Foray 2011.

Les facteurs proximaux impliqués dans la résistance aux températures froides ont fait l'objet de nombreuses études, révélant leur complexité et leur diversité, avec, par exemple, la modification du niveau d'expression de certains gènes (*Frost*), la production de composés

cryoprotectants (HSP, polyols…) et la modification des lipides membranaires. Dans ce contexte, il était difficile de choisir d'étudier un mécanisme en particulier plutôt qu'un autre. Notre choix s'est donc porté vers une nouvelle technologie plus exhaustive et sans *a priori* permettant de palier à ce genre de problème, à savoir l'étude du métabolome par une méthode de chromatographie en phase gazeuse couplé à la spectrométrie de masse (GC-MS), en collaboration avec Hervé Colinet et David Renaud (UMR ECOBIO, Univ. Rennes1).

Les résultats obtenus sur la tolérance au froid ont confirmé nos prédictions de façon spectaculaire puisque, non seulement, le temps de réveil après un stress thermique dépend fortement de la température de développement, les individus élevés à basse température se réveillant plus vite que ceux élevés à haute température, mais en plus les femelles arrhénotoques montrent une résistance remarquablement plus forte au froid que les femelles thélytoques. Cette différence est la plus marquée après un développement à 30°C où aucune femelle thélytoque ne se réveille.

Les données du GC-MS ont été analysées par analyse multivariée (**Figure 15**) qui a mis en évidence une forte différenciation en fonction de la température de développement (60% de la variation) qui semble impliquée à la fois l'accumulation de cryoprotectants, et la modification du métabolisme énergétique.

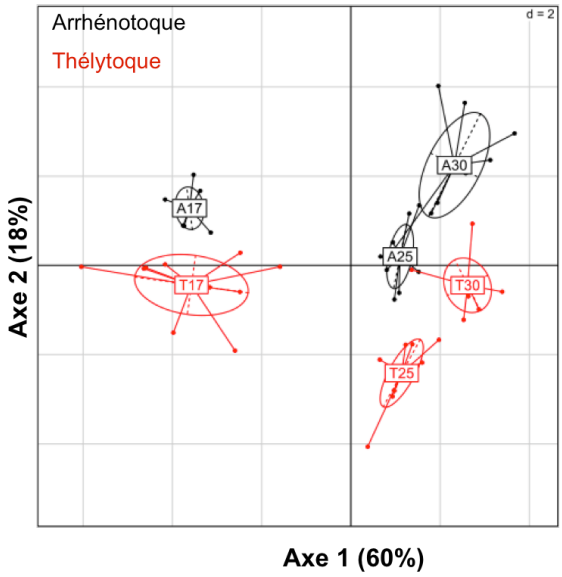

Figure 15 – Résultats de l'analyse en composante principale réalisée sur les données du GC-MS. D'après **Foray et al.** soumis.

La différentiation entre les deux souches est mise en évidence par l'axe 2 qui explique 18% de la variation avec des signatures métaboliques différentes : plus forte teneur en succinate, maltose et sucrose chez les thélytoques et en acides aminés libres chez les arrhénotoques suggérant un développement particulier, au niveau de la synthèse et du catabolisme des protéines et des voies énergétiques (Fields *et al*. 1998, Colinet *et al*. 2007) qui pourrait expliquer la plus forte tolérance au froid de cette souche.

Enfin, il est également à souligner que les résultats obtenus sur les différences de signature métabolique entre températures de développement permettent de proposer un mécanismes physiologiques à l'existence d'un trade-off entre la tolérance au froid et d'autres traits liés à la fitness, tels que la fécondité et la capacité de vol. Par exemple, l'accumulation de glucose et

de glucose-6-phosphate en réponse au développement à basse température pourrait réduire la teneur en sucres impliqués dans la maturation des œufs et donc avoir un effet sur la plus faible charge en œufs à l'émergence observé après un développement à 17°C.

6. Conclusions

Dans cette section, je ne discuterai que d'un point particulier directement lié au modèle biologique utilisé, soit le rôle de la plasticité phénotypique dans la coexistence d'espèces compétitrices. D'autres points méritent néanmoins d'être discuté et seront traités en discussion générale.

Chez *V. canescens,* les modes de reproduction thélytoque et arrhénotoque peuvent être considérés comme deux espèces distinctes, en compétition étroite pour la ressource en hôtes (Amat *et al*. 2006). La coexistence de la reproduction sexuée (arrhénotoque) et asexuée (thélytoque) est une question récurrente lorsqu'on s'intéresse à la biologie de *V. canescens*. Cette coexistence *a priori* stable est d'autant plus difficile à comprendre que la reproduction asexuée des femelles thélytoques leur confère potentiellement un taux d'accroissement deux fois plus important que celui des arrhénotoques (Stearns 1990, Otto 2009). La sympatrie de ces deux modes de reproduction en conditions naturelles (Beukeboom *et al*. 1999, Schneider *et al*. 2002) suggère que des mécanismes agissent à court terme pour contrebalancer les coûts liés à la reproduction arrhénotoque (Amat 2004), et permettent d'expliquer la coexistence régionale observée. La capacité d'un organisme à être plastique dans un environnement variable, en permettant aux individus de tolérer une plus large gamme de conditions environnementales, est généralement considérée comme un avantage adaptatif important (van Tienderen 1991, Voesenek *et al*. 2004, Richards *et al*. 2006).

Depuis la découverte des individus arrhénotoques en milieux naturels (par J. Daumal, C. Bernstein & G. Driessen en 1999), les études faisant la comparaison entre les individus de ces deux modes de reproduction ont systématiquement trouvé des différences en accord avec leur habitat préférentiel (Amat *et al*. 2006, 2009, Thiel *et al*. 2006, Pelosse *et al*. 2007, 2010, Liu *et al*. 2009ab, Lukáš *et al*. 2010).

Les résultats obtenus au cours de la thèse de Vincent Foray apportent des arguments supplémentaires en faveur d'une différenciation de la niche écologique entre les deux modes de reproduction. Alors que les femelles thélytoques sont de meilleures compétitrices en termes de capacité d'exploitation des hôtes (Amat 2004), les résultats de Vincent Foray montrent clairement que face à des températures de développement faibles ou fortes, la fitness des femelles arrhénotoques égale ou dépasse celle des femelles thélytoques en termes de fécondité et de réserves énergétiques (**Foray *et al.* 2011, Foray *et al.* in prep.**). Ainsi, les conditions variables de température expérimentées dans la nature devraient alternativement être avantageuses soit pour les individus arrhénotoques, soit pour les individus thélytoques, permettant la coexistence des deux souches en compétition. Les résultats sur l'acclimatation au froid viennent compléter cette conclusion puisque les femelles arrhénotoques présentent généralement une meilleure tolérance aux stress hypothermiques que les femelles thélytoques, bien que ces dernières aient la capacité à s'acclimater lorsque la température développementale est basse **(Foray et al. soumis)**. Les femelles arrhénotoques pourraient

donc être favorisées pour faire face aux températures froides dues aux variations thermiques saisonnières, en début et fin de saison d'activité, et nycthémérales, la nuit et à l'aube.

V. canescens représente donc un système écologique pertinent pour tester si la variabilité environnementale favorise les stratégies plastiques de par la présence de conspécifiques dans des habitats très contrastés, situation rare dans le monde du vivant. Cependant, les conclusions de cette étude doivent être relativisées de part le facteur confondant entre le mode de reproduction, thélythoque ou arrhénotoque, et l'habitat. En effet, et comme attendu, la variabilité génétique au sein des femelles thélytoques est plus faible que celle mesurée chez les individus arrhénotoques (Schneider *et al*. 2002). La plasticité phénotypique et la variabilité génétique étant souvent proposées comme deux alternatives pour l'adaptation à des conditions hétérogènes, on s'attendrait donc à ce que les femelles thélytoques présentent un degré de plasticité phénotypique plus important que les arrhénotoques, ce qui est contraire à nos prédictions et aux résultats obtenus par Vincent Foray au cours de sa thèse. Afin de renforcer et généraliser ces conclusions sur la relation entre degré de plasticité phénotypique et variabilité environnementale, des comparaisons de plusieurs populations sont ainsi nécessaires.

Chapitre 3 - Changement climatique et évolution des interactions hôte-parasitoïdes

1. Introduction

Dans le premier chapitre de ce document, j'ai traité de l'adaptation des populations de drosophiles à la température et j'ai pu mettre en évidence que les normes de réaction des populations locales étaient bien différentiées, que ces variations avaient un déterminisme génétique et que la variabilité de la plasticité phénotypique entre populations était elle-même le fruit de la sélection naturelle. Dans le second chapitre, nous avons introduit de la variabilité environnementale dans l'analyse des normes de réaction et étudier les conséquences sur la coexistence de populations. Dans ce dernier chapitre, nous allons encore complexifier l'environnement en considérant l'effet de la température et plus généralement du réchauffement climatique sur des insectes parasitoïdes et leurs hôtes drosophiles.

S'il ne fait plus aucun doute que le changement climatique affecte la distribution des espèces et la composition des communautés (voir par exemple Rozensweig *et al*. 2008), l'estimation de son impact fait état de pertes d'espèces attendues variant de 3 à 78% (Thomas et al. 2004). Cette variabilité des scénarios est en partie due à l'imprécision des prédictions sur le réchauffement climatique en lui même, mais également au fait que la plupart des études restent centrées sur une seule espèce et ne prennent pas en compte l'ensemble de la communauté. En effet, quelle que soit la réponse des populations aux changements abiotiques du milieu (dispersion, réponse adaptative et/ou plasticité phénotypique), elles seront également confrontées à des changements au sein de la communauté, dans la distribution et la disponibilité en nourriture et en sites de reproduction, mais aussi dans les relations compétitives et dans le risque de prédation et de parasitisme. Les conséquences du changement climatique pour les populations et les espèces ne sont donc pas facilement prédictibles sans une étude à l'échelle des communautés (Berg *et al*. 2010, van der Putten *et al*. 2010).

Dans les systèmes hôtes-parasitoïdes, la spécificité de la relation impose de fortes contraintes sélectives aux partenaires, tout spécialement aux parasitoïdes qui sont totalement dépendants des hôtes pour leur développement. Par ailleurs, les parasitoïdes n'échappent pas aux contraintes climatiques qu'ils subissent à la fois de manière directe sur leur physiologie et leur phénologie, et de manière indirecte via la réponse des hôtes eux mêmes. L'interaction entre facteurs biotiques et facteurs climatiques est ici particulièrement forte, et on peut s'attendre à d'importantes hétérogénéités locales puisqu'à chaque situation géographique correspond une combinaison particulière de caractéristiques abiotique (la température) et biotique (les hôtes disponibles) du milieu où évoluent les parasitoïdes. On peut donc supposer

que, dans le cas d'une espèce parasitoïde cosmopolite suffisamment spécialisée, l'hétérogénéité locale du milieu de vie ait pu conduire à la différenciation de populations aux caractéristiques assez contrastées, et que la relation hôte-parasitoïde ne soit pas uniforme sur l'ensemble de l'aire géographique. Pour aborder ces problèmes, le modèle biologique utilisé est le complexe parasitaire associé aux drosophiles, modèle qui permet de concilier facilement études de terrain et expérimentation au laboratoire. Mes recherches se sont développées à partir d'une situation écologique précise, le sillon Rhôdanien, où à une échelle géographique réduite existent d'importantes variations clinales aussi bien sur les caractéristiques climatiques que dans la structure des communautés hôtes et parasitoïdes.

2. La situation écologique

2.1. Structuration des communautés drosophiles-parasitoïdes dans la vallée du Rhône

Dans la vallée du Rhône, à une échelle géographique réduite, existent d'importantes variations clinales aussi bien dans les caractéristiques climatiques (amplitude d'environ 4°C) que dans la structure des communautés hôtes et parasitoïdes. Le complexe majeur hôtes-parasitoïdes est formé essentiellement (plus de 75% des effectifs) des deux espèces jumelles *D. melanogaster* et *D. simulans* et de deux espèces de parasitoïdes larvaires *Leptopilina heterotoma* et *L. boulardi* (Eucoilidae : Hymenoptera) (**Figure 16**). Le long de l'axe nord-sud, les variations climatiques sont à l'origine d'une importante variation latitudinale de la structure des communautés (Allemand *et al*. 1999, Fleury *et al*. 2004, **2009**). Au sud, les communautés sont dominées par le couple *D. simulans*-*L. boulardi*, deux espèces très compétitives qui limitent l'abondance des autres espèces. Plus au nord, le couple majoritaire est composé de *D. melanogaster* et *L. heterotoma*. Cependant les études de terrain menées ces dernières années sur la phénologie des espèces montrent l'existence d'une situation plus complexe avec des variations d'abondance des différentes espèces non seulement en fonction de la latitude mais également en fonction de la période de l'année.

Figure 16 - Photo de la ponte d'une femelles de *L. boulardi* (Hymenoptera : Figitidae) dans une larve de *D. melanogaster*.

Avant d'aller plus loin, je vais présenter brièvement la technique d'échantillonnage utilisée dans la plupart de nos études. La technique utilisée consiste à poser plusieurs pièges contenant de la banane dans chaque station (une dizaine) qui sont laissés sur le terrain entre 10 à 15 jours selon des conditions climatiques, afin de laisser le temps aux drosophiles puis aux parasitoïdes de venir pondre dans les pièges. Les pièges sont ensuite rapportés au laboratoire

et les émergences sont prélevées trois fois par semaine. Puis elles sont utilisées soit pour fonder de nouvelles souches, soit placées dans l'alcool pour une identification et un comptage ultérieur. Le nombre d'émergence à dénombrer peut s'avérer considérable. Par exemple au cours de la campagne de piégeage réalisée durant la saison 2009 afin de déterminer la phénologie des espèces, onze stations avaient été choisies pour être échantillonnées à cinq reprises (d'avril à septembre). Au total, cette année là, au cours des 5 campagnes de piégeages plus de 300 000 drosophiles ont ainsi été identifiées et près de 70 000 parasitoïdes. Toutes ces campagnes de terrain ont été réalisées en collaboration avec Roland Allemand.

Ces études de terrain nous ont permis d'avoir une image assez fiable (les résultats obtenus sur plusieurs années concordent sur une tendance générale malgré l'existence d'une variabilité inter-année) de la dynamique de la communauté. En effet nous observons que si *D. melanogaster* est l'espèce prédominante au nord de la zone échantillonnée et *D. simulans* au sud, dans les zones intermédiaires (région de Valence), *D. melanogaster* laisse peu à peu sa place au cours de la saison à *D. simulans* qui devient l'espèce majoritaire à partir de début août (**Figure 17**). Parallèlement, les parasitoïdes présentent des variations spatiales et saisonnières, l'abondance de *L. heterotoma* dominante dans le nord diminue progressivement pour être remplacé par *L. boulardi* dans la zone intermédiaire (**Figure 17**).

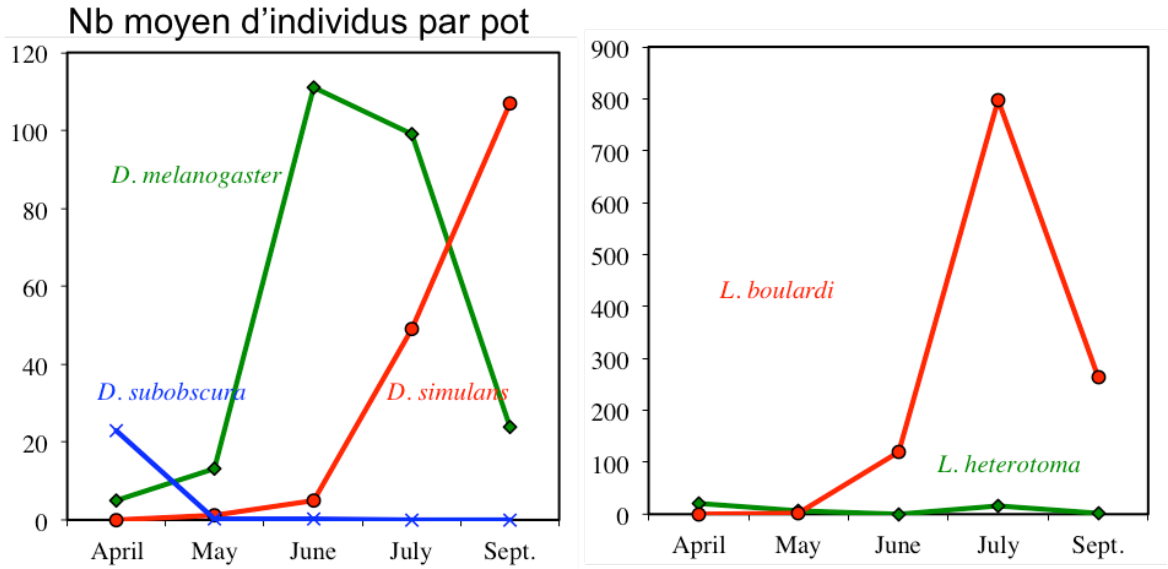

Figure 17 - Variation de l'abondance (nombre moyen d'individus par pot) des principales espèces de drosophiles (à gauche) et de parasitoïdes (à droite) au cours de l'année 2009 dans la station de Gotheron (Valence). Pour cette seule station, près de 6000 drosophiles et 15000 parasitoïdes ont été identifiés et dénombrés.

L. heterotoma et *L. boulardi* sont deux espèces ayant des préférences thermiques différentes, *L. boulardi* est une espèce méditerranéenne qui entre en diapause larvaire à des températures constantes inférieures à 20°C (Claret & Carton 1980) alors que *L. heterotoma* supporte des températures beaucoup plus froides et présente une quiescence à l'état adulte pendant l'hiver (Eijs 1999). Ces deux espèces diffèrent également par leur gamme d'hôtes : *L.*

heterotoma est une espèce généraliste pouvant se développer sur de nombreuses espèces de drosophiles alors que *L. boulardi* est une espèce spécialiste qui ne peut se développer sous nos climats que sur les deux espèces *D. melanogaster* et *D. simulans* avec une préférence pour *D. melanogaster* ; sa distribution géographique ne peut donc être liée uniquement à celle de ces deux hôtes. Grâce à ses caractéristiques thermiques différentes *L. heterotoma* peut être active plus rapidement au printemps, et peut utiliser pour son développement *D. subobscura* (espèce très tolérante au froid et présente très tôt au printemps) dès le début de la saison ce qui lui permet de faire face à la capacité compétitrice supérieure de *L. boulardi* dans le sud en début de saison. On voit donc ici l'importance considérable de la température sur la structuration des communautés, qui va agir directement sur la communauté de parasitoïdes mais également indirectement via leurs hôtes et les interactions compétitives entre espèces.

2.2. Modification de l'aire de répartition de *L. boulardi*

La limite nord de répartition de *L. boulardi* ainsi que la structure de la communauté hôtes-parasitoïdes dans la vallée du Rhône fait l'objet d'un suivi régulier depuis plusieurs années, réalisé au sein de notre équipe par Roland Allemand. Une étude fine effectuée sur deux années consécutives (septembre 1997 et 1998) dans la moyenne vallée du Rhône avait montré que l'abondance relative des deux espèces de *Leptopilina* s'inversait radicalement sur une zone de quelques dizaines de kilomètres, située à une trentaine de km au sud de Lyon (latitude 45.5°N) (Allemand *et al*. 1999). Au sud de cette zone, les deux espèces étaient présentes, mais *L. heterotoma* ne représentait plus qu'environ 5% de la communauté alors que *L. boulardi* était l'espèce dominante. Cependant au cours de ces dix dernières années, la limite septentrionale de *L. boulardi* s'est déplacée de plusieurs dizaines de kilomètres vers le nord suggérant une réponse de cette espèce à une augmentation de la température par une expansion de son aire de répartition.

Cette situation a constitué le point de départ du projet ANR CLIMEVOL sur « **l'évolution des interactions hôte-parasitoïdes en relation avec le changement climatique ; des molécules à la communauté »** porté par Jacques van Alphen puis par Joan van Baeren qui met en jeu quatre laboratoires : l'UMR 6553 Ecobio, Univ. Rennes 1, l'UMR 5558, l'EA 3900 Biologie des Entomophages, Univ. d'Amiens et l'UMR IBSV, Univ. Nice Sophia Antipolis.

Au sein de ce projet, notre équipe s'intéresse plus particulièrement aux effets du réchauffement climatique sur la communauté avec comme principales questions :

- Quelle est l'importance du changement climatique dans la zone étudiée ?
- Est-ce que le changement d'aire de répartition de *L. boulardi* est lié au réchauffement climatique ? et si oui par quels mécanismes *L. boulardi* va répondre à ce changement de l'environnement ?
- Quel est l'impact de l'arrivée de *L. boulardi* dans le nord sur la communauté et plus précisément sur *L. heterotoma* ?
- Quel est l'impact du réchauffement climatique sur l'ensemble de la communauté ?

Les deux premières questions font l'objet de la thèse d'Emilie Delava que je co-encadre avec Frédéric Fleury.

3. Réponse adaptative de *L. boulardi* face aux changements climatiques

Les objectifs de la thèse d'Emilie Delava sont (1) de comprendre si le changement d'aire de répartition de *L. boulardi* est lié au réchauffement climatique ou bien s'il s'agit d'une progression qui s'inscrit dans un contexte d'invasion historique ; (2) de déterminer les mécanismes mis en jeu : colonisation suite au changement de température sans adaptation, ou adaptation à des conditions nouvelles par plasticité ou adaptation génétique, ces hypothèses n'étant pas exclusives.

Pour répondre à ces questions, nous avons, dans un premier temps, examiné l'évolution de la température à l'échelle de la vallée Rhône/Saône dans le but de mettre en évidence un éventuel réchauffement et de comprendre comment la température augmente, notamment entre les saisons, mais aussi entre les stations, à une faible échelle géographique.

3.1. Le réchauffement climatique dans la vallée Rhône/Saône

Afin de quantifier le réchauffement climatique à l'échelle de la vallée Rhône/Saône, Emilie Delava a analysé des données de température quotidienne (températures maximale et minimale par jour) pour 10 stations réparties le long de la vallée Rhône/Saône, de 1979 à 2009. Ces stations étaient situées le plus près possible des stations de piégeage. Afin d'enlever une bonne partie de l'auto-corrélation, le jeu de données a été découpé par saison, puis Emilie a réalisé une simple régression linéaire sur les résidus, pour chaque station individuellement.

Table 3 – Evolution de la température moyenne par saison pour les 31 dernières années et pour 10 stations de la vallée Rhône/Saône. Afin d'enlever la majeure partie de l'auto-corrélation, nous avons découpé le jeu de données par saison, puis nous avons fait une simple régression linéaire sur les résidus, pour chaque station individuellement. En rouge, les résultats significativement différents entre 1979 et 2009.

	Latitude (°N)	Printemps (°C)	Été (°C)	Automne (°C)	Hiver (°C)
Saint Marcel	46,8	**+1,93**	-0,16	+0,56	+0,93
Romenay	46,5	**+3,03**	**+1,81**	+1,16	+1,34
Romanèche	46,1	**+3,74**	**+2,34**	**+1,74**	+1,57
Limonest	45,8	**+3,18**	**+1,94**	+1,13	**+1,73**
Saint Genis Laval	45,7	**+3,02**	+1,39	+0,73	+1,38
Mornant	45,6	**+2,79**	+1,06	+0,40	+1,31
Saint Sorlin en Valloire	45,3	**+2,56**	+1,10	+0,56	+1,03
Annonay	45,2	**+2,92**	**+1,49**	**+1,22**	+1,16
Saint Marcel lès Valence	44,9	**+2,89**	+1,09	+0,94	+1,37
Montélimar	44,5	**+2,39**	+0,76	+0,79	+1,28

Les résultats sont assez inattendus puisque qu'un important réchauffement climatique de l'ordre de 2,8 °C a été observé au printemps dans les 10 stations. Une hausse significative a également été observée dans 4 stations en été. En revanche, nous n'avons pas pu montrer de hausse significative de la température moyenne en automne et en hiver (**Tableau 3**). Un autre résultat intéressant est l'augmentation de la température plus forte dans les stations situées au nord que dans celles du sud, les températures du nord enregistrées ces dernières années se rapprochant des températures du sud enregistrées il y a 30 ans.

3.2. Relation entre la présence de *L. boulardi* et la température

La forte augmentation des températures observée au cours de ces dernières années au printemps et dans le nord de notre zone d'échantillonnage pourrait donc être une des causes de la progression de l'aire de répartition de *L. boulardi*, mais cette relation est difficile à mettre en évidence. En laboratoire, plusieurs données existent concernant la gamme thermique compatible avec le développement de *L. boulardi*. Cette espèce présente une diapause au stade larvaire induite par de basses températures, 98% des larves entrent en diapause lorsque le développement est réalisé à une température constante de 17,5°C, 50% à 20°C et 0% à 25°C (Claret & Carton 1980). L'induction de cette diapause est indépendante de la photopériode et elle peut être levée par le transfert des larves à 25°C. Cependant, des expériences réalisées par Emilie Delava sur l'entrée en diapause chez cette espèce, montrent qu'une faible fluctuation (10h à 16°C puis 16h à 23°C) suffit pour qu'il n'y ait plus de diapause des larves de *L. boulardi* (30% de diapause à 23°C constant *vs* 0% en régime fluctuant).

Afin d'essayer de tester le rôle limitant de la température sur l'abondance de cette espèce dans les conditions naturelles, nous avons réalisé en 2010 une campagne d'échantillonnage sur 3 clines altitudinaux (**Figure 18**) dans trois vallées vers l'Ouest à partir de la zone centrale de répartition de *L. boulardi*. Vingt-cinq stations ont été échantillonnées : 8 dans le cline le plus au sud (Lat. : 44,7°N), 9 dans le cline intermédiaire (Lat. : 45°N) et 8 dans le cline le plus au nord (Lat. : 45,3°N). Nous avons essayé dans la mesure du possible de trouver des stations aux mêmes altitudes dans les trois vallées. Pour chaque station, 4 à 8 pièges ont été laissés pendant 2 semaines sur le terrain avant d'être ramenés au laboratoire, les émergences de drosophiles et de parasitoïdes (au total plus de 92500 drosophiles et 42300 parasitoïdes) ont été dénombrés. Comme attendu, l'altitude est très fortement corrélée avec la température de chaque station (r=-0,9), et nous observons une diminution significative de l'abondance moyenne observée dans chaque station de *L. boulardi* avec l'altitude (r=-0,75), (Figure 17). Les drosophiles qui constituent la principale ressource des parasitoïdes étant en forte quantité dans tous les pièges, ne constituent donc pas un facteur limitant à la présence de *L. boulardi*. Même si l'analyse plus fine de cette étude est en cours, les données obtenues suggèrent le rôle important de la température comme variable pouvant agir sur l'abondance de cette espèce.

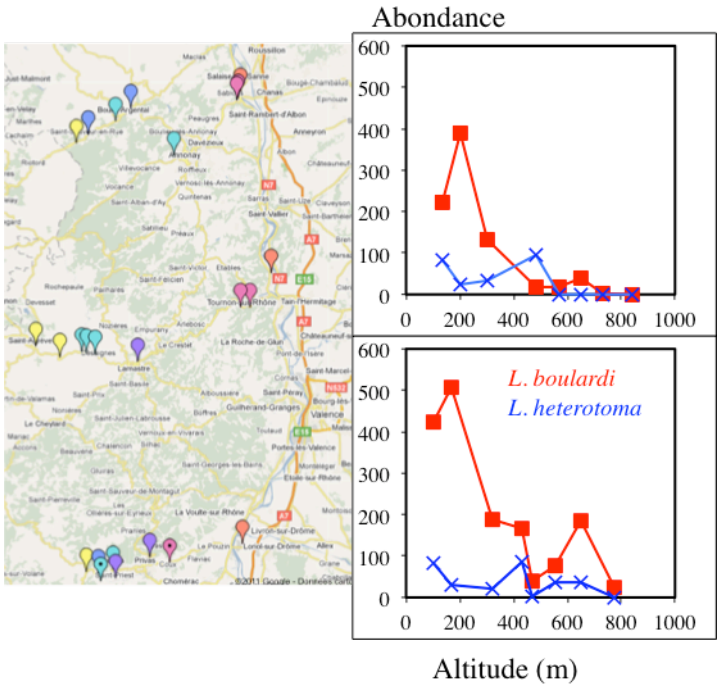

Figure 18 – A gauche : situation géographique des populations échantillonnées dans les trois clines altitudinaux à l'ouest de la vallée du Rhône. A droite : variation d'abondance (nombre moyen d'individu par pot) de *L. boulardi* et *L. heterotoma* en fonction de l'atitude (m) pour deux clines, celui le plus au nord (lat : 45,3°N) et celui le plus au sud (lat : 43,7°N).

3.3. Adaptation locale des normes de réaction chez *L. boulardi*

Ces échantillonnages de terrain ne permettent que de dessiner des tendances mais pas de trancher quant à l'importance de tel ou tel facteur, l'hétérogénéité environnementale étant trop complexe dans la nature. Tester des hypothèses plus précises nécessite de passer par le laboratoire avec un contrôle des facteurs environnementaux. Afin de comprendre par quels mécanismes les populations de *L. boulardi* répondent au changement climatique, la plasticité phénotypique de plusieurs traits d'histoire de vie en fonction de la température de développement a été comparée entre quatre populations, 2 dans la zone centrale de distribution de *L. boulardi* (Gotheron, lat : 44,9°N et Eyguières, lat :43,7°N), et 2 dans l'aire nouvellement colonisée (St Maurice de Beynost, lat : 45,8°N et Ste Foy-lès-Lyon, lat : 45,7°N). Les températures de développement ont été choisies de façon à mimer les conditions naturelles. Pour cela, les températures horaires de 7 stations de piégeages réparties le long de la vallée Rhône/Saône ont été enregistrées et la courbe moyenne de fluctuations de température au cours d'une journée type dans ces 7 stations pour les mois de juillet et août 2009 a été calculée. Cette courbe type avait une valeur moyenne de 22.7°C. Quatre régimes thermiques ayant des cycles identiques à cette courbe type mais dont la valeur moyenne variait (19,7, 21,2, 22,7, et 24,2°C) ont ainsi été utilisés. L'utilisation d'un régime thermique fluctuant au cours du développement présente le double intérêt de se rapprocher des conditions naturelles et de s'affranchir de l'entrée en diapause des individus aux basses températures.

Plusieurs traits d'histoire de vie ont été mesurés. Le résultat le plus intéressant concerne la survie adulte (**Figure 19**). En effet, pour ce caractère, nous observons une plasticité phénotypique importante (et attendue) en fonction de la température de développement, mais également des variations génétiques entre populations et une interaction génotype × environnement significative. Pour les populations du nord, la survie diminue régulièrement

lorsque la température de développement augmente, allant en moyenne de 10,9 jours à 19,7°C à 8,8 jours à 24,2°C. Ces résultats sont en accord avec ce qui est généralement décrit dans la littérature chez les ectothermes, la longévité est plus forte lorsqu'il fait froid et pour les populations de faible latitude (Munch & Salinas 2009). Pour les populations du sud, la survie diminue lorsque la température augmente (en moyenne 9,3 jours à 19,7°C) jusqu'à une valeur minimum (en moyenne 8,3 jours à 22,7°C) puis ré-augmente au delà de cette valeur. Ainsi, si les deux populations du nord ont une survie plus importante que celles du sud aux basses températures, cette tendance disparaît à la température la plus élevée (24,2°C).

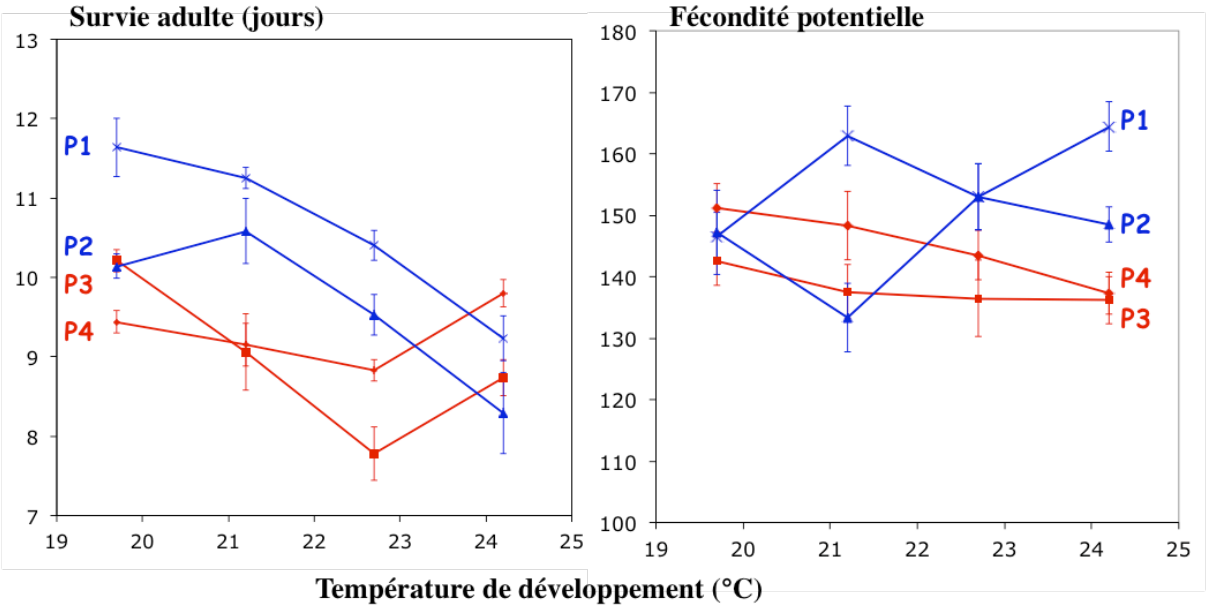

Figure 19 – Normes de réaction de deux caractères liés à la fitness, la survie adulte (en jours) à gauche et la fécondité potentielle à droite en fonction de la température de développement (en °C) pour 4 populations de *L. boulardi* : deux populations provenant de l'aire centrale (P3 : Gotheron et P4 : Eyguières) et deux populations de l'aire nouvellement colonisée (P1 : St Maurice et P2 : Ste Foy-lès Lyon). Quatre régimes thermiques fluctuants ont été utilisés au cours du développement, l'abscisse de la figure correspond à la valeur moyenne de chaque cycle thermique (cf texte). La fécondité potentielle est estimée par le nombre d'œufs dans un ovaire. La survie des adultes placés après l'émergence dans des tubes sur un coton humide sans nourriture et sans hôtes est estimée quotidiennement.

Pour la fécondité potentielle, un résultat assez surprenant a été obtenu puisque nous n'observons pas de variations significatives entre températures de développement contrairement à ce qui est généralement décrit dans la littérature (par exemple Ris *et al*. 2004 chez *L. heterotoma*). L'utilisation d'un régime thermique fluctuant pourrait expliquer cette absence d'effet de la température de développement. Les différences entre populations sont également très faibles puisque seule la population P1 (St Maurice), la plus au nord, présente une fécondité potentielle significativement plus élevée par rapport aux trois autres populations. Pour ce caractère, l'interaction population × température de développement n'est pas significative.

Les résultats obtenus suggèrent une adaptation génétique des populations à la température, les populations du nord semblent être mieux adaptées aux températures froides et une tendance inverse est observée pour la température la plus chaude. Cette adaptation

s'accompagne d'une modification de la forme des normes de réaction pour la survie adulte. Deux hypothèses difficiles à différencier permettent d'expliquer ce résultat : soit les populations du nord ont réussi à s'adapter très rapidement à leurs nouvelles conditions climatiques (automne et hiver plus froids), soit les différences observées reflètent les différences qui existaient déjà entre populations nord et sud qui se sont simplement déplacées vers le nord. Ne connaissant pas la valeur de ce caractère dans les populations de *L. boulardi* au sud il y a 10 ans, il est difficile en l'état de choisir entre ces deux hypothèses et dans ce contexte, il serait intéréssant de réaliser les même expériences sur des populations plus au sud de l'aire de répartition.

3.4. Conclusion

Les premiers résultats obtenus par Emilie Delava montrent clairement un réchauffement climatique significatif dans la zone étudiée. En parallèle, nous avons mis en évidence la modification de l'aire de répartition d'une espèce, *L. boulardi*, dont la limite septentrionale s'est déplacée de plusieurs dizaines de km en moins de 10 ans. Deux hypothèses peuvent donc être proposées pour expliquer cette remontée vers le nord. Soit *L. boulardi*, espèce originaire du pourtour méditerranéen, poursuit une progression débutée il y a quelques dizaines d'années et qui s'inscrit dans un contexte d'invasion historique, soit son changement d'aire de répartition est directement lié aux changements des conditions environnementales. Même si, avec nos connaissances actuelles, il est difficile de trancher entre ces deux hypothèses, les résultats obtenus dans la nature (variations de l'abondance dans les gradients altitudinaux) et en laboratoire (induction de diapause aux basses températures) sur l'importance de la température chez cette espèce orientent néanmoins nos conclusions vers la deuxième hypothèse.

Le réchauffement climatique mis en évidence dans la vallée du Rhône montre que l'augmentation des températures n'est significative qu'au printemps, les températures hivernales continuent donc de constituer un environnement défavorable à *L. boulardi*. Dans ces conditions, une question se pose sur l'origine des populations échantillonnées dans le nord de l'aire de répartition : est-ce que ces populations sont capables de s'installer en s'adaptant à ces nouvelles conditions environnementales ou est-ce que nous nous trouvons dans un système source-puit avec chaque année un flux d'individus qui se sont développés plus au sud et remontent vers le nord. Les différences de normes de réaction obtenues pour la survie larvaire entre les populations nord et sud, suggèrent une installation et une adaptation des populations septentrionales.

Afin d'étudier plus finement la structuration génétique des populations, l'intensité des flux de gènes entre les populations et la capacité dispersive de *L. boulardi*, l'utilisation de marqueurs moléculaires neutres s'avère nécessaire. Dans ce but, un effort d'échantillonnage important a été réalisé en 2010 afin de pouvoir disposer d'un nombre suffisant de populations dans l'aire centrale (8 populations réparties selon un transect de 124 km) et dans l'aire marginale (7 populations selon un transect de 126 km). Le type de marqueurs à utiliser a fait l'objet de nombreuses discussions au sein de l'équipe. Dans un premier temps, nous nous étions orientés vers des marqueurs AFLP, mais les expériences préliminaires réalisées au cours de son stage de M2 par Maxime Nardin montraient l'existence de peu de marqueurs

polymorphes. Les opportunités liées aux progrès spectaculaires réalisés ces dernières années sur les techniques de séquençage haut débit, couplées à leur démocratisation économique nous ont finalement encouragé à développer un nouveau type de marqueur, les RADSeq (Restriction site-associated DNA sequencing) dont le but est de séquencer les régions associées à des sites de restriction. Les RADSeq combinent deux techniques de biologie moléculaire avec un séquençage Illumina® : l'utilisation d'enzymes de restriction pour couper l'ADN en fragments (comme pour les AFLP) et la ligation de chaque individu avec une séquence spécifique tag (étiquette) permettant de les identifier (Davey & Blaxter 2011). Cette technique devrait permettre d'avoir accès à un nombre extraordinairement plus grand de marqueurs, d'une part parce que l'ensemble des sites de restriction sont échantillonnés (et non pas une sous partie des fragments correspondant aux bases sélectives comme pour les AFLP) et d'autre part parce que nous aurons accès directement aux séquences (contrairement aux AFLP pour lesquels les bandes ne sont définies que par leur taille). Nous espérons ainsi avoir des informations pertinentes pour l'analyse de la structuration génétique de nos populations à une échelle très fine.

4. Impacts des changements environnementaux sur la communauté

A l'échelle de la communauté, l'impact de l'augmentation de la température est complexe car on s'attend à observer un effet direct de la température sur le parasitoïde et indirect *via* les autres espèces en compétition et les espèces hôtes. Afin de simplifier la situation, je présenterai dans un premier temps les travaux que nous avons mené sur *L. heterotoma*, la principale espèce compétitrice de *L. boulardi*, puis ceux effectués sur la communauté drosophiles.

4.1. …sur l'espèce compétitrice

Dans la vallée du Rhône, se superpose à la structuration des communautés une importante différentiation génétique des populations du parasitoïde *L. heterotoma* pour un grand nombre de caractères. Les populations méditerranéennes (qui sont sympatriques avec *L. boulardi*) montrent une activité locomotrice plus forte confirmant les résultats obtenus sur les rythmes circadiens d'activité (Fleury *et al*. 1995). La différenciation génétique est encore plus nette pour la fécondité (**Pub en préparation**) qui montre un cline latitudinal dans la vallée du Rhône confirmant des tendances déjà observées entre les populations nord et sud (Fleury *et al*. 2004, Ris *et al*. 2004). Ce cline de fécondité observé pour la première fois en 1995 a été confirmé en 2010 (**Figure 20**). Les résultats obtenus à 15 ans d'écart ne sont pas différents que ce soit au niveau des valeurs moyennes ou des pentes du cline.

Les clines latitudinaux sont connus chez de nombreux insectes, cependant, alors que ces gradients apparaissent en général à l'échelle des continents, l'échelle spatiale est ici très réduite. De plus, ce sont les génotypes méridionaux qui sont les plus grands et les plus féconds (la différence entre populations nord et sud atteint une centaine d'œufs en moins de 400 km), alors qu'en général, c'est une relation inverse qui est décrite chez les insectes (**Gibert et al. 2004a**). Pour comprendre ce cline, il faut donc rechercher des mécanismes particuliers, notamment en relation avec la vie parasitaire.

La première hypothèse fait appel à la présence exclusivement méditerranéenne de *L. boulardi*, qui pourrait être responsable d'un déplacement de caractères par compétition et d'une augmentation de la fitness des populations méridionales de *L. heterotoma*. En effet, d'après l'hypothèse de Price (1974), les organismes souffrant d'une mortalité larvaire importante du fait de la compétition, devraient investir plus dans la fécondité. Un argument en faveur de cette hypothèse est donné par une expérience réalisée en laboratoire (expérience réalisée à une seule température constante de 25°C) dans laquelle une population de *L. boulardi* était mise en compétition avec plusieurs populations de *L. heterotoma* (3 populations du sud de la vallée du Rhône et 3 populations du nord) (**Fleury *et al.* 2009**). Dans cette expérience, si *L. boulardi* gagnait toujours la compétition (la proportion de *L. boulardi* dans la descendance était toujours supérieure à 70%), les populations du sud de *L. heterotoma* présentaient une capacité compétitrice significativement plus élevée que les populations du nord. Le cline de latitude observé pour la fécondité chez *L. heterotoma* pourrait donc être le résultat d'un effet indirect de la température *via* son impact sur la distribution de *L. boulardi*.

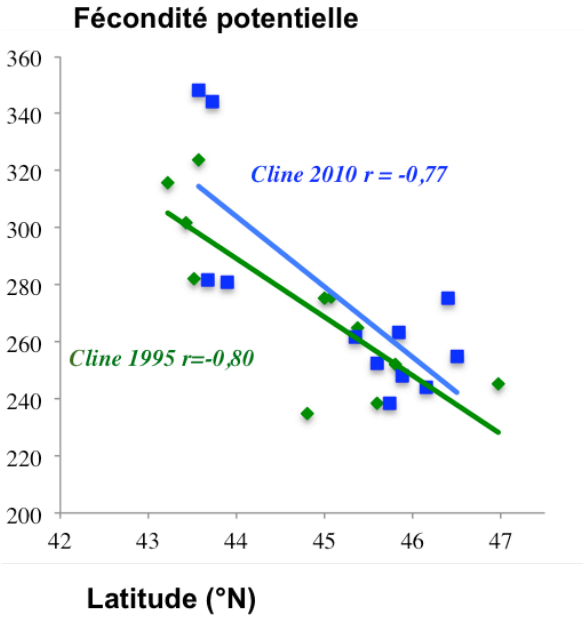

Figure 20 – Clines de fécondité potentielle en fonction de la latitude de la population d'origine chez différentes populations de *L. heterotoma*. Chaque point correspond à la valeur moyenne par population, les droites correspondent aux droites de regression. En bleu le cline mesurée en 1995 et en rouge, le cline mesuré en 2010. La fécondité potentielle est estimée par le nombre d'œufs dans un ovaire (multiplié par deux) de femelles après un développement en laboratoire à 25°C sur *D. melanogaster*.

Cependant, si cette hypothèse permet d'expliquer le cline observé il y a 15 ans, il est plus difficile de comprendre pourquoi ce cline s'est maintenu à l'identique alors que la distribution de *L. boulardi* (et donc la pression compétitive) s'est déplacée vers le nord. On s'attendait à trouver une fécondité plus élevée dans les populations de *L. heterotoma* nouvellement en contact avec *L. boulardi* par rapport aux valeurs mesurées il y a 15 ans. L'arrivée de *L. boulardi* étant récente dans ces zones, il est cependant possible que la réponse adaptative n'ait pas encore eu lieu.

Une deuxième hypothèse pour expliquer la différentiation génétique des populations de *L. heterotoma* s'appuie sur les résultats de Nicolas Ris (thèse 2003) qui a mis en évidence le rôle de l'interaction entre le génotype du parasitoïde, l'espèce utilisée comme hôte et la

température de développement sur le succès parasitaire. Pour les trois traits de fitness étudiés (fécondité, survie larvaire et durée de développement), le génotype méridional possède la meilleure performance dans la plupart des cas. Un résultat particulièrement intéressant concerne la fécondité : entre 18 et 26°C, le génotype méridional possède un nombre d'œufs supérieur quel que soit l'hôte de développement, avec un avantage qui peut atteindre 40% à 26°C sur *D. simulans* (**Figure 21**). Toutefois cet avantage disparaît complétement à 14°C sur *D. simulans* et *D. subobscura*, et s'inverse même lorsque le développement a lieu sur *D. melanogaster*.

Ces résultats montrent donc que la température peut avoir un effet direct sur le parasite mais aussi indirect en modifiant l'adéquation à certains hôtes. Nous allons voir dans le dernier paragraphe que si la température peut agir sur le parasitoïde *via* son développement sur l'hôte, elle peut agir de façon réciproque sur les populations d'hôtes *via* les parasitoïdes.

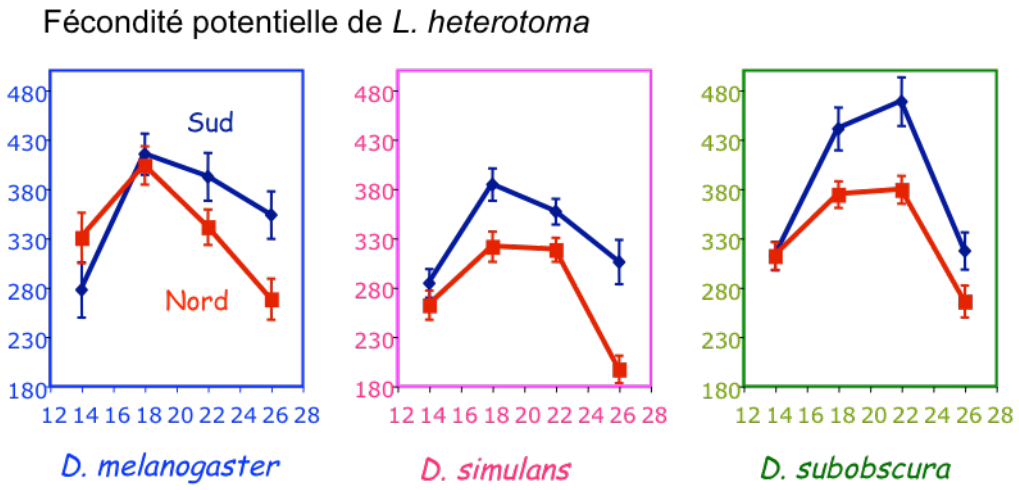

Figure 21 – Normes de réaction de la fécondité potentielle en fonction de la température de développement pour deux génotypes de *L. heterotoma* (un de la région lyonnaise en bleu et un méditerranéen en rouge). La fécondité potentielle est estimée par le nombre d'œufs dans un ovaire d'une femelle (multiplié par deux) qui s'est développée dans l'une des trois espèces : *D. melanogaster* à gauche, *D. simulans* au milieu et *D. subobscura* à droite. D'après Ris *et al.* 2004.

4.2. …sur la communauté des drosophiles

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, la température a un effet considérable sur le développement des drosophiles, et donc indirectement sur la qualité du développement du parasitoïde (**Figure 21**). Donc, la question qui se pose concerne l'impact du réchauffement climatique observé dans la vallée du Rhône sur la communauté drosophile.

Les deux espèces majoritaires de la communauté sont *D. melanogaster* et *D. simulans*. Ces deux espèces sont natives d'Afrique tropicale (Lachaise & Silvain 2004) mais ont colonisé et proliféré sous les climats tempérés. Elles ont fait l'objet de nombreuses études en laboratoire comparant notamment leur réponse à la température et leur préférence thermique avec des résultats parfois contradictoires (**David *et al.* 2004b**). Dans la nature, le suivi de la communauté de drosophiles de la vallée du Rhône a été effectué à plusieurs reprises en 1995,

2001 et 2009 avec des objectifs un peu différents à chaque fois, ce qui se traduit par des différences dans les stations d'échantillonnage. Par exemple, la campagne de 1995 réalisée par Roland Allemand, visait à connaître la communauté sur l'ensemble de l'année, ainsi seulement deux stations avait été échantillonnées (Allemand *et al*. 1999). Un autre problème concernant le suivi des populations sur le long terme est que certaines stations peuvent être fortement modifiées voire disparaître au cours des années, c'est le cas par exemple de la station dite « Pommier » qui a été complètement rasée en 2010. Au finale, une seule station a été suivie de manière identique tout au long d'un année au cours de ces 3 ans, Gotheron (lat : 45°N). Cette station présente l'intérêt d'être localisée dans la zone intermédiaire de transition entre les espèces de drosophiles et de parasitoïdes dans la vallée du Rhône avec un remplacement progressif au cours de l'année de *D. melanogaster*, fortement présente en début de saison par *D. simulans* en fin de saison (Figure 17). Cette progression de *D. simulans* peut être une conséquence soit d'une augmentation des interactions compétitives entre espèces de drosophiles due aux conditions climatiques devenant plus favorables pour *D. simulans* soit d'un effet de la composition de la communauté de parasitoïdes.

Une expérience réalisée par Fleury *et al*. (2004) dans des cages à populations (**Figure 22**) permet de favoriser la seconde hypothèse, en démontrant l'existence d'une interaction entre la température de développement et la présence d'un parasitoïde sur l'issue de la compétition entre les deux espèces *D. melanogaster* et *D. simulans*.

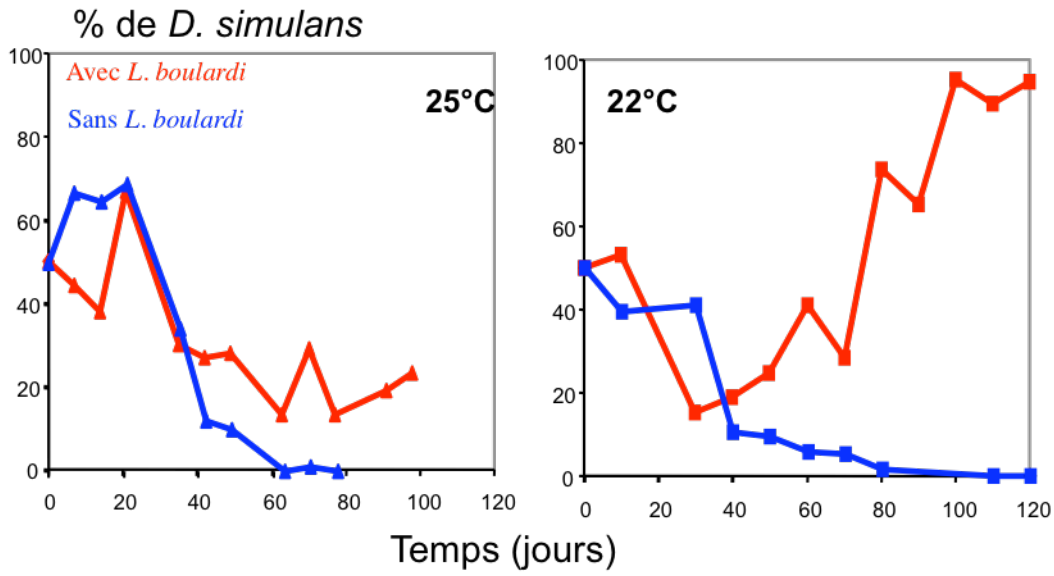

Figure 22 – Issue de la compétition en cage à populations au cours des générations entre les deux espèces *D. melanogaster* et *D. simulans* en présence (en rouge) et en absence (en bleu) de *L. boulardi* à deux températures 22 et 25°C. A chaque température, 3 cages à populations sans parasitoïde et 3 cages avec parasitoïdes sont comparées. Toutes les cages ont démarré avec 50% de chaque espèce de drosophiles et les parasitoïdes sont introduits toutes les semaines dans chaque cage (200 femelles/cage/semaine). D'après Fleury *et al.* 2004.

Lorsque ces deux espèces sont mises en compétition à 25°C, *D. melanogaster* gagne la compétition en présence et en absence de *L. boulardi*. Par contre lorsque l'expérience a lieu à 22°C, *D. simulans* gagne la compétition en présence du parasitoïde. Ainsi la plus faible abondance de *D. simulans* au nord pourrait être due à l'absence locale de *L. boulardi* et à la capacité compétitive supérieure de *D. melanogaster* sous ces conditions climatiques. Au final, on peut voir que la compréhension de l'impact du réchauffement climatique nécessite la connaissance de la dynamique de cette communauté, de celle des parasitoïdes et leurs interactions.

Le réchauffement climatique a-t'il un impact sur la communauté de drosophiles ? Pour le moment, nous n'avons pas assez de données pour répondre à cette question. Mais si l'on compare les données obtenues à Valence sur les trois années pour lesquelles la phénologie des communautés a été étudiée, il semble qu'une tendance se dessine en ce qui concerne le pourcentage de *D. simulans* par rapport à *D. melanogaster* (**Figure 23**). La proportion de *D. simulans* semble en effet augmenter de plus en plus tôt au cours des années, suggérant un impact de l'augmentation de la température sur la distribution de cette espèce. Mais des analyses plus poussées sont nécessaires afin de pouvoir conclure sur cette question.

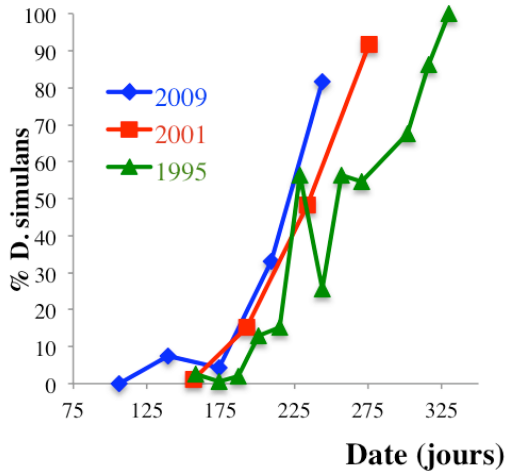

Figure 23 – Pourcentage de *D. simulans* (par rapport à *D. melanogaster*) à la station de Gotheron (Valence) au cours de l'année pour les trois campagnes de terrain de 1995, 2001 et 2009.

5. Conclusions

La situation de la communauté drosophiles frugivores/parasitoïdes dans la vallée du Rhône/Saône constitue une situation idéale pour étudier l'impact de la température et plus particulièrement du réchauffement climatique sur l'ensemble d'une communauté car les espèces en présence sont clairement identifiées, et l'échelle géographique relativement réduite favorise les études de terrain. Cette zone géographique est riche en arbres fruitiers qui constituent la ressource principale des espèces de drosophiles hôtes de ces parasitoïdes.

Cependant, les résultats de nos échantillonnages ne sont pas complétement satisfaisants et permettent d'illustrer les limites des études de terrain à l'échelle d'une communauté. Comme je l'ai indiqué précédemment, la technique de piégeage qui consiste à laisser une dizaine de pièges pendant une quinzaine de jours sur le terrain puis à dénombrer toutes les émergences

constitue une masse de travail considérable et des connaissances spécifiques (identification des espèces) que j'effectue avec Roland Allemand. Plusieurs paramètres difficilement contrôlables peuvent biaiser la qualité de l'échantillonnage parmi lesquels les plus aléatoires qui sont bien sûr les conditions climatiques, la température, les précipitations et la force du vent, sont autant de variables susceptibles d'avoir un impact considérable sur le contenu des pièges. Par ailleurs, les sites de piégeage sont déterminés par la présence d'arbres fruitiers. Il s'agit soit de vergers de producteurs de fruits, soit de stations expérimentales INRA (Gotheron, Avignon), soit dans de rares cas de jardins chez des particuliers. Ainsi l'habitat, le type d'essence d'arbres, la fréquence et l'intensité des traitements insecticides peuvent varier d'un site à l'autre et sont, là aussi, difficilement contrôlables. Une fois ramenés en laboratoire, les pièges sont conservés pendant environ 6 semaines, durée nécessaire pour avoir l'ensemble des émergences, et constituent des micro-écosystèmes dans lesquels on peut noter la présence de bactéries, de champignons, d'acariens et outre nos espèces de drosophiles et de parasitoïdes, de plusieurs autres espèces d'arthropodes qui interviennent dans la communauté, que ce soit en tant que prédateurs (guêpes, araignées) ou de compétiteurs (coléoptéres…).

Réaliser des suivis de terrain constitue donc un travail fastidieux et souvent frustrant de par la quantité et la qualité des données récoltées par rapport à la quantité de travail nécessaire pour les obtenir. De plus, ce type d'expériences devient incompatible avec la tendance actuelle dans la recherche qui valorise de plus en plus des projets sur une courte période. Pourtant comprendre l'impact du réchauffement climatique sur les communautés ne peut se limiter à des études en laboratoire sur l'impact de la température sur tel ou tel caractère, qui ne peuvent se substituer à l'échantillonnage de terrain, indispensable à la prise en compte de la complexité des interactions mises en jeu.

Nos résultats ont ainsi permis de mettre en évidence des interactions complexes entre la température, les génotypes des espèces de parasitoïdes en compétition et les espèces hôtes (**Figure 24**). Des études complémentaires sur le terrain (échantillonnage plus précis) et en laboratoire (protocoles combinant la variabilité des températures, les espèces hôtes et les génotypes des parasitoïdes) sont donc nécessaires pour espérer démêler les interactions complexes mises en évidence et prédire les effets du réchauffement climatiques à l'échelle de la communauté.

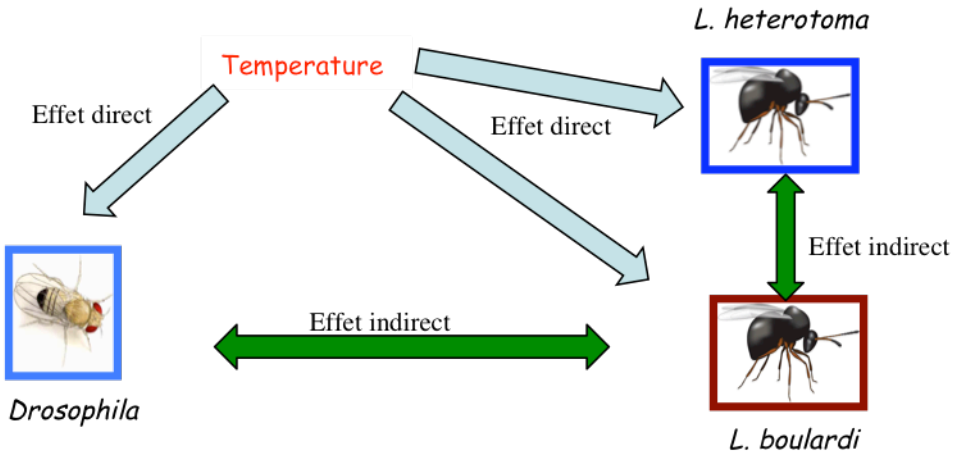

Figure 24 – Effets direct et indirect de la température sur les interactions hôtes – parasitoïdes

Discussion générale

Mes recherches ont porté sur l'influence de la température sur les variations phénotypiques chez différents ectothermes en considérant plusieurs caractères. Chaque modèle biologique a permis d'aborder ce domaine sous des angles différents et je voudrais maintenant essayer de faire un bilan des apports de ces différentes approches sur quelques uns des thèmes qui me semblent les plus pertinents.

1. Quels traits considérer dans les études sur la plasticité phénotypique ?

1.1. L'individu est une mosaïque de traits

La plasticité phénotypique correspond à la capacité de certains traits d'un génotype à répondre aux variations environnementales. La plasticité phénotypique étant la propriété d'un trait donné dans un environnement donné il est incorrect de considérer un génotype comme étant plus ou moins plastique qu'un autre : un génotype peut être plastique pour certains traits dans une gamme d'environnement donné, mais non plastique pour d'autres traits dans le même environnement (Bradshaw 1965, Sultan 1995, Pigliucci 2001, Richards *et al*. 2006). Chaque individu peut ainsi être considéré comme une mosaïque de traits ayants des niveaux de plasticité phénotypique différents (Ghalambor *et al*. 2007). Cette notion a été parfaitement illustrée par l'étude des normes de réaction de différents caractères morphologiques chez la drosophile. Nous avons en effet mis en évidence que les formes des normes de réaction pouvaient être très différentes en fonction du caractère mesuré au sein d'un même individu. Selon le trait considéré, la forme peut être soit une droite, soit une courbe avec un maximum ou un minimum (nombre d'ovarioles, nombre de soies sternopleurales, taille), soit une sigmoïde (pigmentation abdominale, rapport taille de l'aile et du thorax). L'étude d'une telle variété de forme nécessite la description de ces courbes que nous avons réalisée en utilisant des ajustements polynomiaux permettant la caractérisation des courbes par différents paramètres et la comparaison entre populations et entre espèces.

1.2. Traits de fitness vs non-fitness

Cependant, la plasticité phénotypique de traits morphologiques et physiologiques ne correspond pas forcément à celle de la fitness des individus (Richards *et al*. 2006). Au contraire, on peut considérer que la norme de réaction la plus favorable pour la fitness devrait être invariable et plate ; ceci pouvant être réalisé grâce à la plasticité des traits morphologiques et physiologiques influençant la fitness (Schlichting & Smith 2002). Cette notion est importante pour comprendre celle de la relation entre niche écologique d'une espèce et la plasticité phénotypique de traits liés à la fitness. Les espèces considérées comme généralistes d'un point de vue écologique seraient composées d'individus capables de maintenir leur fitness dans une large gamme d'environnements, alors que les individus

spécialistes auraient une valeur de fitness maximale et supérieure à celle des généralistes dans une gamme restreinte d'environnements (Sultan 2001). Ce type d'études est pour le moment relativement rare pour deux raisons : 1) la nécessité de mesurer la plasticité phénotypique de traits liés à la fitness est souvent difficile et laborieuse, ce qui fait que dans la plupart des cas ce sont des proxy plus ou moins fiables qui sont utilisés ; 2) le besoin d'un modèle biologique permettant la comparaison de niveau de plasticité phénotypique de populations soumises à des conditions environnementales différentes (Sultan 2001).

Ce point a été abordé chez *Venturia canescens* chez qui nous avons mis en évidence l'existence de normes de réaction très différentes pour les caractères liés à la fitness tels que la fécondité, entre souches vivant dans les conditions naturelles et donc soumises aux fluctuations environnementales, qui présentent des normes de réaction de type 'généraliste', et les souches vivant dans les habitats anthropiques, milieu tamponné exprimant des normes de réaction de type 'spécialiste'. Ces normes de réaction pour les traits liés à la fitness sont réalisées *via* différents niveaux de plasticité phénotypique pour les traits sous jacents, par exemple la concentration de molécules cryoprotectantes à basse température. Cependant, même parmi les traits liés à la fitness, on observe des différences de normes de réaction. Par exemple, la taille, la fécondité (stocks d'œufs matures) et le taux de croissance développementale ont des valeurs maximales exprimées respectivement pour les températures basses, intermédiaires et chaudes. Pourtant, ces trois traits sont classiquement présentés comme étant liés à la fitness et on s'attend donc à ce qu'ils soient optimisés pour les mêmes conditions. Une explication réside dans le jeu des contraintes (par exemple la « Temperature Size Rule », Atkinson, 1994 ; les règles de la thermodynamique, Hochachka & Somero, 2002, la vitesse des réactions enzymatiques Davidowitz & Nijhout 2004) s'appliquant à ces traits et qui sont susceptibles d'être différentes en fonction du caractère considéré. Une autre explication réside dans l'existence possible de trade-off entre caractères et/ou entre environnements, la corrélation entre traits pouvant être fortement dépendante des conditions environnementales. Chez la drosophile, la corrélation entre la longueur de l'aile et celle du thorax, deux caractères permettant une estimation de la taille des individus, est très forte mais varie en fonction de la température de développement utilisée (**Karan *et al.* 2000**). Chez *V. canescens*, la corrélation entre la taille et les autres traits liés à la fitness (stocks d'œufs matures et longévité) dépend également des conditions environnementales (**Pub en préparation**).

L'ensemble des résultats montre donc que le choix des caractères à considérer va dépendre de la question biologique que l'on se pose mais aussi des contraintes expérimentales liées au modèle biologique. Lorsqu'on s'interesse à la valeur adaptative de la plasticité phénotypique, il est souhaitable d'utiliser des traits liés à la fitness, la fécondité et la longévité semblent être de bons proxy même si leur estimation peut s'avérer difficile sur un grand nombre d'individus. Dans tous les cas, il semble absolument nécessaire d'utiliser une combinaison de caractères afin de pouvoir prendre en compte la possible existence de trade-off.

2. Prise en compte de l'hétérogénéité de l'environnement

2.1. L'environnement est variable

Les connaissances sur la plasticité phénotypique se basent majoritairement sur des études où la réponse plastique est induite dans des environnements constants de moyennes différentes. Cette approche est pertinente pour comprendre la réponse des organismes à la variabilité environnementale spatiale et inter-générationnelle, mais apporte peu d'éléments de compréhension quant à l'effet des fluctuations environnementales au cours de la vie d'un organisme. Pourtant l'hétérogénéité environnementale est reconnue comme étant une composante clé dans l'expression phénotypique, que ce soit par le nombre de facteurs environnementaux en interaction et/ou par les fluctuations de ces paramètres dans le temps et dans l'espace. Ceci est particulièrement vrai pour la température qui montre, sous nos climats, une double fluctuation quotidienne et saisonnière.

Lorsqu'on compare les normes de réactions obtenues en conditions constantes et fluctuantes, trois scénarios différents peuvent être proposés. 1) l'utilisation de température fluctuante n'entraîne pas de différences fondamentales, que ce soit sur le phénotype obtenu ou sur la forme de la norme de réaction. Ce scénario peu probable n'a pas été vérifié dans nos études ; 2) le développement en température fluctuante entraîne des variations phénotypiques (par rapport à une température constante) mais pas de variation de forme des normes de réaction. Cette hypothèse, proposée par Fischer *et al*. (2011), n'a pas été vérifiée dans nos résultats ; 3) l'utilisation de température fluctuante au cours du développement va entraîner des modifications non seulement du phénotype obtenu, mais également de la forme de la norme de réaction, et donc de la plasticité phénotypique. En fonction du trait considéré et de l'environnement utilisé (stressant ou non), soit la plasticité phénotypique sera plus forte, soit au contraire les effets de l'environnement vont être tamponnés et la plasticité phénotypique sera plus faible.

L'impact de l'hétérogénité de l'environnement sur la plasticité phénotypique a été abordé sur les trois modèles que j'ai étudiés.

Chez la drosophile, la prise en compte des fluctuations thermiques sur la plasticité phénotypique des caractères a été réalisée de façon approfondie en utilisant une très large gamme de température : onze régimes thermiques alternants par comparaison avec onze températures constantes au cours du développement mais en utilisant une thermopériode simple 12 :12 (**Pétavy *et al.* 2001ab, 2002**). Nous avons ainsi pu montrer qu'un régime fluctuant permettait la survie des individus dans des conditions extrêmes qui auraient été létales en environnement constant. Par ailleurs, la fluctuation des températures entraîne soit une accélération soit une déccélération du temps de développement en fonction des conditions considérées. Enfin, concernant les caractères morphométriques, l'utilisation de températures fluctuantes conduit généralement à une diminution significative (reflétant probablement le stress périodique des températures extrêmes) de la taille et de la pigmentation avec un effet proportionnel à l'amplitude de la thermopériode mais pas à la qualité du stress (chaleur ou froid).

Chez *L. boulardi*, nous avons pu mesurer l'influence de l'utilisation de températures fluctuantes sur différents caractères (entrée en diapause, traits de vie) en utilisant un cycle de température mimant les variations journalières de température sous nos climats. Plusieurs résultats surprenants ont été obtenus notamment sur l'entrée en diapause qui disparaît complètement, même en utilisant une très faible variation autour de la valeur moyenne. Il est également très étonnant d'observer les effets sur un caractère majeur de la fitness, le nombre d'œufs dans les ovaires, pour lequel nous n'observons pas de variation en fonction de la température de développement. Ces résultats sont susceptibles de bouleverser les conclusions quant à la spécificité thermique de cette espèce, sa capacité compétitive et son écologie. Ainsi, si cette espèce ne fait pas de diapause au cours de l'hiver, ou moins que ce que l'on pensait, sa distribution géographique va être fortement influencée par sa capacité à supporter un baisse brutale des températures durant l'hiver. De façon paradoxale, la tolérance au froid de cette espèce s'avère plus que jamais importante à considérer dans la compréhension de l'impact du réchauffement climatique sur son changement d'aire de répartition.

Enfin, l'apport le plus original dans ce domaine a été celui de Vincent Foray sur *V. canesens* qui a validé quantitativement que la réponse en environnement fluctuant dépendait de la variabilité des fluctuations et de la forme des normes de réaction, en faisant appel à une propriété des fonctions non-linéaires : l'inégalité de Jensen (**Foray *et al.*** soumis). Nous avons pu montrer que l'effet d'un régime thermique fluctuant, par rapport à la situation en environnement constant avec la même valeur moyenne de température, dépendait de la courbure de la norme de réaction sur la gamme des fluctuations.

L'étude de la plasticité phénotypique face aux variations de température n'est pas un exercice aisé. En effet, contrairement à d'autres facteurs environnementaux discrets (présence/absence de prédateur), l'utilisation d'une variable environnementale de type continue soulève de nombreux problèmes. D'un point de vue technique, l'étude de norme de réaction face à des fluctuations de température nécessite un matériel adapté (étuve climatisée) qui a souvent fait défaut par le passé, limitant ce type d'expérimentation. De plus, il est souvent difficile de décider quel type de fluctuation est le plus pertinent. Faut-il considérer des fluctuations quotidiennes autour de valeurs moyennes différentes ? Ou au contraire, est ce que c'est l'amplitude de la thermopériode qui doit changer ? Ou encore faut-il tester l'importance de l'alternance de températures extrêmes stressantes et non stressantes ? Il existe une infinité de possibilités entre lesquelles il est souvent difficile de choisir.

La réponse à ces questions nécessite bien sûr une bonne connaissance du modèle biologique, mais aussi et surtout, une définition claire de la question à laquelle on veut répondre.

2.2. L'environnement est complexe

Selon Bradshaw (1965), l'une des caractéristiques fondamentales de la plasticité d'un trait phénotypique est d'être spécifique du facteur environnemental considéré *i.e.* qu'un trait insensible aux variations d'un facteur environnemental pourra être sensible aux variations d'un autre facteur. Puisque les êtres vivants évoluent dans des environnements complexes non limités à un seul facteur, il est nécessaire de comprendre comment les organismes vont

pouvoir intégrer un ensemble d'indices environnementaux pour produire une réponse phénotypique adaptée. Ceci est d'autant plus difficile à réaliser que certains de ces facteurs environnementaux agissent simultanément et peuvent même exercer des pressions de sélection vers des valeurs optimales antagonistes pour le trait considéré. Ainsi, quelques études ont pu mettre en évidence que la réponse d'un trait phénotypique à un facteur environnemental dépend également des variations des autres conditions environnementales (Relyea 2003, Valladares *et al*. 2007, Thiel *et al*. 2006).

Tout comme pour la prise en compte de la variabilité environnementale, le nombre de possibilités est immense et le choix des facteurs les plus pertinents va fortement dépendre du modèle biologique. Cet aspect sur la complexité de l'environnement n'a été abordé que sur le modèle parasitoïde de drosophile pour lequel un facteur particulièrement important est l'hôte de développement. En effet, chez les parasitoïdes, l'espèce hôte va être déterminante pour plusieurs composantes de la fitness du parasitoïde telles que la survie pré-imaginale, la taille, la fécondité et la durée de développement (Godfray 1994). Ces différences de fitness selon l'espèce hôte peuvent être également observées en fonction de la population utilisée. Par exemple, nous avons montré des différences de fécondité importantes chez des femelles de *L. heterotoma* en fonction de la population de *D. subobcura* utilisée comme hôte, suggérant une adaptation locale des populations de parasitoides à leurs hôtes (**Gibert *et al.* 2010**).

Chez les parasitoïdes, l'hôte étant également un ectotherme, la température va agir directement sur le développement du parasitoïde et indirectement *via* son effet sur l'hôte. Ris *et al*. (2004) ont pu montrer l'existence d'une interaction complexe entre l'hôte de développement, la température de développement et le génotype du parasitoïde *L. heterotoma* (Figure 20). Un résultat surprenant de cette étude est que les normes de réaction du parasitoïde et de leurs hôtes sont différentes : la forme reste globalement identique mais l'amplitude varie, celle du parasitoïde étant plus étroite que celle des hôtes (**Figure 25**).

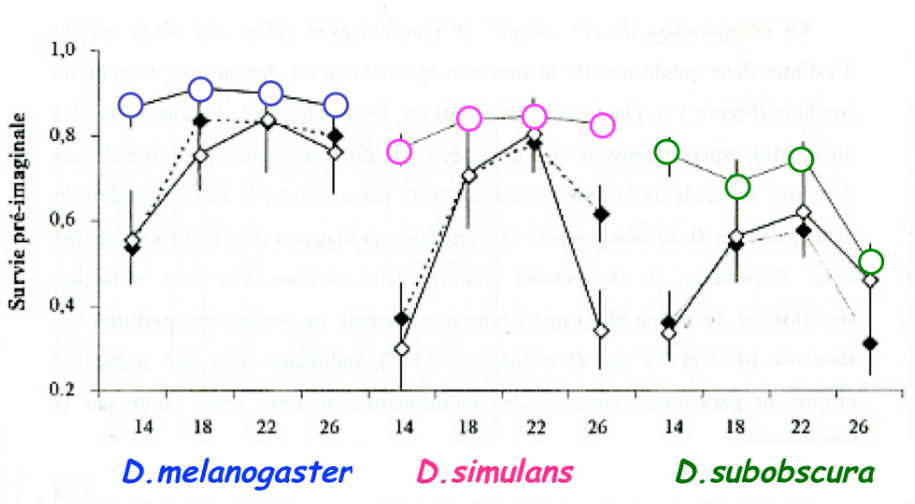

Figure 25 – Normes de réaction de la survie pré-imaginale (nombre d'adultes émergeant à partir d'un nombre connu d'œufs) pour trois espèces de drosophiles (cercles blancs) et pour deux génotypes de la même espèce de parasitoïde, *L. heterotoma*, élevés sur chacune de ces espèces hôtes (losange noir : Antibes – losange blanc : Lyon). Figure d'après Ris *et al.* 2004.

Ainsi, l'analyse de la combinaison de plusieurs facteurs environnementaux sur le phénotype, en construisant des normes de réaction multivariées, est une étape nécessaire pour améliorer notre compréhension de l'expression phénotypique en conditions naturelles.

3. Conclusion

Comme nous venons de le voir, dans la plupart des études empiriques sur la plasticité phénotypique, les changements phénotypiques sont observés souvent pour des raisons pratiques entre des environnements constants. Par ailleurs, ces études se sont concentrées sur les individus d'une seule espèce et ignorent le fait que les espèces font partie d'un réseau complexe d'interactions qui sont dépendantes des conditions de l'environnement (Van der Putten *et al*. 2010).

Pourtant, dans les conditions naturelles, la réponse des organismes est plus complexe car l'environnement se compose d'une multitude de facteurs et la réponse phénotypique implique plusieurs traits. Au niveau écologique, des différences de plasticité entre espèces ou groupes trophiques en réponse aux changements environnementaux peuvent conduire à des discordances phénologique ou spatiale (Berg *et al*. 2010).

C'est pourquoi la grande majorité des synthèses récentes sur la plasticité phénotypique soulignent l'importance dans les études à venir d'une approche intégrative tournée vers la réalité écologique à laquelle font face les organismes vivants (Agrawal 2001, Schlichting & Smith 2002, Miner *et al*. 2005, Pigliucci 2005, Sultan 2007, Beldade *et al*. 2011). Ainsi, récemment, une nouvelle discipline, l'écologie évolutive du développement a vu le jour et vise à étudier le développement dans un contexte environnemental en (i) identifiant avec précision les signaux, leur perception et les mécanismes de transduction qui permettent à l'environnement d'agir sur le développement ; et (ii) en testant comment les phénotypes qui en résulte influencent la distribution écologique et l'évolution des populations naturelles (Sultan 2007, 2010, Ledòn-Rettig & Pfennig 2011). Cette intégration du concept de plasticité phénotypique dans des disciplines telles que la biologie du développement et l'écologie des communautés, semble nécessaire pour pouvoir réellement prédire les effets des changements globaux, tels que les changements climatiques, sur les organismes vivants (Agrawal 2001,Miner *et al*. 2005, Van der Putten *et al*. 2010).

Perspectives - Comment suivre l'adaptation en temps réel : apport de l'invasion Européenne récente de *D. suzukii*

L'environnement est soumis depuis plusieurs décennies à des altérations importantes telles que les modifications des paysages ou les changements climatiques, qui résultent des activités d'une population humaine en croissance. En parallèle, des modifications drastiques apparaissent dans la composition des communautés biotiques. Le développement du commerce international et des moyens de transports intercontinentaux a accéléré les mouvements d'espèces brisant les barrières biogéographiques qui les avaient isolées pendant des millions d'années (Williamson & Fitter 1996, Mooney & Cleland 2001). Outre l'augmentation du nombre d'espèces exotiques, nous assistons également à une augmentation de leur potentiel invasif de par la taille plus importante des populations introduites. L'impact économique de ces espèces invasives est considérable [Pimentel *et al*. 2000 estiment à 50 000 le nombre d'espèces non indigènes établies aux Etats Unis et à environ 137 milliards de dollars par an les pertes économiques liées aux dégâts causés par ces espèces]. De plus, ces espèces peuvent avoir des conséquences négatives importantes sur l'érosion de la biodiversité et sur la perturbation du fonctionnement des écosystèmes envahis (Lodge 1993). Les espèces invasives appartiennent à tous les groupes taxonomiques (virus, champignons, algues, plantes terrestres ou aquatiques, invertébrés, vertébrés). Les espèces végétales sont les mieux répertoriées et les plus étudiées (cas emblématique de l'ambroisie). Tout aussi importants mais moins bien connus et considérés, les invertébrés rassemblent un très grand nombre d'espèces invasives. Parmi eux, les insectes représentent le plus grand nombre d'espèces et sont à l'origine des menaces les plus sérieuses et des dégâts les plus importants. Le programme européen DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe) conduit entre 2005 et 2008 a ainsi comptabilisé 1517 espèces d'invertébrés exotiques déjà établies sur le continent européen dont plus de 80% sont des insectes. En France, plus de 350 espèces d'insectes sont répertoriées comme envahisseurs établis contre seulement une dizaine de mammifères, 5 amphibiens et 18 oiseaux (source DAISIE).

D'un point de vue académique, les études sur les espèces invasives se révèlent particulièrement utiles pour la compréhension des processus adaptatifs opérant sur de courtes échelles de temps. De façon réciproque, à travers ces méthodes et ces questionnements, la biologie des populations constitue une discipline qui permet de mieux cerner les espèces invasives et d'appréhender leur gestion (Sakai *et al*. 2001).

Mes perspectives vont se concentrer sur un projet concernant un événement très récent d'invasion biologique, qui implique un insecte ravageur des cultures de fruits, *Drosophila*

suzukii (**Figure 26**). *D. suzukii* est une espèce asiatique qui a été introduite presque simultanément en Amérique du Nord et en Italie (en 2008 et 2009, respectivement). L'importance des dégâts observés dans les pays où le ravageur a été introduit, montre que *D. suzukii* est une menace sérieuse pour les cultures de fruits. Par ailleurs, *D. suzukii* constitue un modèle biologique parfait pour mieux comprendre les facteurs qui peuvent expliquer le succès d'une invasion biologique.

1. Les invasions biologiques

Une invasion biologique peut être définie par le succès d'une espèce à s'établir, se développer et se maintenir en dehors de sa zone géographique d'origine (Facon *et al*. 2006). On distingue classiquement trois phases entre l'introduction d'une espèce et le stade d'invasion biologique : 1) l'introduction d'un certain nombre d'individus fondateurs, 2) l'établissement (avec un temps de latence plus ou moins long), et enfin 3) l'expansion démographique (Sakai *et al*. 2001, Facon *et al*. 2006, Willamson 2006).

Au cours des différentes phases de l'invasion, les individus introduits rencontrent de nouvelles conditions écologiques et vont donc être soumis à de fortes pressions de sélection. Le succès d'une invasion biologique va dépendre de plusieurs facteurs :

Les facteurs écologiques

Les facteurs écologiques correspondent aux caractéristiques de l'environnement qui sont susceptibles de favoriser ou freiner l'installation d'une espèce exotique invasive. C'est ainsi que la similitude des climats entre la zone native et la zone d'introduction ou encore l'exploitation d'une niche écologique libre dans un nouvel environnement sont susceptibles de favoriser l'installation d'une espèce exotique. Parmi les hypothèses écologiques avancées comme mécanismes pouvant favoriser une invasion biologique, deux des plus étudiées sont la « Resource Hypothesis » (Davis *et al*. 2000) et l'« Ennemy Release Hypothesis » (Keane & Crawley 2002), ces deux mécanismes n'étant pas indépendants (Blumenthal 2006). La « Resource Hypothesis » suppose que la colonisation est facilitée par une forte disponibilité en ressource, que ce soit directement par une réserve en ressource plus importante, ou par une moindre pression de compétition. L' « Ennemy Resources Hypothesis » suppose que le succès d'une espèce exotique en dehors de son aire d'origine est facilité par une moindre pression de

ses ennemis naturels (pathogènes, prédateurs, parasitoïdes) que les espèces natives et que leur propagation en sera ainsi facilitée (Blumenthal 2006, Facon *et al*. 2006, Keane & Crawley 2002, Liu & Stiling 2006). Au sein d'une communauté, chaque espèce doit faire face à des ennemis plus ou moins spécialisés par rapport à l'ensemble des espèces en compétition. Les ennemis naturels dans l'aire colonisée sont donc supposés avoir besoin de temps pour s'adapter avant d'avoir un impact suffisant sur les populations de l'espèce invasive. En parallèle, la faible pression de sélection exercée par ces ennemis naturels peut causer des changements évolutifs rapides des populations invasives par une pression de sélection amoindrie sur les mécanismes de défenses avec un possible déplacement dans l'allocation des réserves énergétiques de ces mécanismes de défenses vers la croissance ou la reproduction (Hypothèse de l'« Evolution of Improved Competitive Ability ») (Blossey & Nötzold 1995). Cette hypothèse a été testée principalement chez les plantes avec des résultats mitigés (Meyer &Hull-Sanders 2007, Zou *et al*. 2007).

Les facteurs internes

Outre ces facteurs environnementaux, le succès de l'invasion sera directement influencé par le niveau de variabilité génétique et de plasticité phénotypique des populations introduites. La proportion de variation génétique additive est un élément majeur pour permettre l'adaptation à de nouvelles conditions. Il est donc supposé que les populations s'adaptant rapidement devraient présenter un fort niveau de variation génétique additive. A l'opposé, il est généralement considéré que la sélection directionnelle et les goulots d'étranglement auxquels sont soumises les espèces invasives devraient tendre à réduire cette variation génétique additive (revue dans Bossdorf *et al*. 2005). Cependant, cette prédiction a été contestée par les modèles de génétique et les données empiriques suggérant que paradoxalement, la variation génétique additive peut augmenter du fait du relâchement de la variation génétique cryptique et de la conversion de la variance épistatique en variance additive (Goodnight 1988, Cheverud *et al*. 1999, Turelli & Barton 2006). La comparaison de la variation génétique quantitative dans la zone d'origine et la zone envahie devrait donc donner des éléments précieux pour comprendre les causes et les conséquences génétiques du processus d'invasion. De plus, l'estimation des paramètres de génétique quantitative et de la variation des marqueurs moléculaires neutres constitue une méthode de choix pour tester le rôle de la sélection et de la dérive dans les divergences évolutives.

La plasticité phénotypique, en permettant aux populations de réagir à une courte échelle de temps (intra-génération), peut également jouer un rôle important dans la survie des espèces invasives. L'importance de la plasticité phénotypique comme mécanisme d'adaptation aux changements environnementaux a fait l'objet de nombreux articles dans le domaine de la biologie de l'invasion. L'hypothèse qu'une plus grande plasticité phénotypique contribue au succès de l'invasion, proposé par Baker (1965) a été démontrée dans certains cas (Trussel & Smith 2000, Daehler 2003) mais pas dans d'autres (Chown *et al*. 2007). Les espèces invasives sont supposées être plus plastiques que les espèces non-invasives, de même, les populations dans l'aire de colonisation devraient avoir évolué vers une plus grande plasticité par rapport aux populations de l'aire d'origine.

Enfin, la plupart des arthropodes abrite une ou plusieurs bactéries symbiotiques connues pour influencer une large gamme de traits d'histoire de vie de leur hôte (Zchori-Fein & Bourtzis 2011). Certaines de ces bactéries, souvent obligatoires, apportent un bénéfice direct à la fitness de leur hôte en fournissant des nutriments essentiels (Douglas 2006). D'autres sont facultatives pour l'hôte, mais elles peuvent induire divers effets phénotypiques qui favorisent généralement leur propre transmission et leur maintien dans les populations hôtes, tels que la manipulation de la reproduction de leur hôte (pour revue, voir Stouthamer *et al*. 1999). Certains symbiotes ont un coût physiologique pour l'hôte tandis que d'autres confèrent un bénéfice direct en fitness tel que la protection contre les ennemis naturels (Ferrari & Godfray 2003, Oliver *et al*. 2003), la tolérance thermique (Chen *et al*. 2000, Montlor *et al*. 2002) ou la spécialisation à la plante hôte (Tsuchida *et al*. 2004). Les symbiotes sont donc une partie intégrante de la biologie de leurs hôtes, et peuvent donc être des agents de changement évolutif rapide.

2. *D. suzukii* : une invasion biologique récente et une menace majeure

Drosophila suzukii (Matsumara 1931) est une espèce décrite originellement au Japon dans une collection d'illustrations d'insectes. Les données moléculaires ont corroboré son inclusion dans le genre *Drosophila* en tant que membre du groupe *melanogaster* et dans le sous-groupe *suzukii* (Yang *et al*. 2004). Elle a été recensée en Amérique du Nord en 2008 (Hauser *et al*. 2011) et pour la première fois en Europe en 2009 (en Italie et en Espagne) (Calabria *et al*. 2010). En juin 2010, *D. suzukii* est observée en Corse et dans le sud de la France (Alpes Maritimes, Var) et en novembre de la même année le plan de surveillance réalisé par la Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt (DRAAF) de Rhône-Alpes a permis de confirmer sa présence dans cette région.

Un certain nombre d'espèces de drosophiles sont connues pour être invasives, par exemple, *D. subobscura* sur le continent américain (Beckenbach & Prevosti 1986, Pascual *et al*. 2007) ou *Zaprionus indianus* au Brésil (Vilela 1999, David *et al*. 2006b). Contrairement à la plupart des drosophiles pour lesquelles les larves se développent dans des fruits déjà abîmés, les femelles de *D. suzukii* peuvent pondre dans des fruits sains en cours de maturité dont les larves vont se nourrir. Très rapidement, les fruits infestés commencent à s'effondrer autour du site d'infestation. Par la suite, des infections secondaires fongiques ou bactériennes peuvent contribuer à la détérioration des fruits. *D. suzukii* possède une large gamme de plantes hôtes. Les larves se développent principalement sur les fruits rouges (framboise, fraise, cerise) mais peuvent se retrouver sur les fruits d'autres arbres fruitiers (abricots, figues, prunes, pêches, raisins).

Aux Etats-Unis, d'importantes pertes ont été signalées sur la production de cerises, framboises et mûres. En Europe, suite aux premiers dégâts constatés en Italie, *D. suzukii* a été inscrite sur la liste d'alerte de l'Organisation Européenne de Protection des Plantes (OEPP) en janvier 2010. En France, en moins de deux ans, cette espèce se révèle déjà être un ravageur redoutable notamment en verger de cerisiers et en production de fraises et de framboises

(jusqu'à 100% de perte dans de nombreux champs au sud de la France cette année). Ce constat a très vite suscité la mobilisation des professionnels du secteur. Dès 2010, le Laboratoire National de la Protection des Végétaux a réalisé et diffusé via les DRAAF une fiche d'indentification de *D. suzukii*. Un réseau de surveillance est mis en place depuis 2010 par la Fédération Nationale de Défense contre les Organismes Nuisibles via son réseau régional (FREDON) Rhône-Alpes. Un projet sur cette espèce, piloté par le Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes (CTIFL), rassemblant des organismes de recherche publique (INRA – CNRS) et des professionnels (Stations expérimentales, Coopératives, Chambre d'agriculture…) est en train de voir le jour et devrait être déposé dès cette année dans le cadre des appels d'offre CASDAR. En parallèle, l'invasion par *D. suzukii* constitue un modèle de choix pour la compréhension des invasions biologiques au niveau fondamental. Un projet ciblant cette approche a fait l'objet d'une demande de financement *via* l'appel d'offre « Bioadapt » de l'ANR.

Malgré l'importance des ravages susceptibles d'être engendrés par cette espèce, il est surprenant de constater l'absence de documentation concernant sa biologie (25 références au total dans la principale base de données internationales sur les drosophiles *FlyBase vs* environ 6000 pour *D. melanogaster*). En outre, il est tout aussi étonnant de constater le manque d'informations sur l'existence potentielle d'ennemis naturels en particulier des parasitoïdes susceptibles de se développer sur cette espèce et d'en limiter l'expansion. À ce jour, seulement quelques espèces de parasitoïdes, un ectoparasitoïde de pupe et 3 endoparasitoïdes larvaires sont connus comme pouvant se développer sur sur *D. suzukii* (Ideo *et al*. 2008, Mitsui *et al*. 2010, Brown *et al*. 2011).

3. *D. suzukii*, un modèle pour l'étude du processus d'invasion

L'invasion récente de *D. suzukii* constitue un matériel de choix pour l'étude des facteurs favorisant le succès d'une invasion biologique.

Tout d'abord, la très rapide progression de *D. suzukii* en Amérique du Nord et en Europe démontre une remarquable capacité d'invasion de cette espèce. La connaissance précise de la date d'arrivée de *D. suzukii* est un atout important pour mieux comprendre les facteurs liés au succès d'une invasion biologique. Nous allons pouvoir travailler sur les toutes premières populations introduites et suivre leur évolution en temps réel.

Un deuxième atout important repose sur la facilité d'élevage en laboratoire de *D. suzukii*. Comme beaucoup de drosophiles, son élevage intensif peut permettre la réalisation de nombreuses manipulations expérimentales tant sur les larves que sur les adultes (facilité de capture et d'élevage, temps de génération court) comme en témoigne l'ensemble des connaissances déjà obtenues sur les modèles drosophiles (écologique, phénotypique, physiologique, génétique).

Enfin, la communauté de drosophiles frugivores et de leurs parasitoïdes fait l'objet de nombreux travaux depuis plusieurs années que ce soit au niveau écologique et des traits d'histoire de vie (Allemand *et al*. 1999, Fleury *et al*. 2004, **2009**), ou de celui des mécanismes physiologiques et génétiques de l'immunité (pour revue, Prévost 2009). L'arrivée d'une

nouvelle espèce invasive dans cette communauté devrait ainsi nous permettre non seulement de comprendre les mécanismes adaptatifs conduisant à la réussite de l'invasion, mais aussi d'appréhender la réponse des populations des espèces déjà existantes.

D. suzukii est néanmoins une drosophile très particulière. Sa niche écologique, les fruits sains, en fait un ravageur des cultures fruitières potentiellement très dangereux. De surcroit, par la collaboration entre les acteurs de la recherche fondamentale et les professionnels du secteur, c'est un matériel biologique de choix qui permet de répondre à une forte demande sociétale.

4. Hypothèses et questions:

L'arrivée récente de *D. suzukii* en France permet de tester plusieurs hypothèses.

1. Hyp. 1: Le succès de l'invasion de *D. suzukii* est lié à un environnement local favorable du à une moindre pression compétitive dans une niche particulière.
- Quelles sont ses principales ressources végétales cultivées ou sauvages?
- Quelles sont les conditions environnementales favorables à l'établissement de cette espèce?
- Quelles sont les espèces concurrentes dans sa niche écologique particulière?

2. Hyp. 2: Le succès de l'invasion est lié à l' « Ennemy Release Hypothesis ».
- Est-ce que les parasitoïdes locaux sont capables de se développer sur cette espèce? Si non, pourquoi ? Peut on observer un déplacement de l'allocation des ressources de la défense à un autre compartiment au sein des populations françaises de *D. suzukii* ?
- Est-ce que les populations de parasitoïdes japonais sont mieux adaptées à cette espèce que les parasitoïdes français ? Combien de temps va nécessiter l'adaptation des parasitoïdes franaçais à ce nouvel hôte ?

3. Hyp. 3: L'invasion réussie est due à un niveau élevé de plasticité phénotypique et/ou de variation génétique
- Quel est le niveau de plasticité phénotypique et de variabilité génétique dans les populations introduites par comparaison avec les populations indigènes?
- Y a-t'il des bactéries endosymbiotiques dans *D. suzukii* et si oui, quels sont leurs effets phénotypiques et génotypiques?

5. Les projets

Afin de répondre à ces questions, j'ai déposé un projet ANR dans le cadre de l'appel d'offre Bioadapt « Tracking real time adaptation : insight from the *D. suzukii* European invasion » (SuzEurIn) en collaboration avec 5 autres équipes françaises :

- le laboratoire de Bio-écologie des Insectes Phytophages et Entomophages de l'Université de Picardie-Jules Verne
- l'Institut Sophia Agrobiotech
- l'Observatoire des Sciences de l'Université de Rennes
- l'UMR Origine, Structure et Evolution de la Biodiversité du MNHN
- le Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes (CTIFL)

En parallèle, un projet CASDAR (projet de recherche appliqué) porté par Claire Weydert du CTIFL a également été déposé.

Deux projets répondant à des appels d'offre de la région Rhône Alpes ont également été déposés.

Parmi l'ensemble de ces projets, je suis impliquée plus directement dans certains axes.

5.1. Interactions entre *D. suzukii* et les parasitoïdes

Ce premier axe correspond parfaitement aux thématiques que je développe depuis mon arrivée à Lyon sur les interactions entre les drosophiles frugivores et leurs parasitoïdes. Mathilde Poyet, commence dès cette année une thèse (financement ministériel 2011-2014) en co-encadrement avec Patrice Eslin de l'Université de Picardie sur les interactions entre *D. suzukii* et les parasitoïdes locaux afin de tester l' « Ennemy Release Hypothesis ». L'objectif de cette thèse sera i) d'étudier l'origine et l'étendue de l'invasion de *D. suzukii,* son incidence sur les autres espèces de la communauté d'insectes (interactions compétitives avec les autres espèces de drosophiles frugivores), et ii) d'estimer les pressions exercées par les parasitoïdes locaux. Ce travail abordera les interactions hôtes-parasitoïdes par une approche à la fois populationnelle et physiologique.

Les principaux axes de la thèse sont les suivants :

- *Interactions entre D. suzukii et les autres espèces de la communauté in natura.*

Espèces compétitrices : *D. suzukii* est une espèce qui, contrairement aux autres drosophiles frugivores, est ravageur de fruits sains encore sur l'arbre. Il est donc fort probable que dans cette niche particulière, l'abondance des autres drosophiles soit très faible voire complètement nulle. Cependant, d'autres insectes ayant également le statut de ravageur pourraient entrer en compétition avec *D. suzukii*. C'est le cas par exemple de la mouche de la cerise (*Rhagoletis cerasi*) qui pourrait se révéler être son principal compétiteur sur ce fruit.

L'hypothèse testée repose sur l'idée selon laquelle le succès de l'invasion de *D. suzukii* serait due à la colonisation d'une nouvelle niche écologique par cette espèce, et donc à l'absence de pression compétitive sur cette dernière.

Il est à noter qu'une collaboration s'est mise en place avec le CTIFL sur cette partie (secteur fruits à noyau). Par ailleurs, des suivis réguliers pourront être faits à la station expérimentale de l'INRA de Gotheron (nord de Valence) qui possède une parcelle « écologique » avec des essences variées d'arbres fruitiers et où *D. suzukii* est déjà présente. Enfin, une entreprise rassemblant les producteurs de fruits rouges de la région lyonnaise, (la SICOLY) ainsi que la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles (FREDON), nous ont également proposé un soutien pour l'échantillonnage dans la région.

Pression parasitaire : Dans la nature, les femelles parasitoïdes répondent à une hiérarchie de stimuli physiques et / ou chimiques qui leur permet de repérer leur hôte potentiel. Trois phases peuvent être distinguées dans la recherche et la sélection de l'hôte: localisation de l'habitat de l'hôte, localisation de l'hôte et acceptation de l'hôte (Doutt 1959). La localisation de l'habitat de l'hôte constitue une étape essentielle dans le processus comportemental. Ainsi,

les parasitoïdes sont généralement facilement capturés dans des pièges utilisés pour l'échantillonnage des drosophiles. Dans cette partie, nous chercherons à tester l'hypothèse selon laquelle les parasitoïdes associés à la communauté de drosophiles frugivores présents dans les fruits en décomposition pourraient ne plus continuer à jouer leur rôle régulateur dans cette nouvelle niche écologique constituée de fruits en cours de maturité.

- *Efficacité parasitaire et test de l' « ERH »*

Effet des différentes espèces de parasitoïdes : Comme nous l'avons évoqué précédemment, la communauté de parasitoïdes de la vallée du Rhône est bien définie et comprend principalement 5 espèces, 3 espèces de parasitoïdes larvaires et 2 espèces parasitoïdes de pupes. Parmi ces espèces, *Pachycrepoideus vindemaniae* possède le spectre d'hôte le plus large. De même, le succès parasitaire de *Trichopria*, un autre parasitoïde de pupe qui possède également un spectre d'hôte assez large, doit être mesuré. Le spectre d'hôte des parasitoïdes larvaire est très variable entre espèces, *Leptopilina heterotoma* est l'espèce la plus généraliste alors que *L. boulardi* est la plus spécialisée puisqu'elle se développe uniquement sur *D. melanogaster* et *D. simulans* dans nos régions. Au cours de cette étape, nous chercherons à déterminer si la colonisation de *D. suzukii* peut-être liée à une faible efficacité des parasitoïdes locaux.

Adaptation locale des parasitoïdes : Seuls quelques parasitoïdes larvaires japonais sont connus comme pouvant se développer sur *D. suzukii* : *Asobara japonica, Leptopilina japonica japonica et Ganaspis xanthopoda* (Idéo *et al.* 2008, Mitui & Kimura 2010). En France, les résultats de nos études préliminaires (**Pub en préparation**) suggèrent que les parasitoïdes larvaires locaux n'arrivent pas à se développer sur cet hôte. Parmi ces parasitoïdes, *L. heterotoma* est particulièrement intéressant, d'une part parce que son spectre d'hôtes est décrit comme assez large, et d'autre part parce que cette espèce est également présente en Asie. Dans les systèmes hôte-parasite, la totalité des individus parasites subit les pressions de sélection de l'hôte alors qu'une partie des individus hôtes n'est jamais parasitée, et n'est donc pas soumise à la pression parasitaire. Les pressions de sélection qui conduisent à une adaptation locale sont donc plus fortes pour le parasite que pour l'hôte (Boulétreau 1986, Gandon *et al*. 1996). Ce phénomène d'adaptation locale est très peu documenté chez les insectes parasitoïdes (Carton 1984, Kraaijeveld & Godfray 2001, **Gibert *et al.* 2010**). Ainsi, nous posons l'hypothèse selon laquelle la très faible efficacité parasitaire des populations françaises de *L. heterotoma* pourrait-être due à une mauvaise adaptation des populations françaises de ce parasitoïde.

- *Mécanismes physiologiques de résistance*

La principale réaction de défense des larves de drosophiles vis-à-vis des parasitoïdes larvaires est la mise en place d'une capsule autour de l'œuf ou de la larve parasite. La réaction d'encapsulement est permise grâce à l'intervention de facteurs cellulaires et humoraux. Chez les insectes, les facteurs cellulaires sont nommés hémocytes et correspondent aux cellules sanguines de l'hémolymphe. Les hémocytes sont considérés comme un facteur clé du succès de la réaction de défense tant d'un point de vue quantitatif (charge totale en hémocytes circulants) que qualitatif (proportion relative des différents types hémocytaires). Plusieurs travaux ont montré une diversité interspécifique de la composition en hémocytes et de leur

quantité respective dans l'hémolymphe des larves de drosophiles (pour revue, Eslin *et al*. 2009). L'objectif de cette tâche sera donc d'estimer le potentiel de défense des larves de *D. suzukii* vis-à-vis des parasitoïdes, d'une part en mesurant leur capacité d'encapsulement, et d'autre part en étudiant les hémocytes qui en sont responsables.

5.2. Evolution phénotypique au cours du processus d'invasion : génétique et plasticité phénotypique

Un autre axe du projet SuzEurIn qui me tient particulièrement à cœur concerne le rôle de la plasticité phénotypique par rapport à la variabilité génétique dans le processus d'invasion. Cet axe sera réalisé en collaboration avec Vincent Debat du MNHN à Paris, et nous avons également impliqué dans nos discussions sur cet axe Anne Atlan de l'UMR ECOBIO de Rennes. Nous voulons étudier deux aspects du processus d'invasion: i) les facteurs responsables d'une invasion réussie. Quelles propriétés génétiques permettent le succès d'un envahisseur et quelle est l'importance de la plasticité phénotypique? ii) les conséquences du processus d'invasion sur l'évolution de l'envahisseur: comment le processus d'invasion va modifier l'architecture génétique et la plasticité phénotypique ? Nous allons nous concentrer sur les traits vraisemblablement impliqués dans le processus d'invasion : les traits d'histoire de vie (fécondité, longévité) et la morphologie (taille du corps par morphométrie traditionnelle et taille des ailes par morphométrie géométrique). Nous décrirons également la communauté symbiotique.

Concernant la variation génétique, nous allons étudier l'évolution de l'architecture génétique entre populations en comparant la variation génétique quantitative et la variation à des locus moléculaires neutres, ce qui nous permettra de tester l'impact relatif de la sélection et de la dérive dans le processus d'invasion (Qst / Fst, par exemple Merila & Crnokrak 2001, Chenoweth & Blows 2008). Nous voudrions donc mettre en place un protocole de génétique quantitative pour évaluer les variances génétiques et covariance entre traits (matrice G). Nous prévoyons de le faire à deux niveaux : (i) entre populations des régions envahies et d'origine, et (ii) à deux moments différents, séparés par deux ans (soit environ 50 générations). Selon le moment et le succès de la procédure d'échantillonnage, deux alternatives de protocoles de génétique quantitative pourront être envisagées : un design « half sib », permettant de distinguer les différentes composantes de la variance (additive et épistatique), mais très coûteuse en temps, ou une procédure en lignées isofemelles, fournissant une estimation plus grossière de la variance génétique, mais plus facile et plus rapide à effectuer (**Gibert et al. 1998b, 2004, David et al. 2005**). Un aspect particulièrement novateur de ce projet est que nous avons l'intention d'évaluer la variation génétique quantitative à deux moments différents afin d'estimer la vitesse d'évolution. La variation génétique neutre pourra être étudiée en utilisant la technique du RADseq déjà en cours de mise au point sur *L. boulardi*.

La plasticité phénotypique sera évaluée en fonction de la température, et nous pourrons ainsi tester l'importance relative de la plasticité phénotypique et de la variation génétique dans le processus d'invasion de *D. suzukii*.

5.3. Utilisation de bactéries symbiotiques pour lutter contre une espèce invasive ravageur de cultures, *D. suzukii*

D. suzukii n'est pas un organisme soumis à réglementation, mais il a été inscrit sur la liste d'alerte de l'Organisation Européenne de Protection des Plantes (OEPP) en janvier 2010. Pour le moment, l'utilisation de pesticide n'est possible que sur cerise et est seulement partiellement efficace. Il n'existe pas de traitement chimique efficace et homologué sur les autres cultures. De plus du fait du grand nombre de générations par an et de la taille importante des populations, il est à craindre l'apparition rapide de résistance chez cette espèce.

Une autre alternative de lutte peut être envisagée contre *D. suzukii* par l'utilisation de bactéries symbiotiques. En effet, près de 80% des espèces d'insectes seraient infectées par des bactéries symbiotiques. Ces bactéries sont pour la plupart intracellulaires et transmises verticalement de mères à descendants (transmission transovarienne). Elles ont des effets phénotypiques variés qui leur permettent d'envahir très rapidement les populations d'insectes, parmi lesquels l'incompatibilité cytoplasmique (IC). L'IC entraîne la mort des embryons chez les espèces diploïdes. Elle survient lors du croisement entre un mâle infecté et une femelle non infectée. Le lâcher de mâles infectés par une bactérie induisant de l'IC pourrait donc agir comme le lâcher de mâles stériles (lutte autocide), méthode déjà utilisée avec succès sur différents ravageurs, comme la Lucilie bouchère au sud des Etats-Unis ou en Lybie, ou la cératite en Amérique centrale, sans avoir recours à l'irradiation ou à des traitements chimiques pour stériliser les mâles (Laven 1967). Notons que l'IC présente un avantage majeur par rapport aux méthodes standard de stérilisation, car les males stériles (infectés par *Wolbachia*) montrent une capacité de survie et de copulation identique a celle des mâles non-infectés, alors que les mâles irradiés sont souvent affaiblis par l'irradiation. Le principe serait d'introduire, en grand nombre, des mâles infectés par une bactérie induisant de l'IC dans une population naturellement non infectée par cette bactérie. Ces mâles infectés seront en compétition avec les mâles non infectés. L'apport de mâles infectés est régulièrement renouvelé afin d'éliminer l'espèce cible, ou de limiter sa densité et donc son impact sur les cultures. Une étude réalisée sur la mouche *Ceratitis capitata* a montré l'efficacité de cette technique. Des lignées de *C. capitata* ont été infectées artificiellement par une souche de la bactérie *Wolbachia*, parasite du sexe la plus répandue chez les arthropodes, provenant de la mouche de la cerise *Ragholetis cerasi*. Les essais en cage à populations au laboratoire ont montré que, avec un ratio de lâcher de 50 mâles transinfectés pour 1 mâle non infecté, la taille de la population diminue de plus de 99% (Zabalou *et al*. 2004).

L'équipe GEIHP, au sein de laquelle je travaille posséde des compétences reconnues internationalement sur l'étude des interactions entre bactéries endosymbiotiques et leurs hôtes. Un projet porté par Laurence Mouton a été déposé sur ce sujet auprès de la région Rhône-Alpes.

6. Conclusion

La récente invasion de *D. suzukii* en Europe et en Amérique du nord constitue un véritable fléau pour les cultures d'arbres fruitiers comme le démontre la mobilisation

internationale sur ce sujet (en Italie, en Suisse, aux USA et aux Canada notamment) et le nombre de projets déposés. D'un point de vue fondamental, cette invasion offre l'opportunité de nombreuses études au niveau écologique et génétique. Dans le paysage actuel, il est rare que les intérêts de la recherche académique et appliquée convergent à un tel point sur un problème aussi économiquement urgent.

Dans ce contexte, la diminution des financements récurrents des laboratoires montre là tous ses méfaits. En effet, si les différents partenaires se sont mobilisés rapidement et sont déjà prêts à collaborer et à interagir, les financements ne sont pour le moment pas là. Pourtant, les dégâts sont déjà considérables et les inquiétudes pour 2012 sont immenses. Concernant l'interaction entre *D. suzukii* et les parasitoïdes locaux, potentiels agents de lutte biologique contre cette espèce, nous avons eu la chance d'obtenir un financement de thèse et les premiers résultats obtenus par Mathilde sont prometteurs. Cependant beaucoup de questions restent en suspens et ne pourront être abordées avant l'obtention des financements adéquats. Les expériences utilisant les marqueurs moléculaires neutres sont trop coûteuses pour être démarrées pour le moment. Les études de génétique quantitative, même si moins couteuses financièrement, le sont par contre beaucoup en temps. L'absence totale d'aide technique, là encore directement liée à la baisse des moyens alloués aux recrutements d'ITA (qui ne va pas s'arranger avec la fameuse RGPP), et à la politique de financements sur projet ne permet pas de démarrer ces expériences.

Cette conclusion me permet donc de faire le lien entre mes activités de recherche et mon engagement syndical. Depuis de nombreuses années, je me bats pour que nos politiques ne commettent par l'erreur de « copier -coller» bêtement le modèle de recherche anglo-saxon en France. Attention, il ne faut pas se tromper, je ne suis pas contre les appels à projets qui permettent d'obtenir dans bien des cas des financements importants et peuvent être des moteurs dans l'établissement de collaboration sur un sujet. Je considère cependant que la recherche a besoin de financements récurrents importants afin de pouvoir démarrer des projets novateurs, risqués et/ou urgents. La recherche a également besoin de personnels techniques (qu'ils soient soutien ou support) ayant eu le temps d'obtenir des compétences et un savoir faire précieux dans un domaine. Dans nos laboratoires, nous pouvons tous constater le glissement dangereux des recrutements vers des personnels contractuels et le manque flagrant de titulaires qui malgré leur dévouement n'arrivent plus à palier les baisses d'effectifs.

Si une HDR doit être le temps du bilan de son activité scientifique et le temps de faire, comme c'est très à la mode, un peu de prospective dans son domaine de recherche. Il est pour moi également le moment de faire part de mes fortes inquiétudes concernant la recherche française et européenne trop préoccupée à mon goût ces dernières années par la recherche de l'EXcellence.

Références bibliographiques

A

Addo-Bediako A, Chown SL & Gaston KJ. **2000**. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 267:739-745.

Agrawal AA. **2001**. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321-326.

Ahmad T. **1936**. The influence of ecological factors on the Mediterranean flour moth, *Ephestia kuehniella*, and its parasite, *Nemeris canescens*. *J. Anim. Ecol*. 5:67-93.

Allemand R, Fleury F, Lemaitre C & Boulétreau M. **1999**. Dynamique des populations et intéractions compétitives chez deux espèces de *Leptopilina,* parasitoïdes de drosophiles, dans la vallée du Rhône (Hymenoptera: Figitidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr*. 35:97-103.

Amat I. **2004**. Coexistence de la reproduction sexuée et asexuée chez l'hyménoptère parasitoïde Venturia canescens: Aspects comportementaux et écologiques. Thèse Université Claude Bernard, Lyon 1, France.

Amat I, Castelo M, Desouhant E & Bernstein C. **2006**. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia* 148:153-61.

Amat I, Desouhant E & Bernstein C. **2009**. Differential use of conspecific-derived information by sexual and asexual parasitic wasps exploiting partially depleted host patches. *Behav. Ecol. Sociobiol*. 63:563-572.

Angers B, Castonguay E & Massicotte R. **2010**. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: how to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. *Mol. Ecol*. 19:1283-1295.

Angilletta MJJ. **2009**. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis, New York.

Arboleda-Bustos CE & Segarra C. **2011**. The Dca gene involved in cold adaptation in *Drosophila melanogaster* arose by duplication of the ancestral regucalcin gene. *Mol. Biol. Evol*. 28:2185-2195.

Atkinson D. **1994**. Temperature and organism size-a biological law for ectotherms ? *Adv. Ecol. Res*. 25:1-58.

Aubin-Horth N & Renn SCP. **2009**. Genomic reaction norms: using integrative biology to understand molecular mechanisms of phenotypic plasticity. *Mol. Ecol*. 18:3763-3780.

Auld JR, Agrawal AA & Relyea RA. **2009**. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proc. Roy. Soc.*

Ayrinhac a, Debat V, Gibert P, Kister aG, Legout H, Moreteau B, Vergilino R & David JR. **2004**. Cold adaptation in geographical populations of *Drosophila melanogaster*: phenotypic plasticity is more important than genetic variability. *Funct. Ecol*. 18:700-706.

B

Baker HG. **1965**. Characteristics and modes of origin of weeds *in* HG Baker & GL Stebbins, eds. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York.

Balanya J, Oller JM, Huey RB, Gilchrist GW & Serra L. **2006**. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science* 313:1773-1775.

Baldwin JM. **1896**. A new factor in evolution. *Am. Nat.* 30:441-451.
Beck SD. **1983**. Insect thermoperiodism. *Annu. Rev. Entomol.* 28:91-108.
Beckenbach AT & Prevosti A. **1986**. Colonization of North America by the European species *D. subobscura* and *D. ambigua*. *Am. Midl. Nat.* 115:10-18.
Beldade P & Brakefield PM. 2002. The genetics and evo-deco of butterfly wing patterns. *Nature Rev. Genet.* 3:442-452.
Beldade P, Mateus ARA & Keller RA. **2011**. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Mol. Ecol.* 20:1347-1363.
Bento G, Ogawa A & Sommer RJ. **2010**. Co-option of the hormone-signalling module dafachronic acid-DAF-12 in nematode evolution. *Nature* 466:494-497.
Berg MP, Kiers ET, Driessen G, van der Heijden M, Kooi BW, Kuenen F, Liefting M, Verhoef Ha & Ellers J. **2010**. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biol.* 16:587-598.
Beukeboom LW. **2001**. Single-locus complementary sex determination in the ichneumonid *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera). *Neth. J. Zool.* 51:1-15.
Beukeboom LW & Pijnacker LP. **2000**. Automictic parthenogenesis in the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) revisited. *Genome* 43:939-944.
Beukeboom LW, Driessen G, Luckerhoff L, Bernstein C, Lapchin L & van Alphen JJM. **1999**. Distribution and relatedness of sexual and asexual *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Proc. Exp. Appl. Entomol.* 10:23-28.
Blossey B & Nötzold R. **1995**. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *J. Ecol.* 83:887-889.
Blumenthal DM. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecol. Letters* 9:887-95.
Bochdanovits Z, van der Klis H & de Jong G. **2003**. Covariation of larval gene expression and adult body size in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Mol. Biol. Evol.* 20:1760-1766.
Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E & Prati D. **2005**. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144:1-11.
Bossdorf O, Richards CL & Pigliucci M. **2008**. Epigenetics for ecologists. *Ecol. Letters* 11:106-115.
Boulétreau M. **1986**. The genetics and coevolutionary interactions between parasitoids and their hosts. Pp. 169-200 *in* G Waage, ed. Academic Press, London.
Boulétreau-Merle J & Fouillet P. **2002**. How to overwinter and be a founder: egg retention phenotypes and mating status in *Drosophila melanogaster*. *Evol. Ecol.* 16:309-322.
Boulétreau-Merle J, Allemand R, Cohet Y & David JR. **1982**. Reproductive strategy in *Drosophila melanogaster*: significance of a genetic divergence between temperate and tropical populations. *Oecologia* 53:323-329.
Bradshaw AD. **1965**. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13:115-155.
Bradshaw aD & Hardwick K. **1989**. Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biol. J. Linn. Soc.* 37:137-155.
Bradshaw WE & Holzapfel CM. **2008**. Genetic responses to rapid climate change: it's seasonal timing that matters. *Mol. Ecol.* 17:157-166.
Braendle C & Felix M-A. **2008**. Plasticity and errors of a robust developmental system in different environments. *Devel. Cell* 15:714-724.
Braendle C & Felix M-A. **2009**. The other side of phenotypic plasticity: a developmental system that generates an invariant phenotype despite environmental variation. *J. Biosc.* 34:543-51.

Brakefield PM, Gates J, Keys D, Kesbeke F, Wijngaarden PJ, Monteiro A, French V & Carroll SB. **1996**. Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns. *Nature* 384:236-242.

Brakefield PM & Kesbeke F. **1997**. Genotype-environment interactions for insect growth in constant and fluctuating temperature regimes. *Proc. Roy. Soc.* 264:717-723.

Brakefield PM, Kesbeke F & Koch PB. **1998**. The regulation of phenotypic plasticity of eyespot in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Am. Nat.* 152:853-860.

Brakefield PM & Mazzotta V. **1995**. Matching field and laboratory environments: effects of neglecting daily temperature variations in insect reaction norms. *J. Evol. Biol.* 8:559-573.

Brenner JL, Jasiewicz KL, Fahley AF, Kemp BJ & Abbott AL. **2010**. Loss of individual microRNAs causes mutant phenotypes in sensitized genetic backgrounds in *C. elegans*. *Curr. Biol.* 20:1321-1325.

Brown PH, Shearer PW, Miller JC & Thistlewood HMA. **2011**. The discovery and rearing of a parasitoid (Hymenoptera: Pteromilidae) associated with spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* in Oregon and British Columbia. *ESA annual meetings*, Reno NV, USA

C

Calabria G, Maca J, Bächli G, Serra L & Pascual M. **2010**. First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *J. Appl. Entomol.*

Callahan HS, Pigliucci M & Schlichting CD. **1997**. Developmental phenotypic plasticity: Where ecology and evolution meet molecular biology. *BioEssays* 19:519-525.

Capy P, David JR & Robertson A. **1988**. Thoracic trident pigmentation in natural populations of *Drosophila simulans*: a comparison with *D. melanogaster*. *Heredity* 61:263-268.

Capy P, Pla E & David JR. **1993**. Phenotypic and genetic variability of morphometrical traits in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. I. Geographic variations. *Genet. Sel. Evol.* 25:517-536.

Capy P, Pla E & David JR. **1994**. Phenotypic and genetic variability of morphometrical traits in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. II. Within-population variability. *Genet. Sel. Evol.* 26:15-28.

Carton Y. **1984**. Experimental analysis of interactions between *Drosophila melanogaster* and parasitic wasp, *Leptopilina boulardi* (sympatry, allopatry, xenopatry). *Genet. Sel. Evol.* 16:417-430.

Chakir M, Chafik A, Moreteau B, Gibert P & David JR. **2002**. Male sterility thermal thresholds in *Drosophila*: *D. simulans* appears more cold-adapted than its sibling *D. melanogaster*. *Genetica* 114:195-205.

Chen DQ, Montlor CB & Purcell AH. **2000**. Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*, and the blue alfalfa aphid, *A. kondai*. *Entomol. Exp. Appl.* 95:315-323.

Chen IC, Hill JK, Ohlemuller R, Roy DB & Thomas CD. **2011**. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333:1024-1026.

Chenoweth SF & Blows MW. **2008**. Q(st) meets the G matrix: the dimensionality of adaptive divergence in multiple correlated quantitative traits. *Evolution* 62:1437-1449.

Cheverud JM, Vaughn TT, Pletscher LS, King-Ellison K, Bailiff J, Adams E, Erickson C & Bonislawski A. **1999**. Epistasis and the evolution of additive genetic variance in populations that pass through a bottleneck. *Evolution* 53:1009-1018.

Chown SL, Slabber S, McGeouch M, Janion C & Leinaas HP. **2007**. Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc.*

Biol. Sci. 274:2531-2537.
Chown SL & Terblanche JS. **2006**. Physiological Diversity in Insects: Ecological and Evolutionary Contexts. *Adv. Insect Phys.* 33:50-152.
Claret J & Carton Y. **1980**. Diapause in a tropical species, *Cothonaspis boulardi* (Parasitic Hymenoptera). *Oecologia* 45:32-34.
Clusella-Trullas S, Blackburn TM & Chown SL. **2011**. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am. Nat.* 177:738-751.
Clobert J & Sinervo B. **2010**. La plasticité phénotypique *in* F Thomas,T Lefèvre & M Raymond, eds. Biologie Evolutive. De Boeck, Bruxelles.
Cohet Y & David J. **1978**. Control of the adult reproductive potential by preimaginal thermal conditions: a study in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 35:319-342.
Colinet H, Boivin G & Hance T. **2007**. Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: fitness consequences. *Oecologia* 152:425-33.
Convey P. **1997**. How are the life history strategies of antarctic terrestrial invertebrates influenced by extreme environmental conditions ? *J. Therm. Biol.* 22:429-440.
Cossins AR & Bowler K. **1987**. Temperature biology of animals. Chapman and Hall, London and New York.
Czajka MC & Lee RE. **1990**. A rapid cold-hardening response protecting against cold shock injury in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.* 148:245--254.

D

Daehler CC. **2003**. Performance comparisons of co-occuring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:183-211.
Davey JL & Blaxter MW. **2011**. RADSeq: next-generation population genetics. *Briefings in functional genomics* 9:416-423.
David JR & Tsacas L. **1981**. Cosmopolitan subcosmopolitan and widespread species : different strategies within the Drosophilid family (Diptera). *C. R. Soc. Biogéog.* 57:11-26.
David JR & Capy P. **1988**. Genetic variation of *Drosophila melanogaster* natural populations. *Trends Genet.* 4:106-111.
David JR, Allemand R, Van Herrewege J & Cohet Y. **1983**. Ecophysiology: abiotic factors. Vol. 3d. Pp. 105-170 *in* M Ashburner,HL Carson & JN Thompson, eds. Academic Press, New York.
David JR, Capy P, Payant V & Tsakas S. **1985**. Thoracic trident pigmentation in *Drosophila melanogaster* : differentiation of geographical populations. *Genet. Sel. Evol.* 17:211-223.
David JR, Capy P & Gauthier JP. **1990**. Abdominal pigmentation and growth temperatures in *Drosophila melanogaster* : similarities and differences in the norms of reaction of successive segments. *J. Evol. Biol.* 3:429-445.
David JR, Gibert P, Gravot E, Pétavy G, Morin JP, Karan D & Moreteau B. **1997**. Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila* : analysis and significance of reaction norms of morphometrical traits. *J. Therm. Biol.* 22:441-451.
David JR, Gibert P, Pla E, Pétavy G, Karan D & Moreteau B. **1998**. Cold stress tolerance in *Drosophila*: analysis of chill coma recovery in *D. melanogaster*. *J. Therm. Biol.* 23:291-299.
David JR, Gibert P & Moreteau B. **2004a**. Evolution of reaction norms. Pp. 50-63 *in* JJ De Witt & SM Scheiner, eds. Phenotypic plasticity, Functional and conceptual approaches. Oxford University Press, New York.

David JR, Allemand R, Capy P, Chakir M, Gibert P, Petavy G & Moreteau B. **2004b**. Comparative life histories and ecophysiology of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Genetica* 120:151-163.

David JR, Gibert P, Legout H, Pétavy G, Capy P & Moreteau B. **2005**. Isofemale lines in Drosophila: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations. *Heredity* 94:3-12.

David JR, Legout H & Moreteau B. **2006a**. Phenotypic plasticity of body size in a temperate population of *Drosophila melanogaster*: when the temperature-size rule does not apply. *J. Genet*. 85:9-23.

David JR, Araripe LO, Bitner-Mathé BC, Capy P, Goni B, Klaczko LB, Legout H, Martins MB, Vouidibio J, Yassin A & Moreteau B. **2006b**. Quantitative trait analysis and geographic variability of natural populations of *Zaprionus indianus*, a recent invader of Brazil. *Heredity* 96:53-62.

Davidson JK. **1990**. The genetic architecture of cold tolerance in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Aust. J. Zool*. 38:163--171.

Davidowitz G & Nijhout H. **2004**. The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. *Integr. Comp.Biol. Invasions* 44:443-449.

Davidson AM, Jennions M & Nicotra AB. **2011**. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Letters* 14:419-431.

Davis MA, Grime JP & Thompson K. **2000**. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol*. 88:528-534.

Davis MB & Shaw RG. **2001**. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292:673-679.

de Jong G. **1989**. Phenotypically plastic characters in isolated populations. Pp. 3-20 *in* A Fondevila, ed. Evolutionnary biology of transient unstable populations. Springer Verlag, Berlin.

de Jong G. **1990**. Quantitative genetics of reaction norms. *J. Evol. Biol*. 3:447-468.

de Jong G. **1995**. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *Am. Nat*. 145:493-512.

de Jong G. **2005**. Evolution of phenotypic plasticity patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytol*. 166:101-118.

de Jong PW, Gusselkloo SWS & Brakefield PM. **1996**. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. *J. Exp. Biol*. 199:2655-2666.

Debat V & David P. **2001**. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends Ecol. Evol*. 16:555-561.

Deere JA, Sinclair BJ, Marshall DJ & Chown CL. **2006**. Phenotypic plasticity of thermal tolerances in five oribatid mite species from sub-Antarctic Marion Island. *J. Insect Physiol*. 52:693-700.

Delpuech JM, Moreteau B, Chiche J, Pla E, Vouidibio J & David JR. **1995**. Phenotypic plasticity and reaction norms in temperate and tropical populations of *Drosophila melanogaster* : ovarian size and developmental temperature. *Evolution* 49:670-675.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC & Martin PR. **2008**. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude Thermal Safety margin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*

Dewitt TJ. **1998**. Costs and limits of phenotypic plasticity : Tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *J. Evol. Biol*. 11:465-480.

DeWitt TJ & Scheiner SM. **2004**. Phenotypic plasticity. Functional and conceptual

approaches. Oxford University Press, New York.
DeWitt TJ, Sih A & Wilson DS. **1998**. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 13:77-81.
Dingemanse NJ, Kazem AJ, Réale D & Wright J. **2010**. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 25:81-89.
Donohue K, Messiqua D, Pyle EH, Heschel MS, Schmitt J & Url S. **2000**. Evidence of Adaptive Divergence in Plasticity : Density- and Site-Dependent Selection on Shade-Avoidance Responses in *Impatiens capensis Evolution* 54:1956-1968.
Douglas A. **2006**. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J. Exp. Bot.* 57:747-754.
Doutt RL. **1959**. The biology of parasitic Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 4:161-182.
Duron O, Bouchon D, Boutin S, Bellamy L, Zhou L, Engelstädter J & Hurst G. **2008**. The diversity of reproductive parasites among arthropods : *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biology* 6:1-24.

E

Eijs IEM. **1999**. The evolution of resource utilisation in Leptopilina species. Universiteit Leiden, Leiden.
Eliopoulos PA, Harvey JA, Athanassiou G & Stathas GJ. **2003**. Effect of biotic and abiotic factors on reproductive parameters of the synovigenic endoparasitoid *Venturia canescens*. *Physiol. Entomol.* 28:268-275.
Endler JA. **1986**. Natural selection in the wild. Princeton University Press, Princeton.
Ernande B & Dieckmann U. **2004**. The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implication of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *J. Evol. Biol.* 17:613-628.
Eslin P, Prévost G, Havard S & Doury G. **2009**. Immune resistance of *Drosophila* hosts against *Asobara* parasitoids: cellular aspects. *Adv. Parasitol.* 70:189-212.

F

Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A & David P. **2006**. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.* 21:130-135.
Falconer DS. **1952**. The problem of environment and selection. *Am. Nat.* 86:293-298.
Falconer DS. **1989**. Introduction to quantitative genetics. Longman, New York.
Felsenstein J. **1976**. Theoretical population-genetics of variable selection and migration. *Ann. Rev. Genet.* 10:253-280.
Ferrari J & Godfray HCJ. **2003**. Resistance to a fungal pathogen and host plant specialization in the pea aphid. *Ecol. Letters* 6:111-118.
Fields PG. **1998**. The effect of cold acclimation and deacclimation on cold tolerance, trehalose and free amino acid levels in *Sitophilus granarius* and *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera). *J. Insect Physiol.* 44:955-965.
Fischer K, Kölzow N, Höltje H & Karl I. **2011**. Assay conditions in laboratory experiments: is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? *Oecologia* 166:23-33.
Fletcher JP, Hughes JP & Harvey IF. **1994**. Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. . *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 258:163-167.
Fleury F, Allemand R, Fouillet P & Bouletreau M. **1995**. Genetic variation in locomotor

activity rhythm among populations of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae), a larval parasitoid of Drosophila species. *Behav. Genet.* 25:81-9.

Fleury F, Ris N, Allemand R, Fouillet P, Carton Y & Boulétreau M. **2004**. Ecological and genetic interactions in Drosophila-parasitoids communities: a case study with *D. melanogaster*, *D. simulans* and their common *Leptopilina* parasitoids in south-eastern France. *Genetica* 120:181-94.

Fleury F, Gibert P, Ris N & Allemand R. **2009**. Ecology and life history evolution of frugivorous Drosophila parasitoids. *Adv. Parasitol.* 70:3-44.

Folguera G, Bastïas Da, Caers J, Rojas JM, Piulachs M-D, Bellés X & Bozinovic F. **2011**. An experimental test of the role of environmental temperature variability on ectotherm molecular, physiological and life-history traits: implications for global warming. *Comp. Biochem. Physiol. A* 159:242-246.

Foray V, Gibert P & Desouhant E. **2011**. Differential thermal performance curves in response to different habitats in the parasitoid *Venturia canescens*. *Naturwissenschaften* 98:683-691.

Foray V. **2011**. La plasticité phénotypique en réponse à la variabilité environnementale: de la norme de réaction aux mécanismes physiologiques. Thèse Université Lyon 1, Villeurbanne.

Frankel N, Davis GK, Vargas D, Wang S, Payre F & Stern DL. **2010**. Phenotypic robustness conferred by apparently redundant transcriptional enhancers. *Nature* 466:490-494.

G

Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y & Olivieri I. 1996**.** Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 263:1003-1009.

Gavrilets S & Scheiner SM. **1993a**. The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *J. Evol. Biol.* 6:31-48.

Gavrilets S & Scheiner SM. **1993b**. The genetics of phenotypic plasticity. VI. Theoretical predictions for directional selection. *J. Evol. Biol.* 6:31-48.

Getty T. **1996**. The maintenance of phenotypic plasticity as a signal detection problem. *Am. Nat.* 148:378-385.

Ghalambor CK, Huey RB, Martin PR, Tewksburry JJ & Wang G. **2006**. Are mountain passes higher in the tropics ? Janzen's hypothesis revisited. *Int. Comp. Biol.* 46:5-17.

Ghalambor CK, 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.

Gianoli E. **2004**. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Int. J. Plant. Sci.* 165:825-832.

Gibert P & Huey RB. **2001**. Chill-coma temperature in Drosophila: Effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. *Physiol. Bioch. Zool.* 74:429-434.

Gibert P, Moreteau B, Moreteau JC & David JR. **1996**. Growth temperature and adult pigmentation in two *Drosophila* sibling species: an adaptive convergence of reaction norms in sympatric populations ? *Evolution* 50:2346-2353.

Gibert P, Moreteau B, Moreteau JC & David JR. **1998a**. Genetic variability of quantitative traits in Drosophila melanogaster (fruit fly) natural populations: analysis of wild-living flies and of several laboratory generations. *Heredity* 80:326-335.

Gibert P, Moreteau B, Moreteau JC, Parkash R & David JR. **1998b**. Light body pigmentation in Indian *Drosophila melanogaster*: a likely adaptation to a hot and arid climate. *J.*

Genet. 77:13-20.
Gibert P, Moreteau B, Scheiner SM & David JR. **1998c**. Phenotypic plasticity of body pigmentation in *Drosophila*: correlated variations between segments. *Genet. Sel. Evol*. 30:181-194.
Gibert P, Moreteau B, Petavy G, Karan D & David JR. **2001a**. Chill-coma tolerance, a major climatic adaptation among Drosophila species. *Evolution* 55:1063-1068.
Gibert P, Huey RB & Gilchrist GW. **2001b**. Locomotor performance of *Drosophila melanogaster*: interactions among developmental and adult temperatures, age, and geography. *Evolution* 55:205-9.
Gibert P, Capy P, Imasheva A, Moreteau B, Morin JP, Petavy G & David JR. **2004a**. Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: genetic variability, clines and phenotypic plasticity. *Genetica* 120:165-179.
Gibert P, Moreteau B & David JR. **2004b**. Phenotypic plasticity of body pigmentation in Drosophila melanogaster: genetic repeatability of quantitative parameters in two successive generations. *Heredity* 92:499-507.
Gibert P, Moreteau B & David JR. **2009**. Phenotypic plasticity of abdomen pigmentation in two geographic populations of *Drosophila melanogaster*: male-female comparison and sexual dimorphism. *Genetica* 135:403-413.
Gibert P, Allemand R, Henri H & Huey RB. **2010**. Local adaptation and evolution of parasitoid interactions in an invasive species, Drosophila subobscura. *Evol. Ecol. Res*. 12:873-883.
Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills Ja & Merilä J. **2008**. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol*. 17:167-178.
Gilbert SF. **2005**. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: ecological aspects of animal development. *J. Biosc*. 30:65-74.
Gilchrist GW. **1995**. Specialits and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *Am. Nat*. 146:252-270.
Godfray HCJ. **1994**. Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton.
Goller F & Esch H. 1990. Comparative study of chill-coma temperatures and muscle potentials in insect flight muscles. *J. Exp. Biol*. 150:221-231.
Gomulkiewicz R & Kirkpatrick M. **1992**. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution* 46:390-411.
Goodnight CJ. **1988**. Epistasis and the effect of dounder events on the additive genetic variance. *Evolution* 42:441-454.
Goto SG. **2001**. A novel gene that is up-regulated during recovery from cold shock in *Drosophila melanogaster*. *Gene* 270:259-64.
Goulson D. **1994**. Determination of larval melanization in the moth, *Mamestra brassicae*, and the role of melanin in thermoregulation. *Heredity* 73:471-479.
Griffith TM & Sultan SE. **2006**. Plastic and constant developmental traits contribute to adaptive differences in co-occuring *Polygonum* species. *Oikos* 114:5-14.
Guerra D, Cavichi S, Krebs RA & Loeschcke V. **1997**. Resistance to heat and cold stess in *Drosophila melanogaster:* intra and inter population variation in relation to climate. *Genet. Sel. Evol*. 29:497-510.

H

Haerty W, Gibert P, Capy P, Moreteau B & David JR. **2003**. Microspatial structure of *Drosophila melanogaster* populations in Brazzaville: evidence of natural selection acting on morphometrical traits. *Heredity* 91:440-447.

Harvey JA, Harvey IF & Thompson DJ. **2001**. Lifetime reproductive success in the solitary endoparasitoid, *Venturia canescens*. . *J. Insect. Behav*. 14:573-593.

Hauser M. **2011**. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Manag. Sc*. 67:1352-1357.

Hazel JR. **1995**. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Ann. Rev. Physiol*. 57:19-42.

Hedrick PW. **1986**. Genetic-polymorphism in heterogenous environments - a decade later. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 17:535-566.

Hendrix DL & Salvucci ME. **1998**. Polyol metabolism in homopterans at high temperatures: accumulation of mannitol in aphids (Aphididae: Homoptera) and sorbitol in whiteflies (Aleyrodidae: Homoptera). *Comp. Biochem. Physiol. Mol. Integr. Physiol*. 120:487-494.

Hochachka PW & Somero GN. **2002**. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press, Oxford.

Hoffmann A. **2003**. Adaptation of Drosophila to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *J. Therm. Biol*. 28:175-216.

Hoffmann AA & Parsons PA. **1988**. The analysis of quantitative variation in natural populations with isofemale strains. *Genet. Sel. Evol*. 20:87-98.

Hoffman AA & Parsons PA. **1991**. Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford University Press, Oxford.

Hoffmann AA & Watson M. **1993**. Geographical variation in the acclimation responses of Drosophila to temperature extremes. *Am. Nat*. 142:S93--S113.

Hoffmann AA & Parsons PA. **1997**. Extreme Environmental Change and Evolution. Cambridge University Press., Cambridge.

Hoffmann Aa & Sgro CM. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479-485.

Hoffmann AA, Anderson A & Hallas R. **2002**. Opposing cline for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecol. Letters* 5:614-618.

Hoffman AA, Scott M, Partridge L & Hallas R. **2003**. Overwintering in *Drosophila melanogaster*: outdoor field cage experiments on clinal and laboratory selected populations help elucidate traits under selection. *J. Evol. Biol*. 16:614-623.

Hoffman AA, Shirriffs J & Scott M. **2005**. Relative importance of plastic vs genetic factors in adaptive differentiation: geographical variation for stress resistance in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Funct. Ecol*. 17:222-227.

Hollander J. **2008**. Testing the grain-size model fot the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 62:1381-1389.

Holloway GJ, Marriott CG & Crocker HJ. **1997**. Phenotypic plasticity in hoverflies: the relationship between colour pattern and season in *Episyrphus balteatus* and other Syrphidae. *Ecol. Entomol*. 22:425-432.

Hosler JS, Burns JE & Esch HE. **2000**. Flight muscle resting potential and species-specific differences in chill-coma. *J. Insect Physiol*. 46:621-627.

Houston AI & McNamara JM. **1992**. Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evol. Biol*. 6:243-253.

Huey RB & Slatkin M. **1976**. Costs and benefits of lizards thermoregulation. *Quart. Rev. Biol*. 51:363-384.

Huey RB & Stevenson RD. **1979**. Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches. *Int. Comp. Biol*. 19:357-366.

Huey RB & Hertz PE. **1984**. Is a Jack-of-All-Temperatures a Master of None? *Evolution* 38:441-441.

Huey RB & Berrigan D. **1996**. Testing evolutionary hypotheses of acclimation. Pp. 205-238 *in* IA Johnston & FA Bennett, eds. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
Huey RB & Kingsolver JG. **2011**. Variation in universal temperature dependence of biological rates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108:10377-10378.
Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, Berrigan D & Serra L. **2000**. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science* 287:308-309.

IJ

IPCC in Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P, van der Linden P J & Hanson C E, eds, Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
Ideo S, Watada M, Mitsui H & Kimura MT. **2008**. Host range of *Asobara japonica* (Hymenoptera : Braconidae), a larval parasitoid of drosophilid flies. *Entomol. Sc.* 11:1-6.
Imasheva AG, Bubli OA & Lazebny OE. **1994**. Variation in wing length in eurasian populations of *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 72:508-514.
Izquierdo JI. **1991**. How does *Drosophila melanogaster* overwinter? *Entomol. Exp. Appl.* 59:51-58.
Jervis MA, Heimpel GE, Ferns PN, Harvey JA & Kidd NAC. **2001**. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny'. *J. Anim. Ecol.* 70:442-458.
Johannsen W. **1909**. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. G. Fisher, Iena.

K

Karan D, Dahiya N, Munjal AK, Gibert P, Moreteau B, Parkash R & David JR. **1998**. Desiccation and starvation tolerance of adult *Drosophila* : opposite latitudinal clines in natural populations of three different species. *Evolution* 52:825-831.
Karan D, Morin JP, Gibert P, Moreteau B, Scheiner S & David JR. **2000**. The genetics of phenotypic plastciity: IX genetic architecture, temperature and sex differences in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 54:1035-1040.
Keane RM & Crawley MJ. **2002**. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17:164-170.
Kimura MT. **1988**. Adaptations to temperate climates and evolution of overwintering strategies in the *Drosophila melanogaster* species group. *Evolution* 42:1288--1297.
Kingsolver JG & Wiernasz DC. **1991**. Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *Am. Nat.* 137:816-830.
Kingsolver JG, Ragland GJ & Diamond SE. **2009**. Evolution in a constant environment: thermal fluctuations and thermal sensitivity of laboratory and field populations of *Manduca sexta*. *Evolution* 63:537-41.
Klok CJ & Chown SL. **2003**. Resistance to temperature extremes in sub-Antarctic weevils: interspecific variation, population differentiation and acclimation. *Biol. J. Linn. Soc.* 78:401-414.
Koštál V, Renault D, Mehrabianova A & Bastl J. **2007**. Insect cold tolerance and repair of chill-injury at fluctuating thermal regimes: role of ion homeostasis. *Comp. Biochem. Physiol. A* 147:231-238.
Kraaijeveld AR & Godfray HCJ. **2001**. Is there local adaptation in Drosophila-parasitoid

interactions? *Evol. Ecol. Res.* 3:107-116.
Krebs RA & Feder ME. **1997**. Natural variation in the expression of the heat-shock protein HSP70 in a population of *Drosophila melanogaster* and its correlation with tolerance of ecologically relevant thermal stress. *Evolution* 51:173-179.
Kristensen TN, Loeschcke V & Hoffman AA. **2007**. Can artificially selected phenotypes influence a component of field fitness ? Thermal selection and fly performance under thermal extremes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 274:771-778.
Kristensen TN, Hoffmann Aa, Overgaard J, Sørensen JG, Hallas R & Loeschcke V. **2008**. Costs and benefits of cold acclimation in field-released Drosophila. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:216-221.

L

Lachaise D & Silvain J-F. **2004**. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster - D. simulans* palaeogeographic riddle. *Genetica* 120:17-39.
Laven H. 1967. Eradication of *Culex pipiens fatigans* through cytoplasmic incompatibility. . *Nature* 216
Leather SR, Walters KFA & Bale JS. **1993**. The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, Cambridge.
Ledòn-Rettig CC & Pfennig DW. **2011**. Emerging model systems in eco-evodevo : the environmentally responsive spadefoot toad. *Evol. Dev.* 400:391-400.
Leroi AM, Bennett AF & Lenski RE. **1994**. Temperature adaptation and competitive fitness: an experimental test of the Beneficial Acclimation Assumption. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:1917-1921.
Levins R. **1968**. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton.
Liefting M, Hoffmann Aa & Ellers J. **2009**. Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*. *Evolution* 63:1954-1963.
Lind MI & Johansson F. **2007**. The degree of adaptive phenotypic plasticity is correlated with the spatial environmental heterogeneity experienced by island populations of Rana temporaria. *J. Evol. Biol.* 20:1288-97.
Liu H & Stiling P. **2006**. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biol. Invasions* 8:1535-1545.
Liu YQ, Thiel A & Hoffmeister TS. **2009a**. Odor-mediated patch choice in the parasitoid *Venturia canescens:* temporal decision dynamics. *Entomol. Exp. Appl.* 132:110-117.
Liu YQ, Bernstein C & Thiel A. **2009b**. Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63:1459-1469.
Lively CM. **1986**. Canalization versus developmental conversion in a spatially-variable environment. *Am. Nat.* 128:561-572.
Lodge DM. **1993**. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8:133-137.
Loeschke V & Hoffman AA. **2007**. Consequences of heat hardening on a field fitness compoent in *Drosophila* depend on environmental temperature. *Am. Nat.* 169:175-183.
Lucchetta P, Desouhant E, Wajnberg E & Bernstein C. **2007**. Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:1409-1418.
Lukáš J, Bernstein C, Gu H & Dorn S. **2010**. Could different environmental conditions select for different flight characteristics in sexual and asexual parasitoid *Venturia canescens*?

Entomol. Exp. Appl. 136:80-88.
Lynch M & Gabriel W. **1987**. Environmental tolerance. *Am. Nat.* 129:283-303.

MN

Macdonald SS, Rako L, Batterham P & Hoffmann AA. **2004**. Dissecting chill coma recovery as a measure of cold resistance: evidence for a biphasic response in Drosophila melanogaster. *J. Insect Physiol.* 50:695-700.
Macmillan HA & Sinclair BJ. **2011**. Mechanisms underlying insect chill-coma. *J. Insect Physiol.* 57:12-20.
Magiafoglou A & Hoffmann AA. **2003**. Cross-generation effects due to cold exposure in *Drosophila serrata*. *Funct. Ecol.* 17:664-672.
Marshall KE & Sinclair BJ. **2010**. Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Roy. Soc.* 277:963-969.
Martin TL & Huey RB. **2008**. Why "suboptimal" is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. *Am. Nat.* 171:E102-18.
Mateo Leach I, Hesseling A, Huibers WHC, Witsenboer H, Beukeboom LW & Van der Zande L. **2009**. Transcriptome and proteome analysis of ovaries of arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens*. *Insect Mol. Biol.* 18:477-482.
Matsumura S. **1931**. 6000 illustrated insects of Japan-empire (in Japanese). Tokohshoin, Tokyo.
Menu F & Debouzie D. **1993**. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93:367-373.
Menu F, Roebuck J & Viala M. **2000**. Bet-Hedging Diapause Strategies in Stochastic Environments. *Am. Nat.* 155:724-734.
Měráková E & Goždík L. **2009**. Thermal acclimation of swimming performance in newt larvae: the influence of diel temperatrue fluctuations during embryogenesis. *Funct. Ecol.* 23:989-995.
Merilä J & Crnokrak P. **2001**. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *J. Evol. Biol.* 14:892-903.
Meyer Ga & Hull-Sanders HM. **2007**. Altered patterns of growth, physiology and reproduction in invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *Biol. Invasions* 10:303-317.
Miner BG & Vonesh JR. **2004**. Effects of fine grain environmental variability on morphological plasticity. *Ecol. Letters* 7:794-801.
Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK & Relyea RA. **2005**. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20:685-692.
Mitsui H & Kimura MT. **2010**. Distribution, abundance and host association of two parasitoid species attacking frugivorous drosophilid larvae in central Japan. *Eur. J. Entomol.* 107:535-540.
Mitsui H, Beppu K & Kimura MT. **2010**. Seasonal life cycles and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomol. Sc.* 13:60-67.
Moczek AP & Snell-Rood EC. **2008**. The basis of bee-ing different: the role of gene silencing in plasticity. *Evol. Dev.* 10:511-513.
Monteiro AF, Brakefield PM & French V. **1994**. The evolutionary genetics and developmental basis of wing pattern variation in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Evolution* 48:1147-1157.
Montlor CB, Maxmen A & Purcell AH. **2002**. Facultative bacteria endosymbionts benefit pea

aphids Acyrthosiphon pisum under heat stress. *Ecol. Entomol.* 27:189-195.
Mooney HA & Cleland EE. **2001**. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:5446-5451.
Moran NA. **1992**. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *Am. Nat.* 139:971-989.
Moreteau B, Morin JP, Gibert P, Pétavy G, Pla E & David JR. **1997**. Evolutionary changes of nonlinear reaction norms according to thermal adaptation: a comparison of two Drosophila species. *C. R. Acad. Sci. III* 320:833-841.
Morin JP, Moreteau B, Pétavy G & David JR. **1999**. Divergence of reaction norms of size characters between tropical and temperate populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *J. Evol. Biol.* 12:329-339.
Munch SB & Salinas S. **2009**. Latitudinal variation in lifespan within species is explained by the metabolic theory of ecology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:13860-13864.
Munjal AK, Karan D, Gibert P, Moreteau B, Parkash R & David JR. **1997**. Thoracic trident pigmentation in *Drosophila melanogaster*: latitudinal and altitudinal clines in Indian populations. *Genet. Sel. Evol.* 29:601-610.
Nguyen TNM, Phan QG, Duong LP, Bertrand KP & Lenski RE. **1989**. Effects of carriage and expression of the Tn*10* tetracycline-resistance operon on the fitness of *Escherichia coli* K12. *Mol. Biol. Evol.* 6:213-225.
Nijhout HF. **2003**. Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evol. Dev.* 5:9-18.
Nussey DH, Postma E, Gienapp P & Visser ME. **2005**. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310:304-306.

O

O'Grady PM. **1999**. Reevaluation of phyogeny in the *Drosophila* obscura species group based on combined analysis of nucleotide sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 12:124-139.
Oliver KM, Russell JA, Moran AN & Hunter MS. **2003**. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:1803-1807.
Ottenheim MM, Volmer AD & Holloway GJ. **1996**. The genetics of phenotypic plasticity in adult abdominal colour pattern of *Eristalis arbustorum* (Diptera: Syrphidae). *Heredity* 77:493-499.
Otto SP. **2009**. The evolutionary enigma of sex. *Am. Nat.* 174:S1-S14.
Overgaard J, Hoffman AA & Kristensen TN. **2011**. Assessing population and environmental effects on thermal resistance in *Drosophila melanogaster* using ecologically relevant assays. *J. Therm. Biol.* 36:409-416.
Overgaard J & Sørensen JG. **2008**. Rapid thermal adaptation duting field temperature variations in *Drosophila melanogaster*. *Cryobiology* 56:159-162.

P

Padilla DK & Adolph SC. **1996**. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment. *Evol. Ecol.* 10
Parmesan C & Yohe G. **2003**. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
Partridge L & Coyne J. **1997**. Bergmann's rule in ectotherms: is it adaptative? *Evolution* 51:632-635.
Pascual M, Chapuis MP, Mestres F, Balanya J, Huey RB, Gilchrist GW, Serra L & Estoup A.

2007. Introduction history of *Drosophila subobscura* in the New World: a microsatellite-based survey using ABC methods. *Mol. Ecol.* 16:3069-3083.
Pelosse P, Bernstein C & Desouhant E. **2007**. Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evol. Ecol.* 21:669-685.
Pelosse P, Amat I, Bernstein C & Desouhant E. **2010**. The dynamics of energy allocation in adult arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens*. *Entomol. Exp. Appl.* 135:68-76.
Pétavy G, David, J.R., Gibert P & Moreteau B. **2001a**. Viability and rate of development at different temperatures in *Drosophila*: a comparison of constant and alternating thermal regimes. *J. Therm. Biol.* 26:29-39.
Pétavy G, Moreteau B, Gibert P, Morin J-P & David JR. **2001b**. Phenotypic plasticity of body size in Drosophila: effects of a daily periodicity of growth temperature in two sibling species. *Physiol. Entomol.* 26:351-361.
Pétavy G, Moreteau B, Gibert P & David JR. **2002**. Phenotypic plasticity of body pigmentation in Drosophila: influence of a developmental thermoperiodic regime in two sibling species. *Physiol. Entomol.* 27:124-135.
Pétavy G, David JR, Debat V, Gibert P & Moreteau B. **2004**. Specific effects of cycling stressful temperatures upon phenotypic and genetic variability of size traits in Drosophila melanogaster. *Evol. Ecol. Res.* 6:1-18.
Piersma T & Drent J. **2003**. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends Ecol. Evol.* 18:228-233.
Pigliucci M. **1996a**. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends Ecol. Evol.* 11:168-173.
Pigliucci M. **1996b**. Modelling phenotypic plasticity. II. do genetic correlations matter ? *Heredity* 77:453-460.
Pigliucci M. **2001**. Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture. . The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
Pigliucci M. **2005**. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20:481-6.
Pigliucci M & Murren CJ. **2003**. Perspective: Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution* 57:1455-1464.
Pigliucci M, Murren CJ & Schlichting CD. **2006**. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209:2362-2367.
Pimentel D, Lach L, Zuniga R & Morrison D. **2000**. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50:53-65.
Podrabsky JE & Somero GN. **2004**. Changes in gene expression associated with acclimation to constant temperatures and fluctuating daily temperatrues in an annual killfish *Austrofundulus limnaeus*. *J. Exp. Biol.* 207:2237-2254.
Prévost G. **2009**. Advances in parasitology: parasitoids of Drosophila. Elsevier
Price PW. **1974**. Strategies for egg production. *Evolution* 28:76-84.
Price TD, Qvarnström A & Irwin DE. **2003**. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. Biol. Sci.* 270:1433-1440.

QR

Queitsch C, Sangster TA & Lindquist S. **2002**. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature* 417:618-624.
Ragland GJ & Kingsolver JG. **2008**. The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits : comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evol.*

Ecol. 10:29-44.
Rako L & Hoffmann AA. **2006**. Complexity of the cold acclimation response in *Drosophila melanogaster*. *J*. *Insect Physiol*. 52:94-104.
Relyea RA. **2002**. Costs of phenotypic plasticity. *Am*. *Nat*. 159:272-282.
Relyea RA. **2003**. How prey respond to combined predators: a reveiw and an empirical test. *Ecology* 84:1827-1839.
Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J & Pigliucci M. **2006**. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol*. *Letters* 9:981-993.
Richards EJ. **2008**. Population epigenetics. *Curr*. *Op*. *Genet*. *Dev*. 18:221-226.
Ris N. **2003**. Hétérogénéité spatiale, plasticité phénotypique et trade-off environnementaux: Rôle de l'espèce hôte et de la température dans la différentiation génétique des populations du parasitoïde *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera). Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne.
Ris N, Allemand R, Fouillet P & Fleury F. **2004**. The joint effect of temperature and host species induce complex genotype-by-environment interactions in the larval parasitoid of *Drosophila* , *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: *Figitidae*). *Oikos* 106:451-456.
Root TL, Price JT, Hall KR & Schneider SH. **2003**. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.
Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, Neofotis P, Wu Q, Carassa G, Menzel A, Root TL, Estrella N, Seguin B, Tryjanowski P, Liu C, Rawlins S & Imeson A. **2008**. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 435:353-357.
Ruel JJ & Ayres MP. **1999**. Jensen,Äôs inequality predicts effects of environmental variation. *Trends Ecol*. *Evol*. 14:361-366.
Rutherford SL. **2003**. Between genotype and phenotype: protein chaperones and evolvability. *Nat*. *Rev*. *Genet*. 4:263-274.
Rutherford SL & Lindquist S. **1998**. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396:336-342.

S

Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge M, Molofsky J, With KA, Cabin RJ, Cohen JE, C N, McCauley DE, Neil PO, Parker M, Thompson JN & Weller SG. **2001**. The population biology of invasive species. *Ann*. *Rev*. *Ecol*. *Evol*. *Syst*. 32:305-332.
Salt G. **1976**. The hosts of *Nemeritis canescens*, a problem in the host specificity of insect parasitoids. . *Ecol*. *Entomol*. 1:63-67.
Sasaki A & De Jong G. **1999**. Density dependance and unpredictable selection in a heterogeneous environment: compromise and polymorphism in the ESS reaction norm. *Evolution* 53:1329-1342.
Scheiner SM. **1993a**. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann*. *Rev*. *Ecol*. *Syst*. 24:35-68.
Scheiner SM. **1993b**. Plasticity as a selectable trait : reply to Via. *Am*. *Nat*. 142:371-373.
Scheiner SM. **1998**. The genetics of phenotypic plasticity . VII. Evolution in a spatially-structured environment. *J*. *Evol*. *Biol*. 11:303-320.
Scheiner SM & Lyman RF. **1989**. The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *J*. *Evol*. *Biol*. 2:95-107.
Scheiner SM & Lyman RF. **1991**. The genetics of phenotypic plasticity II. Response to selection. *J*. *Evol*. *Biol*. 4:23-50.
Scheiner SM & Berrigan D. **1998**. The genetics of phenotypic plasticity. VIII The cost of

plasticity in *Daphnia culex*. *Evolution* 52:368-378.
Schenker R. **1984**. Effect of temperature acclimation on cold-hardiness of antarctic microarthropods. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 21:205-220.
Schlichting CD. **1986**. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:667-693.
Schlichting CD. **2004**. The role of phenotypic plasticity in diversification *in* TJ DeWitt & SM Scheiner, eds. Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches. Oxford University Press, New York.
Schlichting CD & Pigliucci M. **1993**. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *Am. Nat.* 142:366-370.
Schlichting CD & Pigliucci M. **1995**. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evol. Ecol.* 9:154-168.
Schlichting CD & Pigliucci M. **1998**. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
Schlichting CD & Smith H. **2002**. Phenotypic plasticity : linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evol. Ecol.* 16:189-211.
Schmalhausen II. **1949**. Factors of evolution: the theory of stabilizing selection. Blakiston, Philadelphia.
Schmidt PS, Matzkin L, Ippolito M & Eanes WF. **2005**. Geographic variation in diapause incidence, life-history traits, and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 59:1721-32.
Schneider MV, Beukeboom LW, Driessen G, Lapchin L, Bernstein C & Van Alphen JJM. **2002**. Geographical distribution and genetic relatedness of sympatrical thelytokous and arrhenotokous populations of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera). . *J. Evol. Biol.* 15
Sih A. **2004**. A behavioral ecological view of phenotypic plasticity *in* TJ DeWitt & SM Scheiner, eds. Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches. Oxford University Press, New York.
Sinclair BJ, Addo-Bediako A & Chown SL. **2003**. Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance. *Biol. Rev.* 78:181-195.
Singh AK & Lakhotia SC. **1984**. Lack of effects of micro- tubule poisons on the 93D and 93D like heat shock puffs in *Drosophila*. *Indian J. Exp. Biol.* 20:569-576.
Smallwood PD. **1996**. An introduction to risk sensitivity: the use of Jensen's inequality to clarify evolutionary arguments of adaptation and constraint. *Am. Zool.* 36:392-397.
Smith-Gill SJ. **1983**. Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. *Am. Zool.* 23:47-55.
Snell-Rood EC, Van Dyken JD, Cruickshank T, Wade MJ & Moczek AP. **2010**. Toward a population genetic framework of developmental evolution: the costs, limits, and consequences of phenotypic plasticity. *BioEssays* 32:71-81.
Stanley SM, Parsons PA, Spence GE & Weber L. **1980**. Resistance of species of the *Drosophila melanogaster* subgroup to environmental extremes. *Aust. J. Zool.* 28:413-421.
Stearns S. 1982. The role of development in the evolution of life histories *in* JT Bonner, ed. Evolution and Development. Springer Verlag, New York.
Stearns SC. **1989**. The evolutionnary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39:436-445.
Stearns SC. **1990**. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: the solutions proposed for a longstanding problem. *J. Genet.* 69:1-10.
Stearns SC & Koella JC. **1986**. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40:893-913.

Stouthamer R, Breeuwer JA & Hurst GDD. **1999**. *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. *Ann. Rev. Microbiol*. 53:71-102.

Stratman R & Markow TA. **1998**. Resistance to thermal stress in desert Drosophila. *Funct. Ecol*. 12:965-970.

Sultan SE. **1995**. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerl*. 44:363-383.

Sultan SE. **2001**. Phenotypic Plasticity for Fitness Components in Polygonum Species of Contrasting Ecological Breadth. *Ecology* 82:328-328.

Sultan SE. **2007**. Development in context: the timely emergence of eco-devo. *Trends Ecol. Evol*. 22:575-582.

Sultan SE. **2010**. Plant developmental responses to the environment : eco-devo insights. *Curr. Opin. Plant Biol*. 13:96-101.

Sultan SE & Spencer HG. **2002**. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation *Am. Nat*. 160:271-283.

Suzuki Y & Nijhout HF. **2006**. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science* 311:650-652.

Sultan SE, Wilczek aM, Bell DL & Hand G. **1998**. Physiological response to complex environments in annual Polygonum species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* 115:564-578.

T

Takahashi KH, Rako L, Takano-Shimizu T, Hoffmann AA & Lee SF. **2010**. Effects of small Hsp genes on developmental stability and microenvironmental canalization. *BMC Evol. Biol*. 10:284-284.

Terblanche JS, Nyamukondiwa C & Kleynhans E. **2010**. Thermal variability alters climatic stress resistance and plastic responses in a globally invasive pest, the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*). *Entomol. Exp. Appl*. 137:304-315.

Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthes S, Bacon PJ, Bell JR, M.S. B, Brereton TM, P.W. B, Carvalhos L, Clutton-Brock T, Dawson A, Edwards M, Elliott JM, Harrington R, Johns D, Jones ID, Jones JT, Leech DI, Roy DB, Scott A, Smith M, Smithers RJ, I.J. W & Wanless S. **2010**. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwated and terrestrial environments. *Global Change Biol*. 16:3304-3313.

Thiel A, Driessen G & Hoffmeister TS. **2006**. Different habitats, different habits ? Response to foraging information in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behav. Ecol. Sociobiol*. 59:614-623.

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, De Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld A, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Philips OL & Williams SE. **2004**. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.

Trussell GC & Smith LD. **2000**. Induced defenses in response to an invading crab predator: an explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:2123-2127.

Tsuchida T, Koga R & Fukatsu T. **2004**. Host plant specialization governed by facultative symbiont. *Science* 303:1989-1989.

Tucic N. **1979**. Genetic capacity for adaptation to cold resistance at different developmental stages of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 33:350-358.

Tufto J. **2000**. The Evolution of Plasticity and Nonplastic Spatial and Temporal Adaptations in the Presence of Imperfect Environmental Cues. *Am. Nat*. 156:121-130.

Turelli M & Barton NH. **2006**. Will population bottlenecks and multiloculs epistasis increase

additive genetic variance ? *Evolution* 60:1763-1776.

V

Valladares F, Gianoli E & Gomez JM. **2007**. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol*. 176:749-763.

van Buskirk J & Steiner UK. **2009**. The fitness costs of developmental canalization and plasticity. *J. Evol. Biol*. 22:852-860.

Van der Putten WH, Macel M & Visser ME. **2010**. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Series B* 365:2025-2034.

van Kleunen M & Fisher M. **2005**. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytol*. 166:49-60.

van Kleunen M & Fischer M. **2007**. Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol*. 176:727-730.

Van Tienderen PH. **1991**. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45:1317-1331.

Van Tienderen PH & Koelewijn HP. **1994**. Selection on reaction norms, genetic correlations and constraints. *Genet. Res*. 64:115-125.

Vernon P & Vannier G. **2002**. Evolution of freezing susceptibility and freezing tolerance in terrestrial arthropods. *C. R. Biol*. 325:1185-1190.

Via S. **1984**. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38:896-905.

Via S. **1987**. Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity. Pp. 47-71 *in* V Loeschke, ed. Genetic constraints on adaptive evolution. Springer-Verlag.

Via S. **1993**. Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment ? *Am. Nat*. 142:352-365.

Via S & Lande R. **1985**. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:502-522.

Via S & Lande R. **1987**. Evolution of genetic variability in a spatially variable environment:effects of genotype-environment interaction. *Genet. Res*. 49:147-156.

Via S, Gomulkiewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD & Van Tienderen PH. **1995**. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol*. 5:212-217.

Vilela CR. **1999**. Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Droso. Inf. Serv*. 82:37-39.

Voesenek LACJ, Rijnders JHGM, Peeters AJM, Van de Steeg HM & de Kroon H. **2004**. Plant hormones regulate shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* 85:16-27.

W

Waage JK. **1979**. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *J. Anim. Ecol*. 48:353-371.

Waddington CH. **1942**. Canalization of development and th inheritance of acuired characters. *Nature* 150:563-565.

Waddington CH. **1953**. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7:118-126.

Wagner GP, Booth G & Bagheri HC. **1997**. A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51:329-347.

Watson MJO & Hoffmann AA. **1996**. Acclimation, cross-generation effects, and the response to selection for increased cold resistance in *Drosophila*. *Evolution* 50:1182-1192.

Watt WB. **1969**. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 63:767-774.

West-Eberhard MJ. **2003**. Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press, USA.

West-Eberhard MJ. **2005**. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:6543-6549.

Williams GC. **1966**. Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press, Princeton.

Williams GC. **1992**. Natural selection. Domains, levels and challenges. Oxford University Press, Oxford.

Wiliams KD & Sokolowski MB. **1993**. Diapause in *Drosophila melanogaste*r females: a genetic analysis. *Heredity* 71:312-317.

Williamson M. **2006**. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biol. Invasions* 8:1561-1568.

Williamson M & Fitter A. **1996**. The varying success of Invaders. *Ecology* 77:1661-1666.

Windig JJ, De Kovel CGF & De Jong G. **2004**. Genetics and mechanics of plasticity *in* JJ De Witt & SM Scheiner, eds. Phenotypic plasticity, Functional and conceptual approaches. Oxford University Press, New York.

Woltereck R. **1909**. Weitere experimentelle Untersuchungen uber Artveranderung, speziell uber das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutsc. Zool. Ges.* 19:110-172.

XYZ

Xu H & Robertson RM. **1994**. Effects of temperature on properties of flight neurons in locust. *J. Comp. Physiol.* 175:193-202.

Yamamoto A & Ohba S. **1982**. Strategic differences in thermal adaptation between two Drosophila species, *Drosophila virilis* and *Drosophila immigrans*. *Oecologia* 52:333--339.

Yang Y, Zhang Y, Qian Y & Zeng Q. **2004**. Phylogenetic relationships of *Drosophila melanogaster* species group deduced from spacer regions of histone gene H2A-H2B. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30:336-343.

Zabalou S, Riegler M, Theodorakopoulou M, Stauffer C, Savakis C & Bourtzis K. 2004. Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:15042-15045.

Zamudio KR, Huey RB & Crill WD. **1995**. Bigger isn't always better: body size, developmental and parental temperature and male territorial success in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 49:671-677.

Zchori-Fein E & Bourtzis K. **2011**. Manipulative tenants - Bacteria associated with arthropods. CRC Press, Boca Raton.

Zou J, Rogers WE & Siemann E. **2007**. Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Biol. Invasions* 10:291-302.

Zwaan B, Biljsma R & Hoekstra R. **1991**. On the developmental theory of ageing. I. Starvation resistance and longevity in *Drosophila melanogaster* in relations to pre-adult conditions. *Heredity* 66:29-39.

Titres et Travaux

GIBERT Patricia
Née le 7 mars 1971
Laboratoire Biométrie et Biologie Evolutive
Equipe Génétique et Evolution des Interactions Hôtes-Parasites
Université Claude Bernard - Lyon 1
43, Bld du 11 novembre 1918 - 69622 Villeurbanne cedex France
Tel : 04 72 43 29 10 - Fax : 04 72 43 13 88
email : patricia.gibert@univ-lyon1.fr

1. Titres universitaires

LICENCE BIOLOGIE DES ORGANISMES *mention AB*. Université Paris VI, 1992.

MAITRISE BIOLOGIE DES ORGANISMES ET DES POPULATIONS *mention AB*. Université Paris VI , 1993

DEA ECOLOGIE GENERALE ET PRODUCTION VEGETALE *mention B*. Université Paris VI, 1994

DOCTORAT de l'université Paris XI. Spécialité ECOLOGIE, *mention très honorable avec félicitations*, février 1998
Titre de la thèse : **Génétique et évolution de la plasticité phénotypique chez Drosophila : Température de développement et pigmentation corporelle**
Jury:

Président	R. Barbault	Professeur, Université Paris VI
Rapporteur	M. Boulétreau	Professeur, Université Lyon 1
Rapporteur	I. Till-Bottraud	DR, CNRS, Grenoble
Examinateur	P. H. Gouyon	Professeur, Université Paris XI
Directeur de thèse	J. R. David	DR, CNRS, Gif sur Yvette
Directeur de thèse	B. Moreteau	DR, CNRS, Gif sur Yvette

2. Activités professionnelles

Junior Research Fellow, Agent contractuel du CNRS au Laboratoire Populations, Génétique et Evolution, CNRS, Gif sur Yvette, 1994-1998. Contrat du Centre Franco Indien pour la Promotion de la Recherche Avancée n°1103-1.

Post-doctoral au Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology, University of Utrecht, NL, Avril-Octobre 1998. Financement par le Programme Scientifique ESF Biologie des Populations,

Post-doctoral au Department of Zoology, University of Washington, Seattle, USA, Nov. 1998 - Oct. 1999. Bourse Lavoisier du Ministère des Affaires Etrangères

Chargée de Recherche 2ème classe CNRS au Laboratoire Populations, Génétique et Evolution, CNRS-UPR9034, Gif sur Yvette, nov. 1999 – dec. 2002

Chargée de Recherche 1ère classe CNRS au Laboratoire Biométrie Biologie Evolutive, CNRS-UMR 5558, Villeurbanne, depuis janv. 2003.

3. Travaux scientifiques

3.1. Publications

46 articles dans des revues internationales avec comité de lecture (Facteur d'impact > 0.5) dont 15 en premier auteur.

Revues	Facteurs d'impacts 2009	Nb
Advances in Parasitology	6,231	1
Annales Société Entomologique France	0.600	1
American Naturalist	4,796	2
C. R. Académie Sciences (life sciences)	1,712	1
Evol. Dev.	3,179	1
Evolutionary Ecol. Res	1,692	2
Evolution	5,429	6
Funct. Ecol.	4,546	2
Genet. Res.	1,250	2
Genet. Sel. Evol.	1,402	2
Genetica	2,092	6
Heredity	4,122	4
J. Evol. Biol.	3,816	1
J. Genetics	0,762	3
J. Thermal Biology	1,305	4
J. Zool. Syst. Evol. Res.	1,850	1
Mol. Biol. Evol	9,872	1
Naturwissenschaften	2,316	1
Physiol. Biochemical Zoology	2,190	1
Physiological Entomology	1.358	2
Proc. Royal Society London	4,857	1
Zoology	1,562	1
Total		**46**
Chapitre de livre		1
Drosophila Information Service		1
Thèse		1

3.2. Articles publiés dans des revues internationales à comité de lecture

1. Moreteau B, Pétavy G, **Gibert P**, Morin JP, Munoz A & JR David. **1995**. New discriminating traits between females of two sibling species: *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* (Diptera Drosophilidae). **Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)** 31 : 249-257.

2. **Gibert P**, Moreteau B, Moreteau JC & JR David. **1996**. Growth temperature and adult pigmentation in two *Drosophila* sibling species : an adaptive convergence of reaction norms in sympatric populations ? ***Evolution*** 50 : 2346-2353.

3. Munjal AK, Karan D, **Gibert P**, Moreteau B, Parkash R & JR David. **1997**. Thoracic trident pigmentation in *Drosophila melanogaster* : latitudinal and altitudinal clines in Indian populations. ***Genet. Sel. Evol.*** 29 : 601-610.

4. Moreteau B, Morin JP**, Gibert P**, Pétavy G, Pla E & JR David. **1997**. Evolutionary changes of non linear reaction norms according to thermal adaptation : a comparison of two *Drosophila* species. ***C. R. Acad. Sci.*** 320 : 833-841.

5. Karan D, Munjal AK, **Gibert P**, Moreteau B, Parkash R & JR David **1997**. Latitudinal clines for morphometrical traits in *Drosophila kikkawai* : a study of natural populations from the Indian subcontinent. ***Genetical Research*** 71 : 31-38.

6. David JR, **Gibert P**, Gravot E, Pétavy G, Morin JP, Karan D & B Moreteau. **1997**. Phenotypic plasticity and developmental temperature in Drosophila : analysis and significance of reaction norms of morphometrical traits**.** ***J. Therm. Biol.*** 22 : 441-451.

7. David JR, **Gibert P**, Pla E, Pétavy G, Karan D & B Moreteau. **1998** Cold stress tolerance in *Drosophila* : analysis of chill coma recovery in *D. melanogaster*. ***J Therm. Biol*** 5 : 291-299.

8. **Gibert P**, Moreteau B, Moreteau JC & JR David. **1998**. Genetic variability of quantitative traits in *Drosophila melanogaster* (fruit fly) natural populations: analysis of wild-living flies and of several laboratory generations. ***Heredity*** 80 : 326-335.

9. Karan D, Dahiya N, Munjal AK, **Gibert P**, Moreteau B, Parkash R & JR David. **1998** Desiccation and starvation tolerance of adults *Drosophila* : opposite latitudinal clines in natural populations of three different species. ***Evolution*** 52 : 825-831.

10. **Gibert P**, Moreteau B, Scheiner SM & JR David. **1998**. Phenotypic plasticity of body pigmentation in *Drosophila* : correlated variations between segments. ***Genet. Sel. Evol.*** 30 : 181-194.

11. **Gibert P**, Moreteau B, Moreteau JC, Parkash R & JR David. **1998** Light body pigmentation in Indian *D. melanogaster* : a likely adaptation to a hot and arid climate. ***J. Genetics*** 77 : 13-20.

12. **Gibert P**, Moreteau B, David JR & SM Scheiner. **1998** Describing the evolution of reaction norm shape : body pigmentation in *Drosophila*. ***Evolution*** 52: 1501-1506.

13. **Gibert P**, Moreteau B, Munjal A K & JR David. **1999** Phenotypic plasticity of abdominal pigmentation in *D. kikkawai* : multiple interaction between a major gene, sex, abdomen segment and growth temperature. ***Genetica*** 105: 165-176.

14. **Gibert P**, Moreteau B & JR David. **2000** Developmental constraints on an adaptive plasticity: reaction norms of body pigmentation in adult segments of *Drosophila melanogaster*. ***Evol. Dev.*** 2 : 249-260

15. Karan D, Morin JP, **Gibert P**, Moreteau B, Scheiner S M & J R David. **2000** The genetics of Phenotypic plasticity. IX. Genetic architecture and sex differences in *Drosophila melanogaster*. ***Evolution*** 54 : 1035-1040.

16. Pétavy G, David JR, **Gibert P** & B Moreteau. **2001** Viability and rate of development at different temperatures in *Drosophila*: a comparison of constant and alternating thermal regimes. ***J. therm. Biol.*** 26: 29-39

17. **Gibert P**, Huey RB & GW Gilchrist. **2001.** Locomotor performance of *Drosophila melanogaster*: interactions among developmental and adult temperatures, age and geography. ***Evolution*** 55: 205-209

18. Kingsolver JG, Hoekstra HE, Hoekstra JM, Berrigan D, Vignieri SN, Hill CE, Hoang A, **Gibert P** & P Beerli. **2001.** The stength of phenotypic selection in natural population ***Am. Nat.*** 157: 245-261

19. **Gibert P** & RB Huey. **2001.** Chill-coma temperature in *Drosophila*: effects of developmental temperature, latitude and phylogeny. ***Physiol. Biochem. Zool.*** 74: 429-434

20. **Gibert P** & G De Jong. **2001.** Temperature dependence rate of developmental rate and adult size in *Drosophila* species: biophysical parameters. ***J. Evol. Biol.*** 14: 267-276

21. **Gibert P**, Moreteau B, Pla E, Pétavy G, Karan D & JR David. **2001**. Chill coma tolerance: a major climatic adaptation among *Drosophila* species. ***Evolution*** 55: 1063-1068

22. Pétavy G, Moreteau B, **Gibert P**, Morin JP & JR David .**2001.** Phenotypic plasticity of body size in Drosophila: effects of a daily periodicity of growth temperature in two sibling species ***Physiol. Entomol.*** 26: 351-361.

23. David JR, **Gibert P**, Pétavy G & B Moreteau. **2002.** Variable modes of inheritance of morphometrical traits in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* ***Proc. R. Soc. London*** 269: 127-135.

24. Chakir M, Chafik A, **Gibert P** & JR David. **2002.** Phenotypic plasticity of adult size and pigmentation in *Drosophila* : thermosensitive periods during development in two sibling species. ***J. Therm. Biol.*** 26: 351-361

25. Chakir M, Chafik A, Moreteau B, **Gibert P** & JR David. **2002.** Male sterility thermal threshold in *Drosophila*: *D. simulans* appears more cold-adapted than its sibling *D. melanogaster*. ***Genetica*** 114:195-205.

26. Pétavy G, Moreteau B, **Gibert P** & JR David. **2002.** Phenotypic plasticity of body pigmentation in *Drosophila*: influence of a developmental thermoperiodic regime in two sibling species ***Physiol. Entomol.*** 27: 124-135

27. Moreteau B, **Gibert P**, Pétavy G, Moreteau J-C, Huey RB & JR David. **2003.** Morphometrical evolution in a Drosophila clade : the *D. obscura* group. ***J. Zool. Syst. Evol. Res.*** 41: 64-71

28. Moreteau B, **Gibert P**, Delpuech J-M, Pétavy G & JR David. **2003.** Phenotypic plasticity of sternopleural bristle number in temperate and tropical populations of *Drosophila melanogaster*. ***Genet. Res.*** 81: 25-32

29. David JR, **Gibert P**, Moreteau B, Gilchrist GW & RB Huey. **2003.** The fly that came in from the cold: geographic varaition of recovery time from low-temperature exposure in *Drosophila subobscura* ***Funct. Ecol.*** 17: 425-430

30. Haerty W, **Gibert P**, Capy P, Moreteau B & JR David. **2003.** Microspatial structure of *Drosophila melanogaster* populations in Brazzaville. Evidence of natural selection acting on morphometrical traits. **Heredity** 91:440-447

31. David JR, **Gibert P**, Mignon-Grasteau S, Legout H, Pétavy G, Beaumont C & B Moreteau. **2003.** Genetic variability of sexual size dimorphism in a natural population of *Drosophila melanogaster*: an isofemale line approach. ***J. Genet.*** 82: 79-88

32. Capy P & **P Gibert**. **2004.** *Drosophila melanogaster, D. simulans:* so similar, so different. **Genetica 120:5-16**

33. David JR, Allemand R, Capy P, Chakir M, **Gibert P**, Pétavy G & B Moreteau. **2004.** Comparative life histories and ecophysiology of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. ***Genetica*** 120:151-163

34. **Gibert P**, Capy P, Imasheva A, Moreteau B, Morin JP, Pétavy G & JR David. **2004.** Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans :* genetic variability, clines and phenotypic plasticity. ***Genetica*** 120: 165-179

35. Mignon-Grasteau S, David JR, **Gibert P**, Legout H, Pétavy G, Moreteau B & C Beaumont. **2004.** REML estimates of genetic parameters of sexual dimorphism for wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. ***J. Genet.*** 83: 3-10

36. Pétavy G, David JR, Debat V, **Gibert P** & B Moreteau. **2004.** Specific effects of cycling stressful temperartures upon phenotypic and genetic variability of size traits in *Drosophila melanogaster*. ***Evol. Ecol. Res.*** 6: 1-18

37. **Gibert P**, Moreteau B & JR David. **2004.** Phenotypic plasticity of body pigmentation in *Drosophila melangaster*: Genetic repeatability of quantitative parameters in two successive generations. ***Heredity*** 92: 499-507

38. Ayrinhac A, Debat V, **Gibert P**, Kister A-G, Legout H, Moreteau B, Vergilino R & JR David. **2004.** Cold adaptation in geographical populations of *D. melanogaster* : phenotypic plasticity is more important than genetic variability. ***Funct. Ecol.*** 18: 700-706

39. David JR, **Gibert P**, Legout H, Capy P & B Moreteau. **2005.** Isofemale lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative traits analysis in natural populations. ***Heredity*** 94:3-12

40. Brunet GF, Crollieus HR, Paris M, Aury JM, **Gibert P**, Jaillon O, Laudet V & M. Robinson-Rechavi. **2006**. Gene loss and evolutionary rates following whole-genome duplication in teleost fishes. ***Mol Biol. Evol.*** 23: 1808-1816.

41. Huey RB, Moreteau B, Moreteau JC, **Gibert P**, Gilchrist GW, Ives AR, Garland T Jr & JR David. **2006**. Sexual size dimorphism in a *Drosophila* clade, the *D. obscura* group. ***Zoology*** 109: 318-330
42. Blanckenhorn WU, Dixon AFG, Fairbairn DJ, Foellmer MW, **Gibert P**, Van Der Linde K, Meier R, Nylin S, Pitnick S, Schoff C, Signorelli M, Teder T & C Wiklund. **2007**. Proximate Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time. ***Am Nat*** 169: 245-257
43. **Gibert P**, Moreteau B & JR David. **2009.** Phenotypic plasticity of abdomen pigmentation in two geographic populations of *Drosophila melanogaster*: male – female comparison and sexual dimorphism. ***Genetica*** 135: 403-413
44. Fleury F, **Gibert P**, Ris N, and Allemand R. **2009.** Ecology and Life History Evolution of Frugivorous *Drosophila* Parasitoids. In G. Prevost ed: ***Advances in Parasitology***, 70: 3-44, Burlington: Academic Press
45. **Gibert P**, Allemand R, Henri H, Huey RB **2010** Local adaptation and evolution of parasitoid interactions in an invasive species, *Drosophila subobscura*. ***Evol. Ecol. Res.*** 12 :873-883
46. Foray V, **Gibert P**, Desouhant E **2011** Differential thermal performance curves in response to different habitats in the parasitoid *Venturia canescens*. ***Naturwissenschaften*** 98 : 683-691

3.3. Chapitre de livre

47. David J R, **Gibert P** & Moreteau B **2004**. Evolution of reaction norms In Phenotypic plasticity : functional and conceptual approaches. TJ de Witt and S. M. Scheiner (eds.), Oxford University Press Inc. (USA).

3.4. Articles publiés dans d'autres revues

48. David JR, Moreteau B, **Gibert P**, Morin JP & G Pétavy. **1996**. Drosophilids from an arid Afrotropical country, the Republic of the Niger : faunistics and phenotypic plasticity. ***Droso. Inf. Serv.*** 77 : 115-117.

3.5. Thèse

49. **Gibert P**. **1998.** Génétique et evolution de la plasticité phénotypique chez Drosophila: température de développement et pigmentation corporelle. Thèse de l'Université Paris XI Orsay.

3.6. Publications soumises

1. Foray V, Henri H, **Gibert P**, Desouhant E. Arrhenotoky and thelytoky occurrence in a parasitic wasp (Hymenoptera: Ichneumonidae): Endosymbiotic effects or existence of two distinct reproductive modes ? (Eur. J. Entomol.)
2. Vuarin P, Allemand R, Moiroux J, van Baaren J, **Gibert P**. Geographic variations of life history traits and trade-offs in different populations of the parasitoid *Leptopilina heterotoma*. (J Exp. Biol.)

3. Foray V, Desouhant E, Larvor V, Renault D, Colinet H, **Gibert P**. Does cold tolerance plasiticity match with thermal habitat and metabolic profiles in the parasitoid wasp *Venturia canescens* ? (J Exp. Biol.)
4. Poyet M, Eslin P, Héraude M, Le Roux V, **Gibert P**, Prévost G, Chabrerie O. A new ennemy for the invasive American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe : the invasive Asiatic cherry fly *Drosophila suzukii*.
5. Chabert S, Roland A, Poyet M, **Gibert P**. Control capacity of European parasitoids against a new invasive Drosophila pest, *D. suzukii*. (Biocontrol)

3.7. Participation à des colloques

- ***Invitation à des colloques ou séminaires***

1. Gibert P (**1998**) « Méthodes d'analyse des normes de réaction : pigmentation corporelle chez *D. melanogaster*. » Atelier sur la Plasticité phénotypique, Gif sur Yvette, 5 février
2. Gibert P (**1999**) « Modeling reaction norms in *Drosophila* » séminaire University of Washington, USA, 20 janvier
3. Gibert P (**1999**) « Méthode d'analyse des normes de réaction : pigmentation corporelle chez *Drosophila*. » séminaire Université de Pau, 10 mai
4. Gibert P, Moreteau B, Pétavy G & JR David (**2001**) « Quantitative genetics in *Drosophila*: the reaction norm approach. »Workshop Les Treilles Foundation, Les Treilles, France, 24–29 avril
5. Gibert P (**2001**) « Quantitative genetics in *Drosophila* : the reaction norm approach. » Séminaire Midipile Orsay, juin
6. Gibert P (**2003**) « Génétique Quantitative chez *Drosophila* : une approche norme de réaction » Séminaire UMR 5558.
7. Gibert P (**2007**) Phenotypic thermal plasticity : various adaptive aspects in *Drosophila*. ESF science meeting « Thermal adaptation in ectotherms : linking life history, physiology and behaviour », Barcelone, Espagne, 15-17 mars.
8. Gibert P (**2008**) Thermal phenotypic plasticity in insects. Workshop TREEBREEDEX « Plasticity and adaptation in forest trees », Madrid, Espagne, 28-29 février.
9. Gibert P (**2009**) Climate change and Evolution of host-parasitoid interactions University of Chicago, USA, 7 juillet
10. Gibert P (2012) ESF science meeting « Thermal adaptation in ectotherms : linking life history, physiology and behaviour », Barcelone, Espagne, 16-19 avril

- ***Participation à des Colloques Internationaux***

Communications orales ***(<u>conférencier</u>)***

1. <u>David JR</u>, **Gibert P**, Moreteau B, Morin J-P & G Petavy (**1995**) Evolution of reaction norms in *Drosophila* : results of a comparative approach among species. 5th Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Edinburgh, UK, 4–8 septembre

2. David JR, **Gibert P**, Moreteau B, Morin JP & G Petavy (**1996**) Adaptive evolution of nonlinear reaction norms : a study in *Drosophila*. 5th International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Budapest, 17–24 août
3. **Gibert P**, Moreteau B & JR David (**1996**) Modelisation of non linear reaction norms : abdominal pigmentation in *Drosophila*. 6th All India Conference on Cytology and Genetics, Rohtak, India, 8–10 mars
4. David JR, Moreteau B, **Gibert P**, Morin, JP & G Petavy (**1997**) Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila* : adaptive evolution or internal constraints. Society of Experimental Biology, Annual meeting, Canterbury, UK, 7–11 avril
5. **Gibert P**, Moreteau B & JR David (**1997**) Genetics of phenotypic plasticity: body pigmentation in *Drosophila*. 6th Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Arnhem, Netherlands, 24–28 août
6. Karan D, Dahiya N, Munjal A, **Gibert P**, Moreteau B, Parkash R & JR David (**1997**) Starvation and desiccation tolerance in *Drosophila* : opposite latitudinal clines in natural populations. Population Genetics Group, Nottingham, UK, 20–22 décembre
7. David JR, **Gibert P**, Pétavy G, Karan D & B Moreteau (**1999**) Cold stress tolerance in *Drosophila*: a major adaptive difference between tropical and temperate species. 7th Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Barcelona, Espagne, 23–28 août
8. David JR, Karan D, **Gibert P**, Pétavy G, Morin J-P & B Moreteau (**1999**) Temperature stress, phenotypic plasticity and genetic parameters of body size in *Drosophila melanogaster*. Rønjberg meeting 1999 : Environmental stress and adaptation, Rønjberg, Denmark, 28–30 octobre
9. **Gibert P** & G de Jong (**1999**) Temperature dependence of development rate and adult size in Drosophila species : biophysical parameters. Rønjberg meeting 1999 : Environmental stress and adaptation, Rønjberg, Denmark, 28–30 octobre
10. David JR, **Gibert P**, Pétavy G & B Moreteau (**2000**) Morphométrical analysis of hybrids between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* : dominance, overdominance or hybrid breakdown ? Phylogeography, Hybridisation and Speciation, Aussois, France, 18–20 avril
11. David JR, **Gibert P**, Moreteau B & G Pétavy (**2000**) The diversity of phenotypic responses to thermal stress in Drosophila. NorFA Workshop, Environmental Stress and Genetic Adaptation , Erken, Suede, 26–29 octobre
12. **Gibert P** & RB Huey (**2000**) Locomotor performance of *Drosophila melanogaster* : interactions among developmental and adult temperatures, age and geography. Evolution meeting 2000, Bloomington, USA, 23–26 juin
13. Kingsolver J, Berrigan D, Vignieri S, Hill C, Hoang A, **Gibert P** & P Beerli (**2000**) The Strength of Phenotypic Selection in Natural Populations: A review of the literature. Evolution meeting 2000, Bloomington, USA, 23–26 juin
14. David JR, **Gibert P** Moreteau B & G Pétavy (**2001**) Multiple aspects of stress tolerance in *Drosophila* II simposio de Genetica, Evoluçao e Ecologia de Drosophila, Rio, Brésil, 23-24 novembre

15. David JR, **Gibert P**, Pétavy G & B Moreteau (**2001**) Quantitative genetics of interspecific hybrids in *Drosophila*.Workshop Les Treilles Foundation, Les Treilles, France, 24–29 avril
16. **Gibert P**, Moretau B, Pétavy G & JR David (**2001**) Chill coma tolerance, a major climatic adaptation among *Drosophila* species. Population Genetics group, 34th annual meeting, Sheffield, UK, 3–6 janvier
17. David JR, Allemand R, Capy P, Chakir M, **Gibert P**, Pétavy G & B Moreteau (**2002**) Comparative life histories and ecophysiology of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Workshop "*Drosophila melanogaster*, *D. simulans*: so similar, so different" Gif sur Yvette 9-12 janvier
18. **Gibert P**, Capy P, Imasheva A, Moreteau B, Morin JP, Pétavy G. & JR David (**2002**) Comparative analysis of morphometrical traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* : genetic variability, clines and phenotypic plasticity Workshop "*Drosophila melanogaster*, *D. simulans*: so similar, so different" Gif sur Yvette 9-12 janvier
19. Virginier B, **Gibert P**, David J-R, Veuille M, Terzian C (**2007**) Adaptive variation in *Drosophila melanogaster* body size : a comparative transcriptomic approach. Meeting of the GDRE-RA « Comparative genomics », Lyon, France, 25-26 octobre.
20. Foray V, **Gibert P**, Desouhant E (**2009**) Adaptive phenotypic plasticity in response to thermal variability. ESF Conference on Behavioural Ecology of Insect Parasitoids : a perspective. Palermo, Italie, 20-24 septembre.
21. Foray V, Desouhant E, **Gibert P** (**2011**) Impact of fluctuating thermal conditions on reactionnorms in a parasitoid wasp. ESF Conference on Evolutionary and plastic responses of animal growth to different temperatrues : adaptations and constraints. Tartu, Estonie, 28-30 avril
22. Delava E, Fleury F, Charif D, Allemand R, **Gibert P** (**2011**) Adaptive response of an Hymenopteran parasitoid to climate change. Second Entomophagous Insects Conference, Antibes, France, 20-23 juin
23. Van Baaren J, Vuarin P, Moiroux J, Allemand R, **Gibert P** (**2011**) Geographic variations in life history traits between populations of the parasitoid *Leptopilina heterotoma* : local/overall conditions ? Second Entomophagous Insects Conference, Antibes, France, 20-23 juin
24. Foray V, Larbor V, Renauld D, Desouhant E, Colinet H, **Gibert P** (**2011**) Proximate and ultimate mechanisms of developmental acclimation to cold temperature in the parasitoid wasp *Venturia canescens*. 4th International Symposium of Environmental Physiology of Ectotherms and Plants, Rennes, France, 18-22 juillet
25. **Gibert P**, Delava E, Fleury F, Allemand R (**2011**) Adaptation response of Drosophila parasitoid populations to climate change. Workshop: Adaptation to climate from a spatial perspective, Helsinki, Finlande, 11-14 Septembre
26. **Gibert** P, Chabert S, Allemand R (2011) Parasitism efficiency of French parasitoids against a new invasive Drosophila pest, *D. suzukii*. International meeting *Drosophila suzukii* : new threat for european fruit production, Trento, Italie, 2 Septembre

Posters

1. **Gibert P**, Moreteau B & J R David (**1997**) Method for studying the genetic variations of non linear reaction norms : abdominal pigmentation according to growth temperature in *Drosophila*. Society of Experimental Biology, Annual meeting, Canterbury, UK, 7–11 avril
2. **Gibert P**, Moreteau B, Munjal A & JR David (**1999**) Abdominal pigmentation of *D. kikkawai* : multiple interactions between a major gene, sex abdomen and growth temperature. 40th Annual Drosophila research conference, Bellevue, WA, USA, 24–28
3. **Gibert P**, Moreteau B, David JR & S M Scheiner (**1999**) Describing the evolution of reaction norm shape: body pigmentation in *Drosophila*. Evolution 99, Madison, WI, USA, 22–26 juin
4. **Gibert P**, Moreteau B & JR David (**2001**) Phenotypic plasticity in a modular character: abdomen pigmentation in *Drosophila melanogaster*. VIIIth Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Aarhus, Denmark, 20-25 août
5. **Gibert P**, Allemand R, Nardin M, Lepetit D, Fleury F (**2009**) Genetic response of host-parasitoid insect populations to climate change. European Society of Evolutionary Biology 12th Congress Turin, Italie, 24-29 août
6. Viginier B, **Gibert P**, Yvert G, David JR, Veuille M, Terzian C (**2009**) Adaptive variation in *Drosophila melanogaster* body size. European Drosophila Reserch Conference, Nice, France, 18-21 novembre
7. Delava E, Fleury F, Allemand R, **Gibert P** (**2011**) Adaptive response of parasitoid insect populations to climate change. European Society of Evolutionary Biology Congress 13th Tuebingen, Allemagne, 20-25 août

- ***Participation à des Colloques Nationaux***

Communications orales (conférencier)

1. **Gibert P**, Moreteau B & JR David (**1995**) Modélisation des normes de réaction non linéaires : le cas de la pigmentation chez *Drosophila*. 17ème réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Lyon France, 29–31 août
2. David JR, Moreteau B, **Gibert P**, Morin J-P & G Pétavy (**1996**) Contraintes internes, plasticité phénotypique et normes de réaction : une étude chez *Drosophila*. XXVIIème Rencontre de Méribel, 24–30 mars
3. **Gibert P**, Moreteau B, Munjal AK & JR David (**1998**) Plasticité phénotypique de la pigmentation abdominale chez une espèces de Drosophile présentant un locus majeur polymorphe. 20ème réunion annuelle de Biologie et Génétique des Populations, Lille 14–17 septembre
4. Ayrinhac A, Moreteau B, Debat V, **Gibert P** & JR David (**2002**) Adaptation climatique chez la drosophile : importance respective de la plasticité et de la variabilité

génétique géographique. 24ème réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Montpellier, 27–30 août

5. **Gibert P**, Henri H, Hacot S, Diaz J-J (**2005**) Approche protéomique de la spécificité parasitaire 33ème journées des Entomophagistes, Gif sur Yvette, 17-19 mai
6. **Gibert P**. (**2005**) -Lyon où comment une migration nord-sud peut s'accompagner d'un changement de niche écologique. Journées CNRS, PGE/BBE, Lyon, juin.
7. **Gibert P**, Henri H, Hacot S, Diaz J-J (**2005**) Approche protéomique de la spécificité parasitaire. 33ème Journées des Entomophagistes, Gif sur Yvette, 17-19 mai.
8. **Gibert P**, Henri H, Hacot S, Diaz J-J (**2006**) Approche protéomique de la spécificité parasitaire chez les insectes parasitoïdes. Réunion annuelle du Réseau Ecologie Interactions Durables (REID), Dijon, 9-11 janvier.
9. Foray V, Desouhant E, **Gibert P** (**2009**) Relation entre plasticité phénotypique et variabilité environnementale : exemple chez la guêpe parasitoïde *Venturia canescens* . 36èmes journées des Entomophagistes, Amiens, 13-14 janvier
10. Delava E, Nardin M, **Gibert P**, Fleury F, Allemand R (**2010**) Réponse adaptative d'un parasitoïde ectotherme face aux changements climatiques . 37èmes journées des Entomophagistes, Antibes, 5-7 mai
11. Delava E, **Gibert P**, Charif D, Allemand R, Fleury F (**2010**) Changement climatique et adaptation : réponse des populations d'un Hyménoptère parasitoïde à différents régimes de température. 16ème colloque Biologie de l'Insecte, Lyon, 18-20 octobre

Posters

1. David JR, Moreteau B, **Gibert P**, Morin J-P & G Petavy (**1996**) Génétique de la plasticité phénotypique: analyse et modélisation des normes de réaction non linéaires chez *Drosophila*. Les journées du programme environnement, vie et société, Paris, France, 15–17 janvier
2. **Gibert P**, B Moreteau & JR David (**1996**) The shape of reaction norms : methods for studying their genetical variations. 18ème réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations Grenoble 27–30 août
3. **Gibert P**, Moreteau B, Pétavy G & David JR (**2000**) Chill coma tolerance, a major climatic adaptation among *Drosophila* species. 22ème réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations 27–31 août
4. Foray V, Desouhant E, **Gibert P** (**2010**) Intégration de la fluctuation environnementale à l'étude des normes de réaction chez *Venturia canescens* : quelles sont les conséquences ? 16ème colloque Biologie de l'Insecte, Lyon, 18-20 octobre

4. Encadrement et animations scientifiques

4.1. Encadrement et Enseignement

- ***Encadrement stage de L2 (DEUG)***

➢ Sonia Raton (Juillet 1994), Cécile Olivier (Juin 1995), Sandra Cardoso (Mai-Juin 2000), Roland Vergilino (Août 2000), Marie-Lucie Clot (Avril-Mai 2011)

- ***Encadrement stage de L3 (Licence)***

➢ Philippe Pléau (Juillet 1997)

- ***Encadrement stage de M1***

➢ Xavier Téruin (Février-Mai 2006); Alice Michaud (Février-Mai 2007), Stan Chabert (Avril-Mai 2011)

➢ Co- Encadrement stage de M1: Virginie Roy (Nov-Dec 2000), Laurent Nault (Mai-Juin 2008)

- ***Co-encadrement stage de M2***

➢ Audray Ayrinhac 2001-2002 Adaptation au froid chez *Drosophila melanogaster* (co-encadrement avec Brigitte Moreteau)

➢ Vincent Foray 2007-2008 Effet de la température sur la coexistence de la reproduction sexuée et asexuée chez la guèpe *Venturia canescens*: norme de réactions et résistance au froid (co-encadrement avec Emmanuel Desouhant)

➢ Maxime Nardin 2008-2009 Différentiation génétique et adaptation locale lors de l'extension de l'aire de distribution d'une espèce (co-encadrement avec Frédéric Fleury)

- ***Co-encadrement Thèse***

➢ Vincent Foray 2008-2011 La plasticité phénotypique en réponse aux variations environnementales: des mécanismes physiologiques à la norme de réaction (co-encadrement avec Emmanuel Desouhant)

➢ Emilie Delava 2009- Bioinvasion et Réponse Adaptative des Systèmes hôte-parasite ectothermes face aux changements climatiques (co-encadrement avec Frédéric Fleury)

➢ Mathilde Poyet 2011- Réponses des communautés de drosophiles et leurs parasitoïdes face à l'invasion par le ravageur *Drosophila suzukii* : études physiologique, populationnelle et écologique. (co-encadrement avec Patrice Eslin)

- ***Comité de thèse et jury***

➢ Comité de thèse de Fabrice Grassein - 2008 - (direction: Sandra Lavorel et Irène Till-Botraud).

➢ Jury du Master recherche « Ecologie, Evolution, Biométrie » 2008-2011

- ***Enseignement***

- Participation au « summer special topics biology program » dispensé aux étudiants du Département de Biologie de l'Université de Loyola (Chicago) 20-30 mai 97
- Enseignement 9h: correction de leçon, préparation Agregation, ENS Lyon
- Module de l'Ecole doctorale du Museum du 6 au 10 avril 2009 (3h) « Analyse de la variation morphologique : de la micro- à la macro-évolution ». Plasticité chez la Drosophile : effets de la température.

4.2. Animations scientifiques

- Co-organisation avec P. Capy du Workshop « *Drosophila melanogaster*, *D. simulans* : so similar, so different », Gif sur Yvette, 9-12 janvier 2002 (34 participants de 7 nationalités).
- Co-organisation des 34ème journées de entomophagistes, Lyon 26-28 avril 2006.
- Modératrice de la session « Traits d'histoire de vie » de la XXIIIème réunion annuelle du groupe de biologie et génétique des populations (Août 2001).
- Organisation des « forums » (discussion d'articles) au sein de l'UPR 9034, 2000-2001.
- Co- responsable des séminaires « midipiles » entre le laboratoire ESE d'Orsay et l'UPR 9034 de Gif sur Yvette, 2000-2001.
- Responsable des séminaires de l'UMR 5558, 2004-2009.
- Participation au programme "A la rencontre des sciences" organisé par le Centre de Culture Scientifique, Technique et Industrielle du Rhône. Intervention sur le thème de l'évolution des espèces auprès d'une classe de l'école primaire H. Berlioz à Saint-Priest, France.

4.3. Activité éditoriale

- Rapporteure pour diverses revues scientifiques (18 manuscrits expertisés): Evolution, Biological J Linnean Soc, Evolutionary Ecology, European journal of Entomology, Genetica, Evolution, Annales de la Société Entomologique de France, Heredity, Ecological Entomology, Oecologia.
- Rapporteure pour des demandes : financement NSF 2001, financement Ouranos (Québec) 2011.

4.4. Fonctions électives

- Élue au CS de l'INEE du CNRS depuis 2010 (secrétaire scientifique)
- Membre externe de la commission de spécialistes section 64-69 de l'université de Picardie (Amiens) en 2003-2004
- Membre du comité consultatif 67-68ème section de l'Université Lyon 1 depuis 2011
- Membre du comité de sélection 67-68ème section – Université Amiens – Mai 2011
- Élue du conseil de l'UMR 5558 2004 - 2009
- Élue à la CA du SNCS depuis 2004

4.5. Contrats de recherche

- Accord CNRS/National Science Foundation – 2000-2002 – « Adaptation à la température dans le groupe obscura de Drosophila ». Resp. JR David (90 kF).
- Appel d'offres « Aide Incitative à la Recherche » de l'IFR 41 – 2003- « Mécanismes moléculaires de la spécificité parasitaire chez les insectes : approche protéomique des interactions hôtes-parasites ». **Resp. P Gibert** (5k€) pour une collaboration avec JJ Diaz (UMR 5534).
- GDR 2153– 2006 – « Approche protéomique de la réponse de *D.melanogaster* à différentes stratégies d'évitement du système immunitaire : comparaison *Asobara-Leptopilina* » Resp. F Vavre, financement de la collaboration P.Gibert/A.Cherqui (1,5k€).
- Accord CNRS/Etats-Unis. 2007-2009. – « Adaptations locales et évolution des interactions hôtes-parasitoïde chez une espèces invasive, *Drosophilas subobscura* ». Resp. **P Gibert** (21k€) pour une collaboration avec RB Huey (Univ. Washington).
- Appel à projets 2008 du programme BLANC-CSD7de l'ANR. - 2009-2012 - Projet Climevol « Climate change and Evolution of host-parasitoid interactions : from molecules to communities. » Resp. Jacques van Alphen, participation de P. Gibert à 50% (475 k€ dont 159k€ pour Lyon).

4.6. Collaborations

Collaborations nationales

- UMR 5558 Equipe Ecologie du comportement et dynamique des populations - coll E Desouhant, I. Amat : plasticité phénotypique et variabilité environnementale chez *V. canescens*.
- UMR 5534 CGMC Lyon – coll. JJ Diaz : approche protéomique des interactions hôtes-parasites.
- CNRS Gif sur Yvette UPR 9034 - Laboratoire Evolution, Génome et Spéciation - coll. JR David, B Moreteau, F Méry. : plasticité phénotypique et adaptation à la température chez Drosophila.
- MNHN UMR 7205 équipe Variation phénotypique : caractérisation, origine, structure et évolution – coll. V Debat : plasticité phénotypique et adaptation à la température chez Drosophila.
- UMR 6553 Ecobio Univ Rennes 1 (coll J van Baeren), EA 3900 Biologie des Entomophages Univ. d'Amiens (Coll G Prevost, P Eslin, G Doury, A Couty), UMR IBSV Univ. Nice Sophia Antipolis (coll M Poirié) dans le cadre du projet Climevol Climate change and Evolution of host-parasitoid interactions : from molecules to communities.
- EA 3900 Biologie des Entomophages Univ. d'Amiens - coll. A Cherqui : approche protéomique de la réponse de *D.melanogaster* à différentes stratégies d'évitement du système immunitaire. - coll. P. Eslin: Interaction *D. suzukii*, espèces invasive avec la communauté de drosophiles et de parasitoïdes du sud est de la France.

- UMR 6553 Ecobio Univ Rennes 1- coll Hervé Collinet et David Renaud – mécanismes de la tolérance au froid chez *V. canescens*.
- UMR 754 INRA-ENVL-UCBL-EPHE équipe Infection et rétrovirus endogènes – coll. C Terzian : variation de la taille corporelle chez *D. melanogaster*.
- CTIFL – coll. Claire Weydert Mise en place d'une stratégie de lutte contre *D. suzukii*.
- Unité Expérimentale de Lutte Biologique Centre INRA PACA - Pôle Santé des Plantes Coll. Nicolas Ris Mise en place d'une stratégie de lutte contre *D. suzukii*

Collaborations internationales

- Université d'Utrecht (NL) coll. G de Jong : modélisation des normes de réaction
- Université de Zurich (Suisse) coll. W Blanckenhorn : dimorphisme sexuel chez les insectes
- Université de Leiden (NL) coll. J van Alphen projet Climevol
- Université de Washington (Seattle, USA) coll. RB Huey : réponse à la température chez les insectes