



**HAL**  
open science

# Évolution de la dispersion et structure des communautés de fourmis en réponse à la fragmentation de l'habitat

Basile Finand

► **To cite this version:**

Basile Finand. Évolution de la dispersion et structure des communautés de fourmis en réponse à la fragmentation de l'habitat. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS007 . tel-04051789

**HAL Id: tel-04051789**

**<https://theses.hal.science/tel-04051789v1>**

Submitted on 30 Mar 2023

**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.

# Sorbonne Université

École doctorale 227 : Sciences de la Nature et de l'Homme,  
Évolution et Écologie

*Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris*

## **Évolution de la dispersion et structure des communautés de fourmis en réponse à la fragmentation de l'habitat**

Par Basile Finand

Thèse de doctorat en Sciences de l'évolution

Dirigée par Thibaud Monnin et Nicolas Loeuille

Présentée et soutenue publiquement le 03 février 2023

Devant un jury composé de :

<b>Élodie Vercken</b>	Directrice de recherche (INRAE)	Rapporteuse
<b>Pierre-Olivier Cheptou</b>	Directeur de recherche (CNRS)	Rapporteur
<b>Emmanuelle Porcher</b>	Professeure des universités (MNHN)	Présidente du jury
<b>Julien Cote</b>	Chargé de recherche (CNRS)	Examineur
<b>Thibaud Monnin</b>	Directeur de recherche (CNRS)	Directeur
<b>Nicolas Loeuille</b>	Professeur des universités (SU)	Co-directeur





# Sommaire

---

<b>Remerciements .....</b>	<b>3</b>
<b>Introduction générale.....</b>	<b>7</b>
Changements globaux : exemple de la fragmentation de l'habitat .....	7
Effet de la fragmentation de l'habitat sur la dispersion .....	12
Effet de la fragmentation de l'habitat sur les métacommunautés .....	23
Exemple des insectes eusociaux : le cas des fourmis.....	30
Objectifs.....	43
<b>Chapitre 1 : Évolution de la dispersion et maintien des métapopulations fragmentées .....</b>	<b>45</b>
<b>Chapitre 2 : Dispersion en groupe ou solitaire : impact de la présence et du nombre d'ouvrières lors de la fondation d'une colonie de fourmis ..</b>	<b>69</b>
<b>Chapitre 3 : Impact de la fragmentation de l'habitat sur les capacités de dispersion d'une espèce de fourmis .....</b>	<b>98</b>
<b>Chapitre 4 : Composition des communautés de fourmis en réponse à la fragmentation de l'habitat .....</b>	<b>118</b>
<b>Discussion générale et perspectives .....</b>	<b>139</b>
Evolution de la dispersion dans un paysage fragmenté : entre théorie et pratique .....	141
Le polymorphisme de dispersion face aux changements environnementaux.....	146
Dispersion et communautés de fourmis .....	149
Perspectives.....	154
<b>Références .....</b>	<b>159</b>
<b>Autres activités .....</b>	<b>181</b>
<b>Résumé .....</b>	<b>185</b>



# Remerciements

---

Se lancer dans un doctorat c'est se lancer sur un long chemin de plus de 3 ans où j'ai rencontré de nombreuses personnes que je me dois de remercier chaleureusement.

Pour commencer, je souhaite remercier les membres de mon jury de thèse, **Elodie Vercken**, **Pierre-Olivier Cheptou**, **Emmanuelle Porcher** et **Julien Cote** pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

J'associe à ces remerciements mes deux encadrants de thèse, **Thibaud Monnin** et **Nicolas Loeuille**. Merci, il a été très agréable de travailler avec vous. En arrivant à la fin de cette thèse, je me rends compte que la réussite et le plaisir que j'ai eu tout au long de ses trois années et demie sont très fortement dus à vous. Merci de m'avoir fait confiance dès le début en me sélectionnant. Cette confiance mutuelle a été présente tout le long de ce long parcours, elle m'a permis d'avancer sereinement dans ce projet. Merci de vous être impliqué autant, d'avoir été présent du premier jusqu'au dernier jour. J'ai pu venir toquer à votre bureau à tout moment sans que je ne ressente l'impression de déranger. Je me suis senti soutenu, écouté, motivé (et remotivé) dans les bons moments comme dans les plus compliqués. Je ne retiens que du positif de votre encadrement, de votre complémentarité. Thibaud, merci pour ta présence, ta sérénité, tes conseils surtout sur les parties empiriques. Tu as toujours été à l'écoute de mes arguments, de mes propositions sans jamais faire preuve d'autorité. Nicolas, merci de m'avoir toujours remis sur le droit chemin de la théorie, de m'avoir appris à mieux structurer, à mieux consolider mes idées en oscillant entre la théorie et l'empirique. J'ai toujours apprécié discuter avec toi, professionnellement en réunion ou plus informellement autour d'un verre. J'espère continuer d'échanger avec vous durant les prochaines années.

Cette thèse n'aurait pas pu se concrétiser sans un appui technique de qualité. Cela commence par **Pierre Fédérici**, l'immanquable Géo Trouvetou du laboratoire. Tu as toujours trouvé l'astuce pour mettre au point un dispositif expérimental ou pour réparer du matériel de terrain. Merci pour les journées entières passées dans la forêt ou dans

les parcs Parisiens à soulever des mousses ou à tamiser de la litière. Tu as toujours le mot pour rire, encore une fois merci pour l'accompagnement durant mon passage au laboratoire. Je souhaite également remercier fortement **Céline Bocquet** et **Angélique Bultelle** pour les heures que vous avez passées avec moi à échantillonner, trier des organismes, identifier, nourrir des colonies, discuter, rire et encore plus.

L'entourage administratif est tout aussi important pour la bonne réussite d'une thèse. Merci **Carole Bousquet**, **Johanna Azzi**, **Véronique Marciat**, **Paola Paradisi** et **Julie Legoupi** d'avoir toujours été présentes et très efficaces pour régler toutes les embûches administratives qui sont mises sur nos parcours. Merci également à **Martine Maïbèche**, directrice de l'IEES-Paris, qui soutient toujours les projets des jeunes chercheurs.

La thèse ce sont également de nombreux échanges professionnels ou plus informels lors de réunions, de workshops ou autour d'un verre. Je souhaite remercier tous les membres des équipes **EERI** et **ESEAE** qui m'ont si bien accueilli.

Je souhaite également remercier les membres de mon comité de suivi de thèse, **Emanuel Fronhofer**, **Xim Cerda** et **David Laloï**, pour les discussions stimulantes que nous avons eues.

Merci aux autres jeunes chercheurs qui m'ont accompagné tout le long du parcours et m'avez permis de passer trois années formidables. Merci **Lauren Jacquier**, **Romain Honorio**, **Adam Khalife**, **Alexis Dollion**, pour m'avoir si bien accueilli au laboratoire, m'avoir montré le droit chemin du doctorant à l'IEES. Merci **Vincent Zaninotto** pour avoir été présent presque tout le long de ma thèse, pour nos discussions post-repas toujours passionnantes et nos sorties décompressantes. Un gros merci également à **Chloé Chabaud**, **Antoine Taupenot**, **Fátima García Ibarra**, **Thomas Cortier**, **Lena Klay**, **Alice Ardichvili**, **Corentin Dourmap**, **Samuel Charberet**, **Arthur Fauviau** pour m'avoir suivi dans beaucoup d'aventures au laboratoire, au sport, au bar. J'espère que cela n'a pas été trop dur pour vous de me supporter, moi ça a été un plaisir de vous embêter. Un dernier merci pour tous les autres jeunes chercheurs avec qui j'ai passé de bons moments **Youssef Yacine**, **Jérôme Eschenbrenner**, **Paul Chatelain**, **Amandine Hecquet**, **Marie Belin**, **Fatima El Mekdad**, **Marie Gressler**, **Aurélije Jeantet**, **Théo**

**Bodineau, Souleyman Bakker, Hajar Ben Moussa, Gabin Colombini, Yacouba Zi** (et j'espère ne pas en oublier).

Merci également aux stagiaires qui ont posé leurs briques pour la construction de cette thèse, **Michelle Silva Del Pozo, Manon Dehalle, Léa Darmedru, Joséphine Ledamoisel, Louis Joigneaux, Mathieu Lachaise, Solène Gouffault.**

Merci à la Ville de Paris et au Museum d'Histoire Naturelle de Paris de m'avoir autorisé à échantillonner dans les parcs parisiens.

Je voudrai également remercier les deux chercheurs qui ont cru en moi dès la licence pour le premier et pendant le master pour la deuxième, **Bernard Kaufmann et Claudie Doums.** Vous avez grandement participé à me donner confiance en moi et à continuer dans cette voie.

Je souhaite également remercier fortement mes amis de master, avec qui j'ai partagé les 5 dernières années que ce soit en France ou en vacances. Merci **Juliette Berger, Manon Piquenot, Marie Bouilloud, Bertrand Beffara, Benjamin Guinet, Justine Thomas Baerenzung dit Baron, Madiou Bah, Jess Rouil, Remi Bernard.**

Merci aussi à mes amis de la musique avec qui je partage du temps depuis que j'ai 10ans, **Manon Ronjat, Océane Bertrand, Floriane Cuzel, Audrey Azam, Paul Brazzolotto, Guilhem Huchon, Laurent Dutour, Céline Azam.** J'espère que cela va continuer de nombreuses années.

Et je finirai par remercier ma famille pour m'avoir accompagné tout au long de ce parcours, pour vous y être intéressé malgré mon manque de communication parfois et pour avoir corrigé ce manuscrit.

Merci fortement à toutes et à tous !





# Introduction générale

---

## *Changements globaux : exemple de la fragmentation de l'habitat*

Depuis des décennies, la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes sont de plus en plus menacés. D'après le dernier rapport de l'IPBES en 2019, 25% des espèces animales et végétales sont menacées d'extinction à l'heure actuelle (IPBES, 2019). Depuis la préhistoire, il est estimé que la biomasse mondiale de mammifère sauvage a diminué de 82% tandis que durant les 30 dernières années, les populations d'insectes ont chuté de près de 80% (Hallmann *et al.*, 2017; IPBES, 2019). Les causes de ces déclin sont multiples mais les principales sont les suivantes. Une des premières causes est le changement climatique. Depuis l'ère préindustrielle, les températures moyennes sur le globe ont augmenté de 1.2°C et les événements extrêmes s'accroissent par leur intensité et leur fréquence (IPCC, 2021). Une deuxième cause importante est l'apport d'espèces invasives. Depuis 1980, la présence cumulée d'espèces exotiques a augmenté de 40%, ceci notamment dû au tourisme et au commerce (IPBES, 2019). La pollution, qu'elle soit chimique, lumineuse ou bien sonore a également un impact important sur les écosystèmes. 80% des eaux usées mondiales ne sont pas traitées avant leur relâchement dans l'environnement (IPBES, 2019). L'Homme étend 110 000 tonnes de pesticide dans la nature en France. Les villes représentent une source de pollution lumineuse et sonore importante qui impact l'orientation des animaux diurnes comme nocturnes. L'exploitation directe des espèces par l'Homme a également un grand rôle dans la perte de la biodiversité, que ce soit par la chasse ou par la pêche (Prescott *et al.*, 2012; Holdaway *et al.*, 2014). La dernière cause importante est la modification de l'habitat qui comprend le changement d'usage des terres mais également le changement de configuration de l'habitat notamment par fragmentation de celui-ci. 75% du milieu terrestre est considéré comme sévèrement altéré par les activités humaines (Venter *et al.*, 2016). Cette dernière cause étant le cœur de ce travail, elle sera

développée plus loin. Plusieurs réponses pour les espèces sont possibles. Elles peuvent s'adapter aux nouvelles contraintes locales grâce à la sélection de génotypes plus adaptés (Cheptou *et al.*, 2017; Anderson & Song, 2020; Jacquier *et al.*, 2021). Une autre solution est de disperser pour trouver des conditions environnementales plus optimales ce qui a pour conséquence un changement d'aire de répartition (de 11 mètres d'élévation et de 16,9 kilomètres de latitude en moyenne par décennie, Chen *et al.*, 2011). Cela entraîne des conséquences directes sur l'Homme, son économie, son alimentation, sa santé et ses activités de loisir.

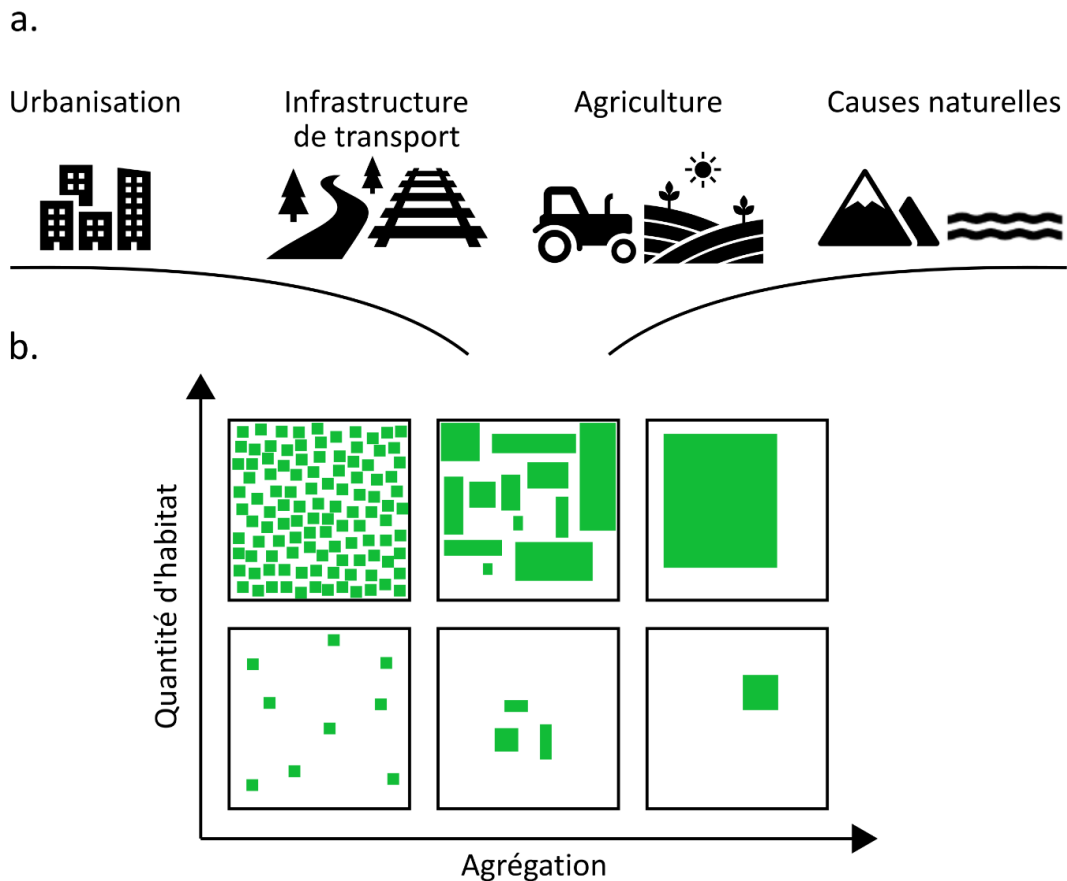
Le changement d'utilisation des terres a notamment pour conséquence la fragmentation de l'habitat, qui est le facteur direct le plus important des pressions que les écosystèmes subissent (Pereira *et al.*, 2010; IPBES, 2019). Plusieurs définitions de la fragmentation de l'habitat sont utilisées dans la littérature et désignent un processus ou un motif (revue dans Fahrig, 2003). Le processus de fragmentation est la transformation d'une grande étendue d'habitat favorable en plusieurs fragments plus petits et isolés les uns des autres par un environnement non favorable. Définir la fragmentation de l'habitat comme un processus implique une approche qualitative où il y a deux états, un habitat continu et un habitat fragmenté. Approcher la fragmentation comme un motif permet une approche quantitative en prenant en compte quatre caractéristiques. Un habitat fragmenté est caractérisé par une diminution de la surface totale d'habitat favorable, par une augmentation du nombre de fragments d'habitat favorable, une diminution de la taille des fragments et une augmentation de l'isolement des fragments. Ces caractéristiques seront résumées à deux composantes dans la suite de cette thèse, la quantité d'habitat disponible et l'agrégation de cet habitat disponible définissant trois scénarios extrêmes possibles (Figure 1b). Lorsque l'habitat est très agrégé, quelle que soit sa quantité, le paysage est continu et donc non fragmenté, seul la taille du fragment varie (Figure 1b, coin droit haut et bas). Lorsque la quantité d'habitat est importante mais non-agrégé, le paysage est fragmenté mais les fragments sont peu isolés et de petites tailles (Figure 1b coin gauche haut). Pour finir, lorsque la quantité d'habitat est faible et non-agrégé, le paysage est très fragmenté avec des fragments petits et très isolés (Figure 1b, coin gauche bas). Des situations intermédiaires sont possibles (Figure

1b, milieu haut et bas). La réponse des espèces à ces différentes configurations n'est pas la même. Dans ce document, la fragmentation pourra désigner le processus ou le motif. En effet, les deux sont très souvent confondus dans la littérature et il est difficile de distinguer l'un de l'autre en pratique.

La fragmentation d'habitat dépend fortement de la niche écologique de l'espèce considérée. La niche écologique est l'ensemble des conditions environnementales favorables à la survie et au maintien d'une espèce. Un milieu fragmenté pour une espèce peut ne pas l'être pour une autre espèce. C'est par exemple le cas du milieu urbain ou agricole que l'on ne peut pas considérer comme fragmenté pour toutes les espèces. C'est un milieu hostile pour de nombreuses espèces mais certaines d'entre elles, notamment commensales, survivent et se maintiennent très bien dans ce milieu comme plusieurs rongeurs ou oiseaux. Elles trouvent toutes les ressources nécessaires, comme les déchets produits par les humains. Il faut donc faire attention lorsque l'on parle d'habitat fragmenté et bien considérer la niche écologique de l'espèce que l'on étudie.

Plusieurs facteurs peuvent créer de la fragmentation dans le milieu terrestre (Figure 1a) (Hyka *et al.*, 2022). Le premier facteur créant de la fragmentation est l'agriculture et la déforestation. Il unifie des hectares de terre dans la culture de végétaux ou dans l'élevage d'animaux, créant des discontinuités dans les habitats naturels. Les cultures pour la production végétale représentent environ 12% de la superficie totale terrestre où il n'y a pas de glace, alors que le pâturage est pratiqué sur environ 25% de ces mêmes terres. Le second facteur est l'augmentation de l'urbanisation (IPBES, 2019). Les zones urbaines ont plus que doublé depuis 1992, fragmentant de plus en plus les paysages (IPBES, 2019). Cela se fait par la construction de villes compactes mais également par la création d'infrastructures de transport, routes ou chemins de fer entre ces villes. Les routes devraient augmenter de 25 millions de kilomètres d'ici à 2050 dans le monde, coupant des paysages entiers en agissant comme des barrières à la circulation de nombreuses espèces (IPBES, 2019). Par exemple, dans trois villes des Balkans, l'augmentation de l'urbanisation entre 2012 et 2018 a augmenté la quantité de surface artificielle mais également le nombre de fragments (Hyka *et al.*, 2022). Des causes naturelles peuvent également créer de la fragmentation comme les chaînes de

montagnes, les déserts, les fleuves, les bras de mer ou les jonctions entre différents milieux. Encore plus pour les dernières causes évoquées, la niche écologique de l'espèce est primordiale. De nombreuses espèces sont adaptés à ces milieux-là.



**Figure 1** : a. Causes de la fragmentation de l'habitat. b. Structuration possible de l'environnement plus ou moins fragmenté caractérisée par la quantité d'habitats disponibles et l'agrégation de ceux-ci.

Cette fragmentation de l'habitat a un effet négatif sur la biodiversité au niveau écologique et évolutif. Ecologiquement, elle détruit ou réduit directement les populations sur les fragments où l'habitat devient inhospitalier. En réduisant la taille des habitats et en isolant les populations, la fragmentation a un impact négatif sur la richesse spécifique mais également sur la diversité et l'abondance (Steiner & Asgari, 2022; Aranda *et al.*, 2022). Une synthèse de plusieurs habitats sur les cinq continents montre que la fragmentation de l'habitat réduit la biodiversité de 13 à 75% en altérant le fonctionnement des écosystèmes et que ce sont les fragments les plus petits et les

plus isolés qui sont les plus impactés (Haddad *et al.*, 2015). La petite taille de population accentue également les effets Allee (Courchamp, Clutton-Brock & Grenfell, 1999). Le détail de l'impact de la fragmentation sur la biodiversité sera développé dans la suite de l'introduction.

La fragmentation de l'habitat a également un impact évolutif en modifiant les flux de gènes. En effet, elle réduit le mouvement d'individus et baisse par conséquent la diversité génétique. Cela peut provoquer notamment de la consanguinité et accentue la dérive génétique ce qui réduit la valeur adaptative et la capacité d'adaptation de ses populations (Young, Boyle & Brown, 1996).

Par ailleurs, la fragmentation de l'habitat crée davantage de bordures (Fischer *et al.*, 2021). Il y a proportionnellement plus de bordures dans des habitats fragmentés que dans un habitat continu pour la même quantité d'habitat. Les bordures sont un habitat particulier où les conditions environnementales ne sont pas les mêmes par rapport aux deux environnements qu'elles séparent et sont souvent un mélange des deux ne permettant à aucune des espèces présentes dans chacun des milieux de vivre (Watson, Whittaker & Dawson, 2004; Sobrinho & Schoereder, 2007; Pfeifer *et al.*, 2017). Par exemple, la bordure des forêts est plus lumineuse, avec des températures plus élevées, sujette au vent (Laurance *et al.*, 2002). Ce nouveau milieu crée de nouvelles niches écologiques permettant à d'autres espèces de s'installer (Watson *et al.*, 2004; Pfeifer *et al.*, 2017).

La fragmentation de l'habitat sélectionne des traits d'histoire de vie particuliers. Un trait majeur soumis à la sélection est la dispersion. Ce sujet est traité dans la prochaine partie de cette introduction. Cependant d'autres traits d'histoire de vie peuvent être sous sélection. A cause de l'effet de bordure et de la faible taille de population, cela augmente la variabilité environnementale et démographique. Les espèces spécialistes risquent de souffrir plus de cette fluctuation ce qui sélectionne des stratégies généralistes mais également des stratégies de bet-hedging qui diluent les risques dans l'espace avec de la dispersion ou dans le temps avec de la dormance (Venable & Brown, 1988). Les stratégies généralistes, permettant par exemple de vivre dans les bordures mais également au milieu du fragment, peuvent être sélectionnées (Pfeifer *et al.*, 2017).

Dans les petites populations, il peut y avoir un manque de partenaires sexuels ce qui sélectionne d'autres processus de reproduction comme l'autofécondation chez les plantes (Baker, 1955; Dart *et al.*, 2012). La fragmentation de l'habitat a également un effet sur d'autres traits d'histoire de vie comme une baisse du taux de croissance, une réduction de la chaîne trophique, une modification des interactions entre les espèces, une perte des espèces spécialistes ou des grands vertébrés, une baisse du succès de reproduction, du taux de prédation ou de la réussite de la recherche de nourriture (Taylor & Merriam, 1996; Mahan & Yahner, 1999; Bergin *et al.*, 2000; Kurki *et al.*, 2000; Komonen *et al.*, 2000; Bascombe, Possingham & Roughgarden, 2002; Laurance *et al.*, 2002).

### *Effet de la fragmentation de l'habitat sur la dispersion*

La fragmentation de l'habitat crée des métapopulations qui sont des populations isolées les unes des autres par une matrice inhabitable mais reliées entre elles par de la dispersion.

#### *La dispersion*

La dispersion est très importante dans un contexte de fragmentation de l'habitat créant des métapopulations. En effet, elle permet le passage d'individus entre les fragments et ainsi le maintien de la métapopulation par des mécanismes de source/puits mais également par la recolonisation de fragments éteints. La dispersion est définie comme le mouvement d'individus associé à des flux de gènes à travers l'espace (Ronce, 2007). Elle comprend trois phases : l'émigration qui correspond au départ de l'individu de son habitat d'origine, le transfert qui correspond au déplacement de l'individu et l'immigration qui est l'installation de l'individu dans un nouvel habitat.

La dispersion est impliquée dans de nombreux mécanismes en écologie et en évolution dans un contexte d'habitat fragmenté.

En écologie, ce mouvement d'individus peut entraîner des conséquences sur la dynamique des populations en faisant varier les effectifs (Figure 2). Il permet par exemple de sauver de l'extinction de petites populations en apportant de nouveaux individus (Brown & Kodric-Brown, 1977). Cependant, une dispersion trop importante synchronise les populations et les rend plus sensibles à une extinction globale (Molofsky & Ferdy, 2005). La dispersion est aussi impliquée dans les changements de distribution des espèces en leur permettant de suivre les variations environnementales pour rester en adéquation avec les contraintes de niche écologique, accentuées dans un contexte de changements globaux (Chen *et al.*, 2011). Elle permet également la colonisation de nouvelles aires. La dispersion peut également être considérée comme une stratégie de « bet-hedging » dans un environnement subissant des fluctuations en distribuant les risques à différents endroits. La probabilité de survie générale sera donc augmentée. De plus, de nombreux coûts à la dispersion existent (Bonte *et al.*, 2012) et seront développés dans la prochaine partie. Pour terminer, la dispersion est également clé pour la distribution des espèces dans des métacommunautés et sera développée dans la suite de l'introduction (Leibold *et al.*, 2004).

En évolution, ce mouvement d'individu a un impact sur les flux de gènes et sur la diversité génétique qui affecte le maintien des populations (Tallmon *et al.*, 2004, Figure 2). Lorsque le flux d'individus est important, il permet de maintenir une diversité importante avec l'apport de génotypes différents. Cela peut avoir comme conséquence une adaptation plus rapide à un changement d'environnement par exemple (Lenormand, 2002). Dans un contexte de petite population, l'impact est encore plus important car la dispersion réduit l'effet de la dérive génétique et ainsi sauve les petites populations en apportant de la diversité (Higgins & Lynch, 2001). Cependant l'apport de génotypes trop divergents est également un risque pour les populations en amenant des gènes inadaptés à l'environnement. De plus, une dispersion réduite peut provoquer plus d'accouplements entre apparentés et donc provoquer de la consanguinité néfaste pour les populations. La dispersion est également un paramètre clé dans la spéciation (Claramunt *et al.*, 2012).



*Les forces évolutives influençant la dispersion*

La capacité de dispersion d'un individu peut avoir plusieurs origines. Elle peut être la résultante d'une plasticité phénotypique, d'un comportement, et elle a très souvent des bases génétiques (voir Ronce, 2007). Il y a donc un potentiel évolutif à la capacité d'un individu à disperser. L'évolution de la dispersion est liée à de multiples causes qui n'ont pas le même effet (Figure 2).

L'augmentation de la variation spatiale de l'environnement est le premier facteur qui contre-sélectionne les individus qui dispersent beaucoup (Figure 2). En effet, la sélection favorise les individus qui restent dans les fragments de bonnes qualités. Si les individus qui dispersent meurent, cette stratégie est très rapidement contre-sélectionnée. C'est Hastings (1983) qui démontre en premier que la variation spatiale conduit à une contre-sélection de la dispersion. Par la suite, de nombreuses études théoriques confirment ce résultat (Travis & Dytham, 1999; Parvinen, Ohtsuki & Wakano, 2020; Sieger & Hovestadt, 2020). Par exemple, Bonte, Hovestadt & Poethke (2010) montrent que l'augmentation de la quantité d'habitats disponibles augmente la distance et la probabilité de disperser. Un autre exemple de Parvinen *et al.* (2020) mettent en évidence que l'hétérogénéité spatiale, que ce soit en termes de taille de fragments, de qualité des fragments ou de différence de fécondité entre les fragments, est une force sélectionnant contre la dispersion. Ces résultats ont été confirmés par de nombreuses études empiriques. Dans un contexte extrême de fragmentation représenté par des îles, il y a une diminution de la dispersion rapide avec l'arrivée de plantes sur ces îles, visible dans la morphologie des diaspores comparée à des populations continentales (Cody & Overton, 1996). C'est également visible chez les animaux. Les araignées *Pardosa monticola* font plus de comportements de dispersion, le « tiptoe » qui précède la dispersion aérienne par « ballooning », lorsque l'habitat est peu fragmenté et dans les grands fragments (Bonte *et al.*, 2006). Chez le bécasseau variable, *Calidris alpina schinzii*, la dispersion baisse avec l'augmentation de la distance entre fragments ce qui démontre une baisse de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation. Ce phénomène augmente la consanguinité et met en danger les populations suédoises (Pakanen *et al.*, 2017). En prenant une autre composante de la

fragmentation qui est la connectivité, en Chine, les espèces qui dispersent peu sont caractéristiques de milieux peu connectés alors que les espèces qui dispersent loin vivent dans des fragments très connectés (Wang *et al.*, 2021).

Cet effet est accentué lorsqu'un deuxième facteur entre en jeu, ce sont les coûts liés à la dispersion qui impactent souvent la valeur sélective et la mortalité (Bonte *et al.*, 2012, Figure 2). Ils sont fortement liés à l'hétérogénéité spatiale et il est parfois difficile de séparer les deux. Les coûts défavorisant la dispersion peuvent être classés en termes d'énergie, de temps, de risques et d'opportunités (revue dans Bonte *et al.*, 2012). Les coûts liés à l'énergie peuvent correspondre à des pertes métaboliques pendant le mouvement mais également aux coûts liés à la production de structures spécifiques à la dispersion comme les ailes ou des pattes plus longues. La dispersion est également une perte de temps qui ne peut pas être mis dans d'autres tâches comme la recherche de nourriture ou l'accouplement. Les risques sont en relation avec la mortalité notamment dûe à l'augmentation de la prédation ou le risque de tomber dans un habitat non-favorable. Il y a également un risque d'accumuler des dommages ou des changements physiologiques. Les derniers coûts sont liés aux opportunités perdues car arriver dans un nouvel environnement implique de perdre d'autres opportunités dans d'autres environnements. Ils comprennent aussi la perte d'adaptation locale. Plusieurs études ont montré ces coûts comme chez le suricate *Suricata suricata* où les individus qui dispersent ont une perte de poids et sont plus stressées (Maag *et al.*, 2019). Le coût de la dispersion sélectionne des graines lourdes, qui dispersent moins, chez la crépide *Crepis sancta* dans un environnement fragmenté urbain par rapport à des populations rurales non fragmentées (Cheptou *et al.*, 2008). En effet, dans le paysage urbain, une graine fortement dispersive a une probabilité plus importante de tomber dans un environnement non favorable comme un trottoir ou une route. Une baisse de la dispersion avec la fragmentation de l'habitat est aussi observée chez le papillon Nacré de la Bistorte, *Proclissiana eunomia*, due à une plus grande mortalité dans les paysages les plus fragmentés (Schtickzelle *et al.*, 2006).

La compétition entre apparentés est un facteur important qui mène à l'évolution inverse de la dispersion et donc à son augmentation (Cote *et al.*, 2017; Gandon, 1999;

Hamilton & May, 1977, Figure 2). En effet, les individus apparentés partagent des traits d'histoire de vie semblables. Les individus dispersants vont être sélectionnés, cela évite d'entrer en compétition avec des individus apparentés, donc de diminuer leurs valeurs sélectives inclusives, dans l'accaparement des ressources. Cela a par exemple été montré chez le tétranyque tisserand, *Tetranychus urticae*, qui a une distance de dispersion plus importante lorsque la compétition entre apparentés est importante (Bitume *et al.*, 2013).

Un deuxième facteur sélectionnant pour une augmentation de la dispersion est la consanguinité (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Cote *et al.*, 2017; Gandon, 1999, Figure 2). Lorsqu'un individu disperse peu, le risque de s'accoupler avec un apparenté est important ce qui crée de la consanguinité. Les individus consanguins ont une valeur sélective plus faible car sont plus homozygotes que des congénères non consanguins. Hors l'homozygotie augmente la probabilité d'expression d'allèles délétères rendant l'individu peu viable. Un individu qui disperse va donc être sélectionné car il baisse sa probabilité de s'accoupler avec un apparenté. Cela a par exemple été démontré chez la mésange charbonnière (Szulkin & Sheldon, 2008).

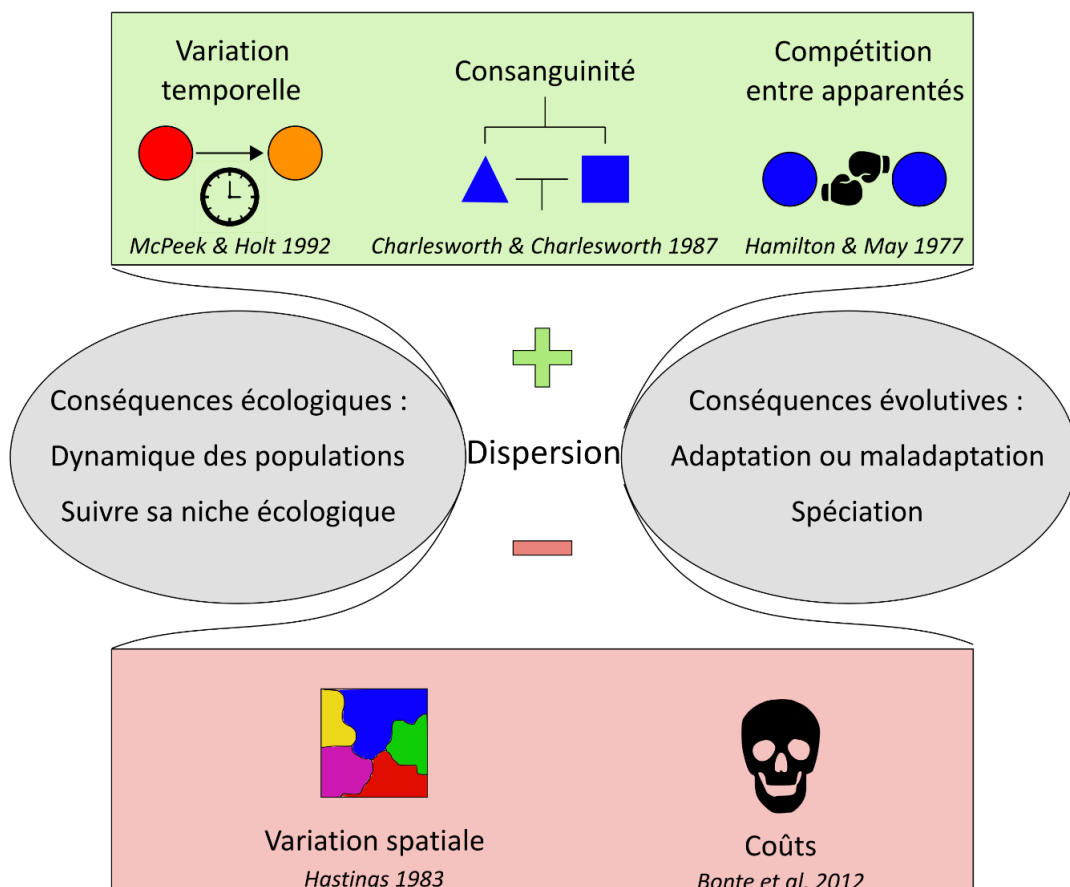
La dernière force connue pour augmenter la dispersion est la variabilité temporelle. La variabilité temporelle peut être dans la présence, dans la taille ou dans la qualité du fragment (McPeck & Holt, 1992; Poethke *et al.*, 2003, Figure 2). En effet, étant donné qu'il y a une probabilité que le fragment où est présent un individu s'éteigne ou devienne moins bon, ce sont les génotypes qui dispersent qui vont être sélectionnés dans la métapopulation. McPeck & Holt (1992) montrent en premier que les variabilités temporelles dans la taille des populations ou la capacité de charge des fragments favorisent une augmentation de la dispersion. Cela a été confirmé dans d'autres modèles, notamment plus modèle-spécifique comme celui de Cronin, Loeuille & Monnin (2016a) sur les fourmis qui montre la performance accrue de la stratégie colonisatrice dans un contexte de variabilité temporelle et spatiale. Cela a aussi été montré expérimentalement chez le ver *Caenorhabditis elegans*, où il est observé une augmentation de la dispersion lorsqu'il y a la régulation des extinctions (Friedenberg, 2003).

L'évolution de traits d'histoire de vie comme la dispersion peut mener à un sauvetage évolutif des populations. Plusieurs études théoriques et empiriques le démontrent (Gomulkiewicz & Holt, 1995; Heino & Hanski, 2001; Boeye *et al.*, 2012; Carlson, Cunningham & Westley, 2014; Bell, 2017) mais il est difficile de l'expérimenter dans le contexte d'évolution de la dispersion dûe aux temps nécessaire pour observer ces changements évolutifs et aux difficultés techniques. L'une des seules études porte sur la mouche *Drosophila melanogaster*. Une augmentation de la fragmentation dans le temps mimée en laboratoire et liée à un stress de faim et de dessiccation sélectionne pour une augmentation de la dispersion, avec plus d'individus dispersant sur de longues distances. Sans cela, la population aurait disparu ce qui montre que l'évolution de la dispersion a permis un sauvetage de la population. Cela est congruent avec les prédictions théoriques sur l'évolution de la dispersion dans un contexte de variabilité temporelle (Tung *et al.*, 2018). L'évolution de la dispersion vers une diminution peut également mener au suicide évolutif de populations (Gyllenberg, Parvinen & Dieckmann, 2002). En effet, si le milieu hétérogène contre-sélectionne la dispersion, et que chaque fragment a une probabilité de s'éteindre dû à des perturbations, la recolonisation sera difficile à cause de cette faible dispersion et donc mener à une extinction de la population.

Du polymorphisme de dispersion, c'est-à-dire une évolution disruptive de la dispersion avec une stratégie très colonisatrice et une stratégie peu colonisatrice, peut apparaitre lorsque la quantité d'habitat disponible est agrégé. Une stratégie à faible distance et une stratégie à longue distance de dispersion vont évoluer et coexister (Travis & Dytham, 1999; Bonte *et al.*, 2010). Ce polymorphisme peut théoriquement survenir lorsque qu'il y a une différence dans la taille des fragments et notamment lorsqu'il y a beaucoup de petits fragments et peu de gros fragments, résultant par exemple de l'agrégation de l'habitat disponible (Massol *et al.*, 2011; Parvinen *et al.*, 2020). C'est aussi le cas lorsque plusieurs ressources sont auto-corrélées (Cenzer & M'Gonigle, 2019).

Comme on peut le voir, la structuration spatiale de l'environnement même très fragmentée (agrégation) peut être un facteur important influençant l'évolution de la

dispersion. Par exemple, lorsque l'extinction est corrélée dans un contexte de fragmentation de l'habitat, on observe une augmentation de la dispersion sur de longues distances et moins de dispersion locale par rapport à une extinction aléatoire chez l'acarien *Tetranychus urticae* et dans un modèle théorique associé (Fronhofer *et al.*, 2014). L'approche utilisée dans les modèles théoriques est donc importante dans l'interprétation des résultats. Par exemple, les prédictions sur l'évolution de la dispersion dans un contexte de fragmentation auto-corrélée peuvent être qualitativement incorrectes lorsque l'on utilise une approche de champ moyen (spatialement implicite) plutôt qu'une approche spatialement explicite (Hiebeler, 2000). Cela souligne l'importance de prendre en compte explicitement la structuration de l'habitat et notamment la fragmentation lorsque l'on étudie l'évolution de la dispersion.



**Figure 2 :** Facteurs influençant l'évolution de la dispersion dans un contexte de fragmentation de l'habitat et les conséquences écologiques et évolutives de cette évolution

*Les syndromes de dispersion : compromis compétition-colonisation*

La capacité de dispersion est souvent dans un compromis avec d'autres traits d'histoire de vie ce que l'on appelle le syndrome de dispersion. Par exemple, lorsque la sélection amène à une augmentation de la dispersion, plusieurs traits phénotypiques peuvent changer comme la forme du corps, le développement des muscles, la longueur des ailes ou des pattes, une meilleure orientation avec des yeux plus gros (revue dans Cote *et al.*, 2017).

Lorsque la dispersion est dans un compromis avec les capacités de colonisation, la coexistence de plusieurs stratégies à la fois est possible dans un paysage fragmenté (Levins & Culver, 1971; Tilman, 1994). Ce compromis expliquant la coexistence d'espèces à l'échelle du paysage à un même moment a d'abord été démontré pour deux espèces par Levins & Culver (1971) puis a été élargi à une infinité d'espèces par Tilman (1994). Les individus les moins compétiteurs, et donc les plus colonisateurs, peuvent survivre dans des fragments que les compétiteurs ne peuvent pas atteindre (Tilman, 1994). Beaucoup d'études théoriques mettent en évidence ce compromis mais les études empiriques le démontrant sont rares. Ce compromis est observé chez des communautés artificielles de protozoaires et de rotifères où les espèces les plus compétitives sont les espèces les moins colonisatrices (Cadotte *et al.*, 2006). Il a été également observé chez une communauté de passereaux et confirme l'intérêt de ce compromis dans la coexistence d'espèces dans un paysage fragmenté (Rodríguez, Jansson & Andrén, 2007). En effet, les espèces les plus compétitives sont plus abondantes dans les paysages grands et continus alors que la tendance s'inverse dans les paysages fragmentés où il y a plus d'espèces colonisatrices et donc moins compétitives (Rodríguez *et al.*, 2007). D'autres études ont échoué à le mettre en évidence chez une communauté expérimentale de ciliés où, par exemple, le moins bon compétiteur est aussi le moins bon colonisateur (Limberger & Wickham, 2011). Chez des lichens en milieu naturel, le compromis a été trouvé pour quelques espèces mais pas au niveau de la communauté entière (Pastore *et al.*, 2014). Ce compromis est souvent démontré dans des communautés mais des individus d'une même population peuvent

aussi montrer une variation dans leur capacité de compétition et de colonisation. Ce compromis pourrait donc également agir au niveau de populations d'une même espèce.

Il existe des critiques de ce compromis compétition/colonisation. Par exemple, si la forme adulte n'est pas déplaçable par les nouvelles propagules et si des propagules meurent pour des raisons indépendantes de la compétition, le compromis ne devrait pas produire la coexistence d'espèces prédite (Yu & Wilson, 2001). Cependant il existe sous certaines conditions (Calcagno *et al.*, 2006). Une des critiques a été notamment que la hiérarchie compétitive était rarement aussi claire que dans le modèle de base ce qui empêchait le compromis d'agir. Cependant, le compromis peut apparaître si la colonisation est très importante.

#### *Dispersion et installation seule ou en groupe*

La dispersion peut varier par la distance mais également par le nombre d'individus qui dispersent, avec une stratégie qui disperse seule et une stratégie qui disperse en groupe. Il y a différents coûts et bénéfices associés aux deux stratégies. La dispersion solitaire permet une dispersion plus loin (Cote *et al.*, 2010) mais le risque de se faire prédaté ou de souffrir de coûts énergétiques est plus important (Maag *et al.*, 2019). La dispersion en groupe permet de diluer ce risque de prédation (Olson *et al.*, 2013) et augmente le succès lors de la phase d'immigration (Memmott *et al.*, 2005; Lange & Marshall, 2016). Cependant, il y a plus de compétition pour l'accès aux ressources (Lodé *et al.*, 2021). La dispersion en groupe, chez les espèces sociales, décroît le nombre de propagules que l'on peut envoyer disperser par rapport à une dispersion solitaire (Cronin *et al.*, 2013).

Plusieurs études montrent les conséquences de disperser en groupe comme l'émergence de la coopération ou de la vie en groupe. Il a notamment été montré que la dispersion en groupe est corrélé à une augmentation de la coopération dans des modèles mathématiques (Gardner & West, 2006; Rodrigues & Taylor, 2018). Cependant, peu d'études s'intéressent aux facteurs menant à l'évolution de la dispersion en groupe.

Le premier facteur est l'apparentement entre les individus. Une étude théorique a montré que lorsque les individus sont apparentés et que le fait de disperser en groupe

réduit les coûts, celle-ci émerge montrant l'importance de l'apparementement (Koykka & Wild, 2015). Il est donc un facteur important pouvant mener à la dispersion en groupe. Par exemple chez les oiseaux, les individus qui coopèrent à la création du nid lors de l'émigration sont plus apparementés à la colonie que ceux qui n'aident pas (van Dijk *et al.*, 2014).

Les coûts en relation avec la survie est un deuxième facteur pouvant favoriser la dispersion en groupe (Nakamaru *et al.*, 2014). Les colonies de l'araignée *Stegodyphus serasinorum* bien nourries ont plus de dispersion en groupe que les colonies moins bien nourries. Et les individus dispersant seuls souffrent de plus de mortalité dû à la prédation (Parthasarathy & Somanathan, 2018). Quand le modèle est spécifique aux organismes coloniaux avec deux stratégies distinctes montrant un compromis distance de dispersion/taille de la colonie, la dispersion en groupe est favorisée quand les perturbations sont fréquentes et de grandes ampleurs, alors que la dispersion solitaire est favorisée lorsque les perturbations sont à large échelle (Nakamaru, Beppu & Tsuji, 2007). Quand la mortalité est importante, la dispersion en groupe est favorisée (Nakamaru *et al.*, 2007).

La capacité à trouver des espaces inoccupés, ce qui est lié à la densité de population, est un autre facteur important qui avantage la dispersion en groupe (Nakamaru *et al.*, 2014). Plus l'espace et les ressources sont disponibles, plus la dispersion en groupe est favorisée car elle permet à tous les individus d'avoir les ressources nécessaires. Chez les loutres, la vie en groupe est plus commune lorsqu'il y a peu de compétition intraspécifique lorsque la nourriture est disponible en quantité. La vie en groupe produit plus de compétition pour la nourriture mais baisse les pressions de prédation (Lodé *et al.*, 2021).

Le dernier facteur est la dilution de la prédation (Olson *et al.*, 2013). Le groupe permet une augmentation de la vigilance (Treherne & Foster, 1981), il réduit la chance de rencontrer un prédateur, réduit le risque individuel d'être attaqué (Treherne & Foster, 1981) et peut activer une défense active contre le prédateur ainsi qu'augmenter la difficulté de cibler un individu ce qui réduit son efficacité (Jeschke & Tollrian, 2007). Par ailleurs, des études empiriques montrent que le comportement d'individus change



lorsqu'ils perçoivent la présence d'un prédateur. Par exemple, les têtards sont plus cohésifs lorsqu'il y a des indices chimiques de la présence d'un prédateur ce qui fait diminuer le taux d'attaque par individu mais augmente le nombre total d'attaque du groupe, on a donc de la dilution (Watt, Nottingham & Young, 1997). Cela est aussi observé chez des daphnies (Pijanowska & Kowalczewski, 1997).

Les conséquences de l'évolution vers la dispersion en groupe sur la valeur sélective des individus ont été montrées chez différents groupes taxonomiques. La taille de groupe joue un rôle important dans le succès d'établissement de la population chez le psyllidé *Arytainilla spartiophila* où les deux sont positivement corrélés (Memmott *et al.*, 2005), ou chez le bryozaire invasif *Bugula neritina* (Lange & Marshall, 2016). Cela peut s'observer sur deux composantes de la valeur sélective, la survie et la reproduction. Concernant la survie, une augmentation de la survie des adultes et/ou des juvéniles avec la taille du groupe est observé chez de nombreux groupes taxonomiques comme les fourmis (Cole *et al.*, 2022), les mangoustes (Rood, 1990), les chacals (Moehlman, 1979), les renards (Macdonald, 1979) ou les oiseaux (Reyer, 1984; Arnold & Owens, 1998; Ridley, 2007). La taille du groupe a aussi un effet positif sur la fécondité en augmentant le nombre de juvéniles chez les mangoustes (Rood, 1990), les primates (Majolo, de Bortoli Vizioli & Schino, 2008) ou les oiseaux (Arnold & Owens, 1998; Canestrari, Marcos & Baglione, 2008). Ces études se focalisent surtout sur la vie en groupe mais peu sur la dispersion en groupe. Cependant, leurs conclusions et les mécanismes sous-adjacents sont transposables à la dispersion en groupe. Cela a par exemple été montré chez le cratérope *Turdoides squamiceps*. En effet, les individus dispersant en groupe ont plus de succès de dispersion que les individus dispersant seul. De plus, les individus dispersant seuls souffrent d'une plus grande perte de poids pendant la dispersion (Ridley, 2012). Chez la corneille, la taille de groupe est positivement corrélée au nombre de jeunes produits (Canestrari *et al.*, 2008).

## *Effet de la fragmentation de l'habitat sur les métacommunautés*

### *La diversité des communautés à différentes échelles*

La fragmentation de l'habitat a un effet sur les populations mais elle peut également affecter, à une plus large échelle, les communautés. Une communauté est un ensemble de populations d'espèces différentes en interaction, vivant au même endroit et au même moment. La présence d'une espèce dans un habitat est le résultat de plusieurs processus. Dans un premier temps, l'espèce doit atteindre ce nouvel habitat. Cela dépend donc de la capacité de dispersion de l'espèce. Une fois dans ce nouvel habitat, les conditions environnementales, notamment abiotiques comme la température ou l'humidité, doivent correspondre à la niche écologique de l'espèce. La niche écologique d'une espèce est l'ensemble des conditions environnementales qui permet à l'espèce de survivre et de maintenir une population viable. Un deuxième facteur est important dans le nouvel habitat, ce sont les conditions biotiques. Une espèce va être en interaction avec les autres espèces présentes. Elles peuvent entrer en compétition, avoir des relations trophiques comme la prédation, se parasiter, entrer en symbiose ou en mutualisme. Ce sont l'ensemble de ces facteurs qui forment et structurent les communautés. Pour décrire ces communautés dans un habitat fragmenté, il existe plusieurs indices de biodiversité à plusieurs échelles d'observation (Whittaker, 1972).

La première échelle est celle du fragment. Pour étudier la diversité intra-fragment, la diversité alpha est utilisée. Plusieurs indices sont utilisés afin de la décrire. Le premier indice est la richesse spécifique. Il correspond au nombre d'espèces présentes dans le fragment sans prendre en compte l'abondance de chaque espèce. Cependant les espèces peuvent ne pas être présentes dans la même proportion. Afin d'étudier l'équilibre des espèces, des indices d'équitabilité sont utilisés comme l'indice de Shannon ou de Simpson. Ces indices prennent en compte le nombre d'espèces présentes mais également leur abondance relative afin d'observer si la communauté est homogène ou s'il y a des espèces dominantes.

La deuxième échelle est celle de la diversité inter-fragment qui permet de comparer les communautés entre elles. Pour cela, des indices de similarités/dissimilarité sont

utilisés. Deux indices courants sont l'indice de Jaccard et la distance de Bray-Curtis. Le premier calcule la similarité entre les espèces sans prendre en compte l'abondance de chacune et se base donc uniquement sur la présence ou l'absence de chaque espèce. La deuxième permet de prendre en compte l'abondance dans la similarité entre les communautés. Deux communautés qui diffèrent peuvent l'être de deux façons (Baselga, 2010). La première peut être un sous-ensemble de la deuxième, ce qui est appelé emboîtement (*nestedness* en anglais). La seconde peut être une communauté différente, ce qui est appelé remplacement (*turnover* en anglais).

La dernière échelle est celle du paysage entier, en prenant en compte tous les fragments. Elle est appelée diversité gamma. Elle représente la richesse spécifique globale du paysage et ce sont les mêmes métriques de la diversité alpha qui sont utilisées.

#### *Mécanismes liés à la diversité des métacommunautés*

Ses communautés présentes sur différents fragments et reliées entre elles par la dispersion sont appelées une métacommunauté. Plusieurs paradigmes ont été théorisés afin de comprendre les mécanismes en jeu et expliquer la biodiversité des métacommunautés (Tableau 1).

Le premier modèle important afin d'étudier la dynamique des métacommunautés est la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1967). Il se base sur un système continent/îles. Cela représente un système d'habitat fragmenté car les habitats favorables, continent et îles, sont séparés par une matrice hostile, la mer. Tous les habitats sont similaires et les espèces ne diffèrent pas non plus. La diversité présente sur les îles dépend de celle présente sur le continent, de la distance entre les îles et le continent, et de la taille des îles.

Par la suite, Leibold *et al.* (2004) conceptualisent quatre paradigmes expliquant la biodiversité dans les métacommunautés. Le premier paradigme est appelé neutre et est proche de la théorie de la biogéographie insulaire (Hubbell, 2001). La différence entre les espèces ne joue pas de rôle à l'échelle de la métacommunauté et l'environnement

ne diffère pas entre les fragments. D'autres processus doivent donc rentrer en jeu comme la spéciation ou la dispersion.

Le deuxième paradigme est appelé dynamique des fragments (*Patch-dynamic* en anglais). Il suppose que tous les fragments sont identiques et peuvent héberger des populations mais que les espèces diffèrent par leurs capacités de colonisation et de compétition. La présence d'espèces dans un fragment ne dépend que des extinctions et de la dispersion. La seule interaction qui influence la dynamique d'un fragment est la compétition pour les ressources. Les espèces se retrouvent dans le classique compromis compétition/colonisation où une espèce compétitive est peu colonisatrice et inversement. La coexistence à l'échelle régionale est donc permise grâce à ce compromis avec la présence d'espèces colonisatrices là où les espèces compétitives ne peuvent pas aller (Tilman, 1994).

Le troisième paradigme est appelé tri des espèces (*Species sorting* en anglais). Dans ce cas, les fragments sont hétérogènes dans leurs paramètres abiotiques. La présence d'une espèce dépend donc de sa niche écologique. C'est l'espèce qui a la niche écologique qui correspond le mieux aux conditions environnementales du fragment qui se maintient. Les autres subissent une exclusion compétitive.

Le quatrième paradigme est l'effet de masse (*Mass effect* en anglais). Dans les deux premiers paradigmes, les échelles de temps des dynamiques locales et régionales de colonisation et d'extinction sont différentes. Cependant il se peut que ce soit faux et que la dispersion affecte la dynamique locale. Cela est le cas quand la dispersion est importante. Par exemple, la dispersion d'une espèce d'un fragment à un autre peut permettre d'éviter l'extinction de cette espèce dans le fragment d'arrivée même si elle y subit une exclusion compétitive, selon le principe des populations sources et puits (Pulliam, 1988). Une population source va envoyer des individus aux populations puits. La connectivité entre les fragments est donc primordiale.

*Prédictions sur la biodiversité dans le contexte de fragmentation*

Ces mécanismes théoriques proposent des prédictions sur les différents indices de biodiversité dans un contexte d'augmentation de la fragmentation de l'habitat (Tableau 1).

Dans le contexte de la théorie de la biogéographie insulaire ou de la théorie neutre, plus une île (ou un fragment) est éloignée du continent, moins sa diversité sera importante car peu d'espèces pourront l'atteindre. Cependant, plus une île est grosse, plus elle aura une diversité importante. En effet, sa taille permet à plus d'espèce de l'atteindre mais également permet d'en accueillir plus. L'augmentation de la fragmentation va augmenter l'isolement et réduire la taille des fragments. Cela va donc avoir pour conséquence une baisse de la diversité alpha en réduisant le nombre d'espèces qui peuvent atteindre et survivent dans les fragments. En réduisant les flux d'individus, la diversité bêta va être de plus en plus composée de remplacement entre les fragments. Ce processus ne devrait pas affecter la diversité gamma. Plusieurs études empiriques ont montré cet effet. L'isolement par l'urbanisation a notamment un effet négatif sur la richesse spécifique de mammifères ou d'insectes et également sur la composition (Vasconcelos *et al.*, 2006; Carpintero & Reyes-López, 2014; Barnick *et al.*, 2022; Villalta *et al.*, 2022). Par exemple, chez les fourmis, les parcs situés en zone résidentielles considérées comme moins isolées ont plus d'espèces que les parcs situés dans les zones beaucoup plus urbanisés (Pacheco & Vasconcelos, 2007). De plus, la taille des fragments (qui peuvent être des parcs ou forêts) ou la quantité d'habitat favorable dans un fragment (comme la quantité de zones boisées ou de litière) impactent négativement la richesse spécifique chez les fourmis (Theunis *et al.*, 2005; Leal *et al.*, 2012; Carpintero & Reyes-López, 2014; Ješovnik & Bujan, 2021). Cela a également été expérimenté chez du zooplancton où les communautés plus isolées dans des mésocosmes ont moins de diversités intra et interspécifiques dûes à la faible dispersion (Steiner & Asgari, 2022). Chez des anoues, les forêts isolées hébergent moins de diversités taxonomiques mais également fonctionnelles que les forêts continues, ainsi que des populations de moindre taille ce qui peut mener à des extinctions (Ramalho *et al.*, 2022).

Dans un paysage où c'est la dynamique des fragments qui joue un rôle important, l'augmentation de la fragmentation va détruire petit à petit des fragments et donc être désavantageuse pour les espèces compétitrices qui vont disparaître. Il ne reste donc plus que les espèces colonisatrices (Tilman *et al.*, 1994). Cela a pour conséquence une baisse de la diversité alpha. En ayant que des espèces avec une forte capacité de compétition, la diversité beta sera composée de plus en plus d'emboîtement. La diversité gamma va elle diminuer avec l'augmentation de la fragmentation.

Le tri des espèces et l'effet de masse sont deux mécanismes fortement liés car ils agissent pour des paysages hétérogènes et des espèces qui diffèrent dans leurs niches écologiques. Cependant ils sont opposés car ils se produisent pour des valeurs de dispersion opposées (Mouquet & Loreau, 2003, Figure 3). Lorsque la dispersion est faible entre les fragments, c'est surtout le tri des espèces qui rentre en jeu car il exclue compétitivement les espèces dont la valeur sélective est la moins importante due à leurs niches écologiques qui ne correspondent pas aux conditions locales. Et en absence de dispersion, celles-ci ne peuvent pas recoloniser le fragment. Cela a pour conséquence une faible diversité alpha et une diversité beta majoritairement composée de remplacement. La diversité gamma est importante car ce processus maintient des espèces différentes dans les fragments, les conditions environnementales n'étant pas les mêmes.

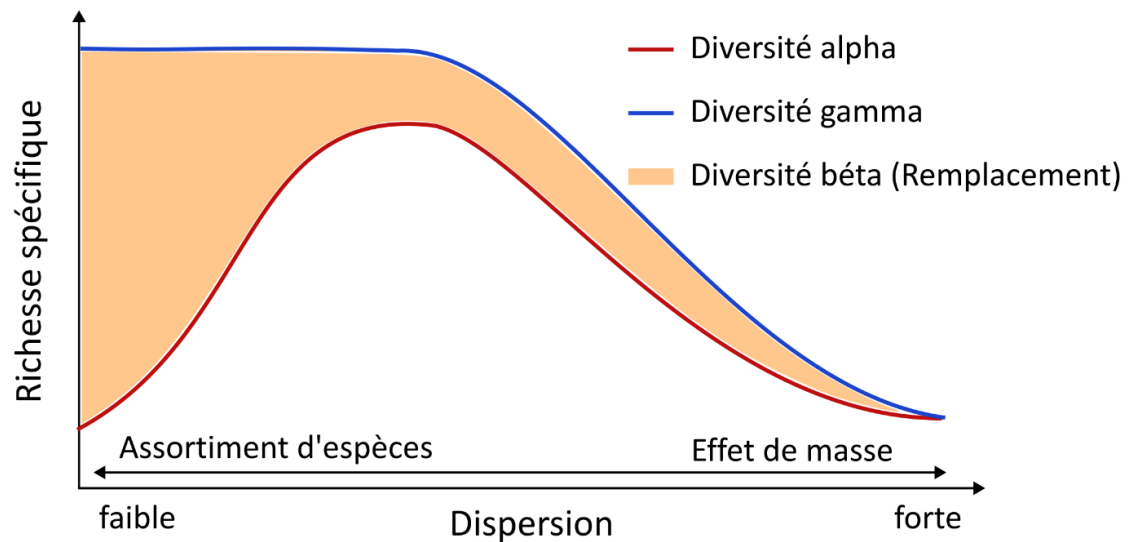
Lorsque la dispersion est importante entre les fragments, c'est l'effet de masse qui prédomine (Figure 3). Dans les fragments, il y aura toujours l'espèce la plus adaptée mais il y aura aussi d'autres espèces, en plus faible proportion, qui colonisent régulièrement le fragment grâce à la forte dispersion. Cela a pour conséquence une forte diversité alpha mais une diversité beta dominée par de l'emboîtement car les mêmes espèces se retrouvent dans plusieurs fragments. La diversité gamma reste équivalente, il n'y a pas de création de nouvelles espèces ni de perte à l'échelle du paysage.

**Tableau 1 :** Paradigmes structurant les métacommunautés et les conséquences de la fragmentation de l'habitat sur la diversité alpha, bêta et gamma dans le cadre de chaque paradigme. (1) Hubbell (2001) (2) Tilman et al. (1994) (3) Mouquet & Loreau (2003)

Environnement	Espèces	Paradigme	Diversité alpha	Diversité bêta (proportion de remplacement)	Diversité gamma
Identique	Identiques	- Théorie de la biogéographie insulaire - Neutre	Baisse (1)	Augmente (1)	Stable (1)
Identique	Différentes	Dynamique des fragments	Baisse (2)	Baisse (2)	Baisse (2)
Différent	Différentes	Assortiment d'espèce	Faible au départ et baisse (3)	Fort au départ et augmente (3)	Stable (3)
Différent	Différentes	Effet de masse	Forte au départ et baisse Si très forte dispersion : Faible au départ et augmente (3)	Faible au départ et augmente (3)	Stable Si très forte dispersion : Faible au départ et augmente (3)

Dans le cas extrême d'une très forte dispersion, l'effet de masse domine très fortement avec de la dispersion partout (Figure 3). Toutes les espèces vont donc sentir un environnement moyen, comme s'il n'y avait qu'un seul fragment, et il va y avoir la mise en place de compétition pour cet environnement moyen. L'espèce qui est la plus adaptée va gagner la compétition au niveau de tout le paysage avec pour conséquence

une baisse de la diversité alpha et gamma. La diversité bêta reste majoritairement composée d'emboîtement.



**Figure 3** : Variation de la diversité en espèces dans une métacommunauté au sein d'un fragment (diversité alpha, courbe rouge), entre les fragments (diversité bêta, courbe bleue) et à l'échelle du paysage (diversité gamma représentée par le taux de remplacement, aire orange) en fonction de la dispersion. Deux paradigmes des métacommunautés sont représentés sur l'axe des abscisses (Leibold et al., 2004). Figure adaptée de Mouquet & Loreau (2003)

Dans un contexte de métacommunauté dominé par du tri des espèces, une augmentation de la fragmentation va avoir pour conséquence une baisse de la dispersion entre les fragments car ceux-ci seront plus petits et plus isolés. La diversité alpha va donc baisser et la diversité bêta être composée encore plus de remplacement. Lorsque la métacommunauté est dominée par l'effet de masse, une augmentation de la fragmentation va baisser la dispersion. L'effet de masse va donc devenir de moins en moins important, ce qui va augmenter l'effet de l'assortiment d'espèces. La diversité alpha va baisser et la diversité beta être composée de plus à en plus par du remplacement. Plusieurs études ont montré le rôle relatif de l'assortiment d'espèces et de l'effet de masse dans l'assemblage d'espèces dans les métacommunautés. C'est le



cas par exemple chez les amphibiens où il est observé une augmentation de la richesse spécifique avec une augmentation de la surface de l'étang et la réduction de l'isolation (Parris, 2006). Ce qui montre bien une baisse de la richesse spécifique avec la fragmentation. La qualité de l'habitat prédit une grosse proportion du nombre d'espèces ce qui sous-tend un mécanisme d'assortiment d'espèces et/ou d'effet de masse (la dispersion n'ayant pas pu être mesurée).

### *Exemple des insectes eusociaux : le cas des fourmis*

#### **BOX 1 : Les insectes eusociaux**

Les insectes eusociaux présentent une vie sociale très développée. Cela est caractérisé par l'existence de coopération pour les soins donnés à la nouvelle génération grâce au chevauchement de plusieurs générations. De plus, il y a la présence de plusieurs castes d'individus. C'est-à-dire la spécialisation d'individus dans une tâche. Certains sont spécialisés dans la reproduction tandis que d'autres font les autres tâches sans se reproduire comme les soins aux jeunes, la recherche de nourriture, la protection. Cette forme de socialité est présente chez différents taxons, des abeilles aux guêpes en passant par les bourdons, termites ou fourmis. Chez les hyménoptères eusociaux, la détermination des castes n'est pas claire et peut être d'ordre génétique et/ou environnementale. Pour les conditions environnementales, la nutrition, la température, les phéromones royales, l'âge de la reine, la taille des colonies peuvent jouer un rôle (Schwander *et al.*, 2010). Par exemple, chez l'abeille mellifère, une grande quantité de nourriture riche en protéine est nécessaire et suffisante pour le développement en reine. La différenciation de la caste reproductive chez les guêpes vient de la nutrition lors du développement larvaire avec une nourriture plus riche menant à la différenciation en reine (O'Donnell, 1998). Alors que chez d'autres espèces comme la fourmi *Vollenhovia emeryi*, des facteurs génétiques sont responsables de la détermination des castes (Ohkawara *et al.*, 2006).

Les insectes eusociaux (BOX 1) et en particulier les fourmis ont plusieurs intérêts afin d'étudier l'évolution de la dispersion ainsi que la structure des communautés face à la fragmentation de l'habitat. Les fourmis présentent une variabilité dans les distances de dispersion, allant de quelques mètres à quelques kilomètres. Elles ont un fort polymorphisme de dispersion avec deux stratégies distinctes, une stratégie ailée qui dispersent beaucoup et une stratégie aptère qui disperse peu. Elles ont également un polymorphisme dans le fait de disperser seule ou en groupe. La première stratégie disperse seule tandis que la deuxième disperse avec un groupe d'ouvrières de différentes tailles. Cela suggère que la première stratégie est colonisatrice tandis que la deuxième est compétitive. Ce polymorphisme peut se retrouver au sein de la même espèce.

#### *Des communautés diversifiées*

Pour commencer, les fourmis sont un taxon d'hyménoptère largement répandu sur la terre en ayant colonisé tous les milieux à part les pôles et le milieu aquatique (Hölldobler & Wilson, 1990, BOX 2). Plus de 15 000 espèces ont été décrites et une récente étude a estimé qu'elles représenteraient  $20 \times 10^{15}$  individus pour une masse sèche de carbone d'environ 12 mégatonnes soit plus que la masse combinée des oiseaux et des mammifères sauvages et à peu près 20% de la biomasse humaine (Schultheiss *et al.*, 2022). En France, le nombre d'espèces avoisinerait 200 (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009). Leurs impacts sur les écosystèmes sont importants. Elles dispersent les graines de plantes, sont capables de polliniser, participent aux cycles des nutriments, aèrent, structurent, et mélangent le sol et font partie des chaînes trophiques autant en tant que proies que de prédateurs. De plus, elles ont une variation dans les traits d'histoire de vie pouvant être impliqués dans l'adaptation à la fragmentation de l'habitat. Par exemple, leurs modes de vies sont variables. Certaines espèces vivent dans le sol à différents niveaux tandis que d'autres vivent dans les arbres ou dans des branches mortes. Leurs régimes alimentaires diffèrent également entre les espèces. Certaines se nourrissent d'arthropodes morts, d'autres chassent ou se nourrissent uniquement de végétaux, d'autres encore élèvent et protègent des arthropodes suceurs






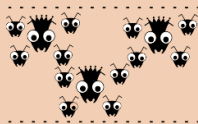



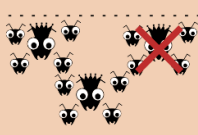
de sève afin de consommer les excédents de sève riches en sucres et acides aminés qu'ils sécrètent. Des caractéristiques morphologiques peuvent également être intéressantes. Il existe une grande variation de taille d'individu pouvant aller du millimètre au centimètre et cette variation peut être importante au sein d'une même espèce. De plus, la taille de colonies peut être un facteur important dans l'adaptation à la fragmentation de l'habitat car, selon la taille, les ressources nécessaires pour la survie et la reproduction ne sont pas les mêmes. Des colonies sont constituées de quelques individus alors que certaines peuvent atteindre des dizaines de milliers d'ouvrières. Le nombre d'individus reproducteurs, i.e. de reines, est également variable entre les espèces ce que l'on appelle la monogynie (une seule reine dans la colonie) ou la polygynie (plusieurs reines dans la colonie) et a un impact sur la croissance de celle-ci. Les communautés de fourmis sont donc clés dans le fonctionnement des écosystèmes où elles sont présentes et leurs traits d'histoire de vie variable permettent de comprendre lesquels sont clés dans l'adaptations aux changements environnementaux actuels. Plusieurs études ont déjà montré qu'elles se sont adaptées aux ilots de chaleur urbain, à la présence de polluants dans leur environnements ou plus globalement aux perturbations et changements climatiques (Linksvayer & Janssen, 2009; Chick *et al.*, 2019; Jacquier *et al.*, 2021; Parr & Bishop, 2022).

#### *Un fort polymorphisme de dispersion*

Un des traits d'histoire de vie clé dans l'adaptation à la fragmentation de l'habitat, expliqué précédemment, est la dispersion. Les fourmis sont très intéressantes pour étudier et comprendre son évolution car elles ont deux stratégies pour disperser et fonder une nouvelle colonie : la fondation indépendante ou solitaire (ICF), ou la fondation dépendante ou sociale (DCF ou fission) (revue dans Hakala, Seppa & Helanterä, 2019, Figure 4, BOX 3). La grande majorité des espèces ne font qu'une stratégie.

**BOX 2 : Cycle de vie d'une colonie de fourmis**

La structure de la colonie en caste rend le cycle de vie des fourmis particulier. Pendant la majeure partie de l'année, une colonie est constituée uniquement de femelles : les reines et les ouvrières. La ou les reines s'occupent de la reproduction en passant la majeure partie du temps à pondre tandis que les ouvrières s'occupent du maintien et de la croissance de la colonie en allant chercher à manger, en s'occupant du couvain (œufs, larves et nymphes) ou entretenant le nid et en protégeant la colonie. La quantité de nourriture au stade larvaire joue un rôle importante dans la détermination de la caste. Les larves sont bipotentes jusqu'à un certain stade et ce sont les ouvrières qui contrôlent le développement d'une larve en ouvrière ou en reine en définissant le temps et donc la quantité de nourrissage des larves, les larves les plus nourries devenant des reines (Boulay *et al.*, 2009). La production d'ouvrières se fait toute l'année exceptée en hiver où la colonie rentre en hibernation. A un certain moment de l'année, souvent au printemps, les colonies vont produire de futures reines mais également des mâles pour la reproduction. Toutes les femelles (ouvrières et reines) sont diploïdes, c'est-à-dire qu'elles ont deux copies de leur génome dans les cellules. A l'inverse, les mâles sont haploïdes, c'est-à-dire ont une seule copie de leur génome dans les cellules, et proviennent donc d'œufs non fécondés par un spermatozoïde. Une fois mature, souvent en été, les futures reines et les mâles partent de la colonie, s'accouplent avec des sexués (non apparentés) d'autres colonies et les mâles meurent tandis que les reines cherchent un endroit pour fonder une nouvelle colonie. Cette description du cycle de vie est générale et il existe beaucoup de variations selon les espèces.

Fondation indépendante		Fondation dépendante (Fission)
Stratégie colonisatrice		Stratégie compétitrice
	Morphologie de la reine	
	Composition des propagules	
	Nombre de propagules	
	Distance de dispersion	
	Survie	
<i>Lasius niger</i> <i>Myrmecina graminicola</i>	Exemples	<i>Cataglyphis cursor</i> <i>Myrmecina graminicola</i>

**Figure 4 :** Comparatif des stratégies de dispersion et de fondation d'une nouvelle colonie des fourmis

Ces deux stratégies sont généralement liées à des morphologies de reines différentes. L'ICF est principalement faite par des reines ailées alors que la DCF est majoritairement pratiquée par des reines aptères (Figure 4). Certaines espèces faisant de la DCF ont des reines ailées mais soit les ailes ne sont pas fonctionnelles soit elles ne les utilisent pas. Une autre différence morphologique est interne. Lorsque l'on compare les espèces faisant de l'ICF aux espèces faisant de la DCF, les reines faisant de l'ICF ont plus de lipides que celles faisant de la DCF. Il sert notamment à survivre jusqu'à l'apparition des premières ouvrières ce dont n'ont pas besoin les reines faisant de la DCF car elles sont accompagnées d'ouvrières (Keller & Passera, 1989). D'ailleurs, les reines faisant de la fondation indépendante perdent plus de poids entre l'accouplement et l'apparition de la première ouvrière que les reines faisant de la fondation dépendante (Keller & Passera, 1990). Les reines ailées d'une espèce faisant de la fondation claustrale

(i.e. ne sortent pas de leur nid pour aller chercher de la nourriture et consomment donc leurs ressources internes jusqu'à l'apparition des premières ouvrières. C'est très souvent lié à l'ICF) accumulent des protéines et des lipides avant l'accouplement puis ces réserves sont épuisées depuis le thorax et l'abdomen pour les protéines et depuis l'abdomen pour les lipides pendant la fondation de la colonie (Wheeler & Buck, 1996). Le mode de fondation a également un impact sur la dynamique de croissance des colonies. Les colonies ICF ont une croissance lente au début alors que les colonies DCF ont une croissance plus importante dès la fin de la reproduction surement liée à la présence des ouvrières (Keller & Passera, 1990).

Les modes de dispersion et de fondation d'une nouvelle colonie ont également un impact sur la distance de dispersion possible par chaque stratégie (Figure 4). Les reines ailées vont disperser par le vol sur de longues distances tandis que les reines aptères vont disperser en marchant sur de plus courtes distances. La distance de dispersion est très variable chez les fourmis et ne dépend pas uniquement de la présence d'ailes. Par exemple, chez *Cataglyphis cursor*, une espèce faisant de la fission, la distance de dispersion moyenne est de 7,1m avec un maximum de 31.2m (Chéron *et al.*, 2011), alors qu'elle peut aller jusqu'à 60m chez *C. emmae* faisant également de la fission (Jowers *et al.*, 2013). Chez les espèces avec des reines ailées, la distance peut être beaucoup plus importante avec une moyenne de 468 mètres pour un maximum à 1103 mètres chez *Crematogaster decamera* (Türke *et al.*, 2010), ou plus de 19 kilomètres chez *Solenopsis invicta* (Banks *et al.*, 1973; Wojcik, 1983). Il y a une corrélation positive entre la taille des reines ailées et leur distance de dispersion permettant d'inférer la distance de dispersion (Helms, 2018). La mortalité est plus importante chez la stratégie ICF pour différentes raisons comme la prédation lors du long trajet ou l'excès d'énergie utilisée. Par exemple, en un an, seulement 7.6% des nouvelles colonies survivent chez *Crematogaster ashmeadi* (Hahn & Tschinkel, 1997), 16.3% en 90 jours chez *Atta texana* (Marti *et al.*, 2015) ou 6% en 50 jours pour *Solenopsis invicta* (Tschinkel, 1992).

**BOX 3 : Cycle de vie de chaque stratégie**

Les reines ailées faisant de l'ICF partent de la colonie mère seules et s'accouplent en l'air ou au sol avec un ou plusieurs mâles selon les espèces. Une fois l'accouplement terminé, les reines s'arrachent les ailes car elles ne sont plus utiles et risquent même d'être gênantes dans les galeries étroites d'un nid de fourmis. Elles vont pouvoir histolyser les muscles alaires et ainsi se servir de ces ressources avant l'arrivée des premières ouvrières. Certaines fondations sont dites claustrales, c'est-à-dire que les reines ne sortent plus jamais de la colonie et utilisent uniquement ces ressources internes pour survivre jusqu'à l'arrivée des premières ouvrières. A l'inverse, il existe des fondations semi-claustrales où les reines sortent du nid pour aller chercher à manger. Les reines faisant de la DCF ne s'accouplent pas en l'air mais au sol, souvent à l'entrée de la colonie. Une fois fécondées par un ou plusieurs mâles, les reines retournent à l'intérieur du nid mère et deux cas sont possibles. Soit la nouvelle reine reste dans la colonie mère et devient une nouvelle reine reproductrice, soit la nouvelle reine part de la colonie avec un groupe d'ouvrières pour aller fonder une nouvelle colonie, ce que l'on appelle la fission. Dans ce cas, la fondation ne se fait donc pas seule et les ouvrières de la colonie mère peuvent trouver un nouveau nid et s'occuper de la reine en allant chercher à manger pour elle dès le départ de cette nouvelle colonie. Les reines aptères ont souvent un thorax simplifié dû à la perte des muscles liés au vol, et souvent moins d'ocelles car elles ont moins besoin de se stabiliser lors du vol (Peeters & Ito, 2001). La dispersion est plus limitée pour les espèces qui font de la fission car elle se fait en marchant (Peeters & Ito, 2001) mais la survie serait plus importante due à la présence d'ouvrière. Cependant, peu d'études s'y sont intéressées.

*La présence d'ouvrières*

Le deuxième intérêt important des fourmis pour étudier l'évolution de la dispersion est la présence d'ouvrières lors de la fondation d'une nouvelle colonie chez les espèces faisant de la DCF par rapport à l'ICF. Cela fait de la stratégie DCF une stratégie

de dispersion en groupe. Cela est capital car la taille des colonies est un facteur important expliquant la survie et la croissance des colonies ce qui peut donc entrer dans un potentiel compromis compétition/colonisation. Par exemple, dans des conditions de laboratoire, les grosses colonies consomment moins d'énergie par unité de masse et produisent moins de couvain par ouvrières (Cao & Dornhaus, 2013). Cela peut s'expliquer par le fait qu'il y a plus d'ouvrières inactives, mais celles-ci sont mobilisables dès que nécessaire. De plus, la taille des colonies est importante dans des conditions stressantes comme le manque d'eau et/ou de nourriture avec une meilleure survie des grosses colonies (Kaspari & Vargo, 1995; Modlmeier, Foitzik & Scharf, 2013). Cependant aucune étude à ma connaissance n'étudie le réel apport de la présence des ouvrières (en comparant des reines fondant seules ou accompagnées d'ouvrières) sur le succès de fondation des nouvelles colonies directement après la dispersion. Pour des espèces faisant uniquement de la fission, le nombre d'ouvrières fissionnant avec la reine peut jouer un rôle important pour la valeur sélective de la colonie. En effet, la croissance et la survie augmentent avec l'augmentation du nombre d'ouvrières avec un effet seuil lorsqu'il y a un grand nombre d'ouvrières (Hee *et al.*, 2000). Cependant, chez certaines espèces, le nombre d'ouvrières n'a pas d'effet sur la croissance des colonies tandis qu'une augmentation du nombre de reines augmente la croissance de la colonie (Hee *et al.*, 2000; Schrempf, Cremer & Heinze, 2011). Toutes ses observations sont faites sur des espèces utilisant uniquement la fission. Pour observer le réel effet de la présence des ouvrières, il faudrait utiliser des espèces pouvant fonder par fission et par fondations indépendantes. C'est le cas chez *Myrmecina graminicola* (Buschinger & Schreiber, 2002), *M. nipponica* (Ohkawara, Ito & Higashi, 1993), *Chelaner sp.* (Briese, 1983) ou *Leptothorax canadensis* (Heinze, 1993).

Lors de la fission, outre un aspect quantitatif dans le nombre d'ouvrières, un biais qualitatif dans l'investissement dans les colonies filles peut apparaître comme chez la fourmi *Cataglyphis piliscapa* (anciennement *C. cursor*). Les colonies filles qui dispersent ont des ouvrières plus grandes que la colonie fille qui hérite du nid mère (Cronin *et al.*, 2016b). Il y a également une réduction de la diversité de taille chez les colonies filles par rapport à la colonie mère (Cronin *et al.*, 2016b). Cela pourrait être adaptatif car les



grandes ouvrières pourraient être un avantage important lors de la création d'un nouveau nid et n'est pas une grande perte pour la colonie mère déjà installée (Cronin *et al.*, 2016b). Des exceptions peuvent exister, du fait que le morphe de reine est lié à l'une ou l'autre stratégie de dispersion et de fondation d'une nouvelle colonie. Chez *Crematogaster pygmaea* dont toutes les reines sont ailées, certaines reines s'accouplent et retournent dans le nid mère et peuvent disperser par fission. Cela serait lié aux conditions environnementales où la fission est avantageuse pendant la saison des pluies qui empêche le vol (Hamidi *et al.*, 2017).

La présence ainsi que le nombre d'ouvrières accompagnant la reine lors de la dispersion et lors de la fondation d'une nouvelle colonie est donc clé pour comprendre l'évolution des deux stratégies de dispersion des fourmis. L'ICF est une stratégie colonisatrice grâce à la dispersion par le vol par rapport à la DCF. Mais la présence d'ouvrières pour la DCF pourrait lui donner un avantage compétitif. Cependant peu d'études le démontrent.

Des facteurs environnementaux peuvent avantager et sélectionner l'une ou l'autre stratégie. Chez une espèce d'Australie qui produit des reines qui font de l'ICF mais aussi des ouvrières qui peuvent se reproduire et font de la fission, on retrouve plus de fissions dans les régions sud tempérées que dans les régions tropicales nord dûes à des conditions environnementales plus dures favorisant la DCF (Molet, Baalen & Peeters, 2008). De plus, les reines sont produites en moins grande quantité mais de meilleure qualité (Molet *et al.*, 2008). Au Japon, il y a plus de colonies fondées par DCF en altitude où les températures sont basses par rapport aux plaines chez *M. nipponica* (Cronin *et al.*, 2020). Les zones froides sont souvent hostiles aux espèces de fourmis dûes à des limitations physiologiques qui augmenteraient la mortalité des reines seules. Il serait donc plus avantageux dans ces conditions de fonder une nouvelle colonie accompagnée d'ouvrières notamment parce que la bonne saison est plus courte. L'apport d'ouvrières permet d'accélérer la croissance. D'autres conditions stressantes comme la sécheresse sélectionnent la fission comme chez *Chalaner sp.* (Briese, 1983). La fragmentation de l'habitat semble également jouer un rôle. On retrouve plus de DCF dans les habitats

isolés et fragmentés que dans les forêts continues chez *Leptothorax sp* probablement dûes au risque de disperser dans un environnement hostile (Heinze, 1993).

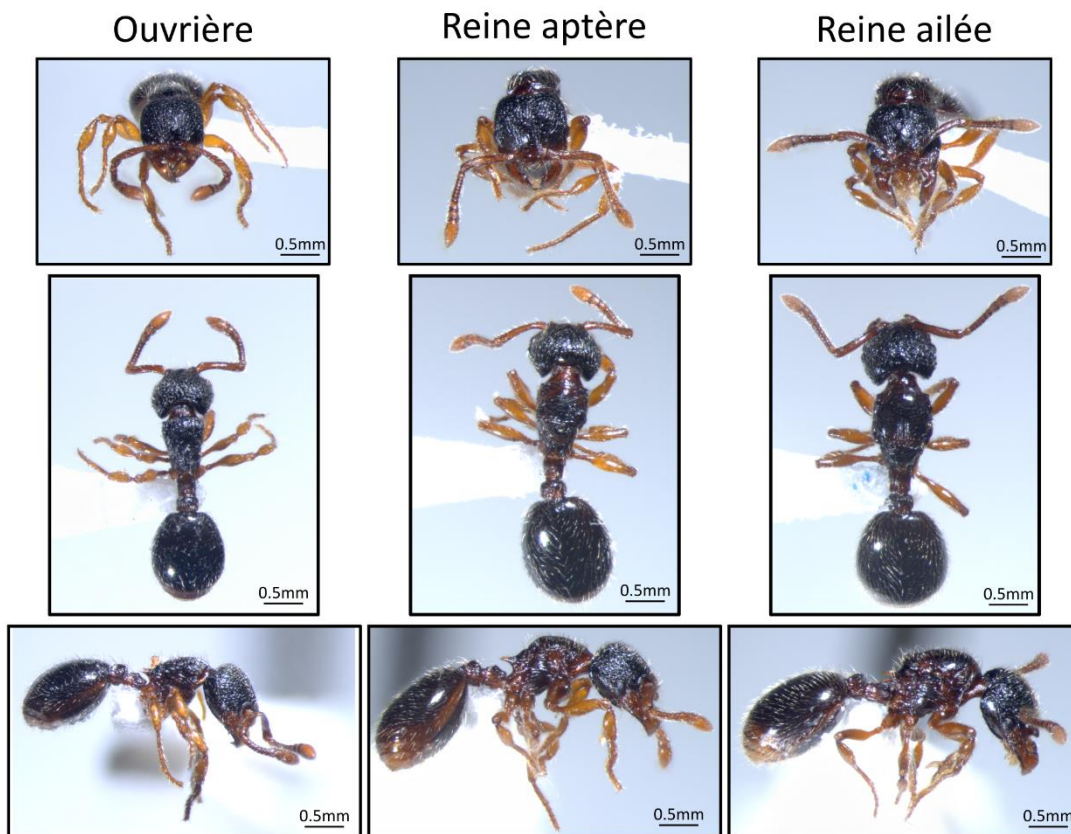
### *Myrmecina graminicola*

*M. graminicola*, autrement nommée la fourmi graminicole, est une espèce de fourmis de la zone géographique ouest-paléarctique décrite en 1802 par Latreille et est présente partout en France. Cette espèce a plusieurs intérêts particuliers pour cette étude.

Pour commencer, elle est présente dans des milieux continus comme dans des milieux beaucoup plus fragmentés comme les villes, ce qui la rend intéressante pour l'étude de l'effet de la fragmentation de l'habitat. En effet, son habitat est varié mais plutôt inféodé au milieu humide, des forêts humides aux zones urbaines en passant par les landes au bord de la mer ou les paysages agricoles comme les vignes (Buschinger & Schreiber, 2002; Groc *et al.*, 2007; Hacala *et al.*, 2021; Ješovnik & Bujan, 2021; Giannetti *et al.*, 2021). Elle niche sous les mousses, sous les pierres ou directement dans le sol. Elle vit presque uniquement dans le sol ou dans la litière. La composition de ses hydrocarbures cuticulaires est adaptée à cette vie souterraine en étant principalement composé d'alkadiènes et d'alkatriènes (Lenoir *et al.*, 2018). En effet, ils pourraient servir de protection contre les micro-organismes, ils réduisent également l'imperméabilité de la cuticule ce qui l'oblige à rester dans des milieux humides (Lenoir *et al.*, 2018). Son nid souterrain est composé d'une ou quelques chambres simples sans structure complexe (Buschinger & Schreiber, 2002; Buschinger *et al.*, 2003). La colonie est peu populeuse, de quelques dizaines d'individus à une grosse centaine (Buschinger & Schreiber, 2002, observations personnelles). Les colonies fondées par fondation indépendante sont monogynes (une seule reine) tandis que les colonies fondées par fission peuvent être monogynes ou polygynes (plusieurs reines) (60% de la première et 40% de la deuxième) (Buschinger & Schreiber, 2002). Elle se nourrit d'arthropodes vivant dans le sol mais également de nourriture sucrée en laboratoire. Elle est notamment connue pour son comportement original d'échappement aux prédateurs en se mettant en boule (Grasso

*et al.*, 2020). Le comportement sexuel a été décrit chez cette espèce où les reines font un appel sexuel en déposant une goutte de phéromone ce qui attire les mâles (Buschinger, 2003; Buschinger *et al.*, 2003). Les mâles sont capables de voler sur de longues distances et en hauteur par rapport au sol (Buschinger, 2003). La copulation dure entre 40 et 60 secondes et l'arrachage des ailes pour les reines ailées arrive rapidement après (Buschinger, 2003). Cette espèce est intéressante car elle se maintient et se reproduit facilement en laboratoire (Buschinger & Schreiber, 2002; Buschinger, 2003) et elle est facilement échantillonnable par la méthode des winklers (Tista & Fiedler, 2011).

*M. graminicola* a un autre intérêt pour l'étude de la dispersion : elle a un polymorphisme de dispersion important en dispersant et fondant une nouvelle colonie par les deux stratégies : la fondation indépendante et la fission. Elle produit donc les deux morphes de reine, ailée et aptère (Figure 5). Les deux morphes peuvent coexister dans une même population (Buschinger *et al.*, 2003 ; Chapitre 3). Les deux types de reine ont la même taille mais ont une morphologie légèrement différente notamment pour le thorax (Figure 5). Le thorax des reines aptères est moins développé probablement dû à l'absence de muscles alaires et peut varier entre un thorax ressemblant à celui des ouvrières vers un thorax ressemblant à celui des reines ailées (Buschinger & Schreiber, 2002). Le principal critère morphologique distinguant les ouvrières et les reines aptères est la taille du corps et des yeux qui est la même que les reines ailées pour les reines aptères (Buschinger & Schreiber, 2002). Le nombre d'ovarioles est le même entre les deux morphes de reines, supposant que la fécondité est la même, et est supérieure aux ouvrières (Buschinger & Schreiber, 2002). Concernant la distance de dispersion il n'y a pas de données pour les reines de *M. graminicola*. En se basant sur la corrélation entre taille des reines et distance de dispersion, les reines ailées devraient disperser de quelques centaines de mètres (Helms, 2018). Nous pouvons faire l'hypothèse que la dispersion des reines aptères est inférieure et devrait se situer autour de quelques mètres à quelques dizaines de mètres.



**Figure 5** : Les différentes castes chez *Myrmecina graminicola* montrant les différences morphologiques. Les reines ailées arrachent leurs ailes après l'accouplement.  
Crédits : Angélique Bultelle

Aucun facteur environnemental n'a été détecté pour déterminer le morphe de la reine (Buschinger & Schreiber, 2002). Cependant, des expériences de croisements entre des reines et des mâles issus de colonies des deux stratégies montrent que le déterminisme de la stratégie est génétique (Buschinger, 2005). Les colonies avec une reine ailée produisent uniquement des reines ailées ou uniquement des reines aptères tandis que les colonies avec une reine aptère produisent soit les deux morphes soit des reines aptères. Cela sous-tendrait que c'est un locus à 2 allèles (*gyn* et *int*, avec *int* dominant) qui contrôlerait le déterminisme. Les reines ailées sont homozygotes *gyn/gyn* tandis que les reines aptères sont soit homozygotes *int/int* soit hétérozygotes *gyn/int*. Une étude menée par un autre doctorant confirmerait ce déterminisme génétique. Il n'y a pas plus de données concernant cette espèce. Cependant, l'espèce sœur japonaise *Myrmecina nipponica*, étant également polymorphe dans les stratégies de dispersion,

est un petit peu plus étudié et devrait nous communiquer des informations extrapolables pour *M. graminicola* (BOX 3).

**BOX 3 : *Myrmecina nipponica***

*M. nipponica* fait également les deux stratégies de dispersion et les colonies font la même taille que *M. graminicola*. Chez *M. nipponica*, la largeur de la tête est la même entre les deux morphes de reine mais est plus grande que celle des ouvrières ce qui est cohérent avec ce que l'on trouve chez *M. graminicola*. Le nombre d'ocelles est plus important chez les reines ailées par rapport au reines aptères. Il n'y a pas d'ocelles chez les ouvrières (Ohkawara *et al.*, 1993). Les yeux sont plus grands chez les reines ailées (Miyazaki *et al.*, 2005). Les reines aptères font 55% du poids sec des reines ailées. Puisqu'elles font la même taille, cela suggère qu'elles contiennent moins de réserves énergétiques et sont incapables de faire de la fondation solitaire. Elles sont donc plus économiques à produire ce qui devrait également être le cas chez *M. graminicola* (Murakami, Ohkawara & Higashi, 2002). Le nombre d'ovarioles est également le même entre les deux morphes (Murakami *et al.*, 2002). Comme chez *M. graminicola*, le thorax est différent entre les ouvrières, les reines aptères et les reines ailées (Miyazaki *et al.*, 2005). Les colonies qui fissionnent sont formées d'en moyenne 2.9 ouvrières (de 1 à 4) (Murakami, Wang & Higashi, 2000). La taille de la colonie n'influence pas la survie des larves ni le sexe-ratio chez cette espèce mais la quantité de nourriture augmente la production de reines (Kikuchi, Yoshioka & Azuma, 2002). *M. nipponica* est monoandre (Murakami *et al.*, 2000). *M. nipponica* est spécialisée dans la prédation d'acariens oribatides avec une adaptation comportementale et morphologique et se nourrit de pleins d'arthropodes du sol (Masuko, 1994).

## Objectifs

Cette thèse a pour objectif d'étudier l'effet de la fragmentation de l'habitat sur l'évolution de la dispersion et sur la réponse des communautés de fourmis à l'aide d'une approche intégrative mêlant théories, observations et expérimentations à plusieurs échelles, de la population à la communauté. Je me suis particulièrement intéressé à l'espèce de fourmis *Myrmecina graminicola* qui présente un polymorphisme de dispersion important ainsi qu'aux communautés de fourmis des forêts d'Ile-de-France et des parcs Parisiens.

Le premier axe est une étude théorique de l'évolution de la dispersion face à la fragmentation de l'habitat. L'objectif est de poser un premier cadre théorique à cette thèse sur l'évolution de la dispersion en contexte de fragmentation de l'habitat et ainsi identifier des scénarios possibles et des prédictions testables. Je me suis plus particulièrement intéressé au compromis compétition/colonisation et à son impact sur les prédictions de l'évolution de la dispersion dans un paysage fragmenté. J'ai également regardé l'impact de la structuration de la fragmentation (agrégation) et la maintenance des métapopulations à travers le secours évolutif. La principale hypothèse est que la fragmentation de l'habitat augmente la dispersion dans un contexte de compromis compétition/colonisation. En effet, la fragmentation de l'habitat permet aux stratégies colonisatrices d'atteindre des fragments que les stratégies compétitrices ne peuvent pas atteindre ce qui aurait pour effet une augmentation de la dispersion moyenne dans le paysage. L'agrégation de l'habitat favorable diminue la quantité de fragments isolés favorables à la stratégie colonisatrice ce qui aurait pour effet une baisse de la dispersion moyenne dans la grille.

Le deuxième axe est une étude expérimentale qui vise à comprendre l'impact de la présence et du nombre d'ouvrières sur la valeur sélective (croissance et survie) de cette espèce. Cette espèce ayant une variation dans sa capacité de dispersion, l'objectif est d'étudier si cette variation est dans un compromis avec ses capacités de compétition lors de la dispersion et de la fondation d'une nouvelle colonie. L'intérêt de cet axe est de comprendre si cette espèce se place dans les conditions de l'axe 1 afin de tester les prédictions. Nous nous attendons que la présence des ouvrières ait un impact positif sur

la croissance et la survie de la fondation car elles permettent d'aller chercher de la nourriture et de s'occuper du couvain, énergie que la reine n'aura pas à dépenser. Nous nous attendons également que l'augmentation du nombre d'ouvrières accompagnant la reine augmente ces effets.

Le troisième axe est une étude observationnelle sur l'impact de la fragmentation sur la stratégie de dispersion de *M. graminicola* en comparant les populations forestières (paysage peu fragmenté) aux populations urbaines (paysage très fragmenté). L'objectif de cette partie est de valider ou d'invalider les résultats obtenus avec le modèle théorique afin de comprendre quelles forces évolutives, entre l'hétérogénéité spatiale liée aux coûts à la dispersion ou la compétition entre apparentés, façonnent le polymorphisme de dispersion chez cette espèce de fourmis. En suivant les prédictions théoriques, nous nous attendrions à une baisse de l'ICF et donc une augmentation de la DCF dans les forêts par rapport aux villes. Cependant, les coûts liés à la dispersion sont très importants en villes pour les fourmis, que ce soient les routes ou les bâtiments ce qui aurait pour effet une contre-sélection de l'ICF en paysage urbain. Les coûts à la dispersion n'ayant pas été modélisés dans le modèle théorique, nous nous attendons plutôt à la deuxième hypothèse.

Pour finir, le dernier axe est une étude observationnelle de la réponse des communautés de fourmis à la fragmentation de l'habitat en comparant les communautés forestières et urbaines. Je me suis intéressé à la richesse spécifique et à la composition en espèces. Cet axe a pour objectif de passer à l'échelle supérieure pour comprendre si la fragmentation de l'habitat, qui a un effet au niveau populationnel chez *M. graminicola*, a également un effet au niveau des communautés d'espèces de fourmis vivant dans le même habitat que notre espèce. Nous nous attendons à ce que diversité alpha, c'est-à-dire la richesse spécifique, baisse avec la fragmentation de l'habitat et donc nous devrions observer moins d'espèces en ville que dans les forêts. De plus, les communautés de fourmis devraient être différentes.





## Évolution de la dispersion et maintien des métapopulations fragmentées

L'objectif de ce chapitre est de poser des bases théoriques sur l'évolution de la dispersion dans le contexte d'un habitat fragmenté. Il étudie particulièrement l'impact du compromis compétition/colonisation sur les prédictions connues sur l'hétérogénéité spatiale. Deux variables sont étudiées : la quantité d'habitats disponibles (que l'on appelle fragmentation dans ce chapitre) et la structuration spatiale de ces habitats (que l'on appelle agrégation). Pour cela, j'utilise un modèle de métapopulations, spatialement explicite et individu-centré codé sous R. Plusieurs problématiques sont posées :

- Quel est l'effet d'une augmentation de la fragmentation de l'habitat sur l'évolution de la dispersion lorsque le niveau de fragmentation est fixe dans le temps ?
- Quel est l'effet de l'agrégation de cette fragmentation sur l'évolution de la dispersion ?
- L'évolution de la dispersion permet-elle de prévenir l'extinction des populations lorsque la fragmentation de l'habitat augmente dans le temps ?

**TITLE:** Evolution of dispersal and the maintenance of fragmented metapopulations

**AUTHORS:** Basile Finand, Thibaud Monnin, Nicolas Loeuille

Sorbonne Université, Université Paris Cité, Université Paris Est Créteil, CNRS, INRAE, IRD, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618), 75005 Paris, France

*Submitted to PCI Ecology*

<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.06.08.495260v1>

**ABSTRACT:**

Because it affects dispersal risk and modifies competition levels, habitat fragmentation directly constrains dispersal evolution. When dispersal is traded-off against competitive ability, increased fragmentation is often expected to select higher dispersal. Such evolutionary effects could favor the maintenance of the metapopulation by fostering spatial rescue effects. Using an evolutionary model, we first investigate how dispersal evolves in a metapopulation when fragmentation and aggregation of this fragmentation are fixed. Our results suggest that high fragmentation indeed selects for dispersal increase, but this effect is largely reduced in aggregated landscapes, to the point of being nonexistent at the highest aggregation levels. Contrasted dispersal strategies coexist at high fragmentation levels and with no or low aggregation. We then simulate time-varying fragmentation scenarios to investigate the conditions under which evolutionary rescue of the metapopulation happens. Faster evolution of dispersal favors the persistence of the metapopulation, but this effect is very reduced in aggregated landscapes. Overall, our results highlight how the speed of evolution of dispersal and the structuration of the fragmentation will largely constrain metapopulation survival in changing environments.

**Keywords:** Dispersal evolution, fragmentation, metapopulation, evolutionary rescue, spatial autocorrelation

## INTRODUCTION

Dispersal, defined as the movement of individuals associated with gene flows across space (Ronce, 2007), is a key process in ecology and evolution. It has important consequences for population dynamics, changes in species distribution, maintenance of genetic diversity and for local adaptation (Travis *et al.*, 2013). Habitat loss and fragmentation result in decreased population sizes and gene flows, which undermines population viability and ultimately species survival. In landscapes that include suitable and unfavorable patches of varied size and distribution, dispersal allows individuals to move between suitable patches thereby favoring the survival of the metapopulation through spatial rescue effects (Levins, 1969). In a source-sink context, dispersal increases spatial occupancy as source populations allow the persistence of peripheral sink populations through dispersal (Pulliam, 1988). The maintenance of sink populations is especially important in the context of current changes as source-sink hierarchies could change in time. Given such environmental changes, dispersal helps the survival of species by allowing them to follow suitable niche conditions, thereby playing a key role in range expansions (Phillips *et al.*, 2006).

Fragmentation creates spatial heterogeneities in several ways. It decreases the quantity of suitable habitat by decreasing the size and increasing the isolation of suitable patches, even though it increases their number (Fahrig, 2003). In our study, fragmentation is defined by the proportion of hostile vs. suitable locations (patches) and we systematically vary its degree of spatial aggregation. Dispersal evolution is affected by fragmentation, due to variations of various selective pressures. By definition, fragmentation increases spatial heterogeneity so that dispersing propagules encounter non-suitable patches more frequently. Theoretical and empirical studies suggest that such increases in dispersal costs and in spatial heterogeneity select decreased dispersal (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999; Schtickzelle, Mennechez & Baguette, 2006; Bonte *et al.*, 2006; Cheptou *et al.*, 2008; Duputié & Massol, 2013). While such a counterselection of dispersal was originally highlighted in theoretical models (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999), empirical evidence for such effects has accumulated in recent years, for a large variety of species, from the weed *Crepis sancta* (Cheptou *et al.*,

2008), to the butterfly *Proclissiana eunomia* (Schtickzelle *et al.*, 2006) and the wolf spider *Pardosa monticola* (Bonte *et al.*, 2006). Fragmentation however also increases inbreeding, kin competition or temporal variation of the environment and all of these components usually select for higher dispersal abilities (Hamilton & May, 1977; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Matthysen, Adriaensen & Dhondt, 1995; Gandon, 1999; Duputié & Massol, 2013; Cote *et al.*, 2017; Tung *et al.*, 2018; Oldfather *et al.*, 2021). In addition to the modulation of overall dispersal levels, fragmentation can also, under certain conditions, maintain contrasted dispersal strategies simultaneously. Previous investigations suggest that such a dispersal polymorphism evolves under high fragmentation and high aggregation, with dispersing and non-dispersing individuals coexisting within the same population (Bonte *et al.*, 2010). It principally appears because aggregation produces a coexistence of many small patches and few large patches (Parvinen, 2002; Massol *et al.*, 2011; Parvinen *et al.*, 2020), or due to edge effects that select low dispersers at the edge and high dispersers in central places (Travis & Dytham, 1999).

While these previous studies consider dispersal as an isolated trait, it is now widely recognized that evolutionary changes in dispersal most often imply variations in phenotypic traits that constrain other ecological interactions (Raffard *et al.*, 2022). It has been highlighted that when colonization abilities are traded against competitive abilities, coexistence of a large number of strategies is possible along this hierarchy (Tilman, 1994). Such a trade-off could for instance occur because given a fixed quantity of energy, allocation could produce a large number of small propagules (colonizer) or few large propagules (competitor) (eg, Smith and Fretwell, 1974; Geritz *et al.*, 1999). For example, the weed *Crepis sancta* produces small and/or large seeds. Small seeds have high wind dispersal due to their lightweight but low competitiveness due to low resource storage. In contrast, large seeds have restricted dispersal due to their weight but contain more resources (Cheptou *et al.*, 2008). In social insects, dispersal and reproduction could follow from the production of many isolated queens that fly large distances and have high mortality or through the split of the colony in a few propagules that usually disperse on short distances but may be more efficient at gathering resources when founding the

new colonies (Cronin *et al.*, 2013, 2016a). Fragmentation affects strategies along the competition-colonization trade-off in different ways. First, it directly lowers the average density at the metapopulation level, thereby changing competitive pressures. Second, it creates isolated patches that act as a positive filter for the best dispersers. To our knowledge, only one study considers how this competition/colonization trade-off affects the dispersal strategies selected by fragmentation (Tilman *et al.*, 1994). This study shows that in a spatially variable environment with an increase of fragmentation, the more competitive (and thus the less dispersive) strategies disappear first, so that high dispersal strategies are selected.

Such results are obtained without considering explicit spatial structures as the position of patches is not accounted for in Tilman *et al.*, 1994 (mean field approximation). Fragmentation of the environment can however be an aggregated process, as human activities such as urban development or agricultural exploitation are often concentrated in specific locations. A previous work on metapopulations shows that the structuration of habitat heterogeneities is crucial to study metapopulation responses to fragmentation (Hiebeler, 2000). When environmental heterogeneities are spatially correlated (aggregation), predictions based on mean-field approximation are often qualitatively incorrect when compared to spatially explicit approaches (Hiebeler, 2000). In contrast, mean-field approximations yield correct results in the case of randomly distributed fragmentation. Leaving out the competition/colonization trade-off, the importance of aggregation in the evolution of dispersal is highlighted by various studies. For example, in the context of correlated extinctions, empirical work on the spider mite *Tetranychus urticae* and an associated theoretical model show a selection for long-distance dispersal and a decrease of local dispersal compared to spatially random extinctions (Fronhofer *et al.*, 2014). Travis and Dytham (1999) found a decrease in dispersal with increased fragmentation, but an increase in dispersal with higher aggregation. The risk to disperse outside of a large aggregate of suitable patches and into a hostile environment is indeed lowered, so that aggregation modulates dispersal costs. Similarly, (Bonte *et al.*, 2010) found a decrease of local and global dispersals with the increase of fragmentation, and demonstrates that decreasing aggregation has the

contrasted effect of decreasing local dispersal and increasing global dispersal. To summarize, the study that considers variations of dispersal strategies along a competition/colonization trade-off in fragmented habitats use a spatially implicit (mean field) approach, while others use spatially explicit landscapes but ignore possible competition/colonization trade-offs. The goal of our study is therefore to integrate both aspects, that is to study the evolution of dispersal along the competition/colonization trade-off given a spatially explicit structuration of the habitat.

Understanding this dispersal evolution has immediate consequences to better predict the maintenance of metapopulations. For instance, a selected increase in dispersal favors the exchange of individuals between patches and the colonization of empty patches (spatial rescue). Extinction may also be prevented when natural selection favors adapted traits, i.e. evolutionary rescue (Gomulkiewicz & Holt, 1995; Carlson *et al.*, 2014; Bell, 2017). Here, an evolutionary increase of dispersal distances could avoid a population extinction in a climate change context (Boeye *et al.*, 2012) or in a context of high mortality (Heino & Hanski, 2001). Given a temporally increasing fragmentation, natural selection may favor high dispersal, as the availability of empty and isolated patches constantly increases. Because only highly dispersive strategies can reach them, such isolated patches act as filters that favor high dispersal (Heino & Hanski, 2001). Consistent with this theoretical prediction, a temporal increase of fragmentation led to higher dispersal in *Drosophila melanogaster* experiments (Tung *et al.*, 2018). Conversely, if evolution were to lead to less dispersal, it would potentially decrease metapopulation persistence (Gyllenberg *et al.*, 2002). The implication of the evolution of dispersal for metapopulation persistence in a world that becomes increasingly fragmented is therefore an important, unresolved issue.

Using metapopulation simulations, we studied how the spatio-temporal structuration of fragmented environments acts on dispersal evolution given a competition/colonization trade-off. First, we fixed fragmentation and aggregation levels and investigated how dispersal evolved. Second, we varied fragmentation over time to test whether dispersal evolution can prevent extinction (evolutionary rescue), under various rates of evolution of dispersal. We hypothesize that, in a fixed environment,

higher fragmentation selects for an increase in dispersal because more empty patches will become available to colonizers and inaccessible to competitors. In addition, competition could be relaxed in fragmented landscapes as the average occupancy is lowered. However, if the fragmentation is aggregated, large groups of suitable patches could persist in the landscape. Such a situation is favorable to competitors and should decrease the selection toward lower dispersal or lead to dispersal polymorphism with competitors dominating aggregated patches while colonizers remain favored in isolated patches. When fragmentation increases over time, we hypothesize that the occurrence of evolutionary rescue depends on the speed of evolution of dispersal, which needs to be faster than the speed of fragmentation to counterbalance its effects.

## **MATERIAL AND METHODS**

We used R 3.6.2 for simulations and analysis. Our simulations consider a spatially explicit environment consisting of a grid of 50x50 patches wrapped into a torus to avoid edge effects (Fig. 1). Each patch can be in one of three possible states: unsuitable, suitable, and empty or suitable and occupied. Only suitable and empty patches are available to dispersing individuals. Importantly, we define fragmentation as the percentage of unsuitable patches. This definition of fragmentation is classically considered in the literature and is directly linked to other components often used to describe fragmentation such as the number of independent patches, their size or their isolation (Fahrig, 2003). For a given level of fragmentation, we independently vary the degree of aggregation of unsuitable patches. Examples of landscapes can be found in the upper left part of Fig. 1. Unsuitable patches are distributed randomly or with a set percentage of aggregation (created with a fractal Brownian motion) using the *NLMR* and *landscapetools* package (Sciaini *et al.*, 2018). A higher aggregation means that a suitable patch is more likely to be close to another one compared to the random expectation.

Individuals are characterized by two traits: colonization and competition capacities (both integer values) directly linked through the colonization/competition

trade-off. Each time step is divided in three parts: colonization, competition and extinction (see Fig. 1).

- (1) Colonization. The colonization capacity defines the radius (number of patches) of the area around the individual where its offsprings are dispersed. We assume that offspring will potentially colonize all empty but suitable patches within this range. This implicitly assumes that individuals with larger colonization capacity are not limited by the number of offspring they produce. This assumption is not biologically unrealistic. For a given amount of energy devoted to reproduction, colonizer strategies could be based on small but numerous propagules while competitive strategy would rely on a few bigger propagules (Smith & Fretwell, 1974). Plant species can for instance produce a lot of small seeds that, being light, could disperse far or few big seeds that disperse near (Cheptou *et al.*, 2008). Such a trade-off is not restricted to plants and could also apply to various animal species. Consider, for example, ant species. Some species produce new queens that disperse alone by flying, whereas others produce new queens that disperse with a group of workers by walking. In the first case, the dispersing propagule is made of a single queen and has a long-distance dispersal while in the second case, the dispersive propagule encompasses not only the queen, but also all accompanying workers, so that its energy cost is high. In the first case, the mother colony produces a lot of new queens which is not the case in the second (Cronin *et al.*, 2013).
- (2) Competition. We assume that only empty suitable patches can be colonized by propagules. Given that individuals fill all suitable surrounding patches with their offspring, suitable empty patches are often reached by several offspring simultaneously. We then assume that the competitive hierarchy favors the strategy that has the smallest dispersal distance (competition-colonization trade-off, lower part of Fig. 1). The surviving individual inherits the dispersal strategy of its parents, except in the case of rare mutation events. When mutation occurs, the dispersal range of the mutant individual is enhanced or reduced by one cell, with equal probability. We assume that established



individuals (ie, occupied patches) cannot be displaced by incoming propagules, regardless of their traits.

- (3) Extinction. We assume that extinction probability does not depend on the dispersal trait. Occupied suitable patches therefore become empty (but still suitable) with a fixed probability  $e$  at each time step ( $e=0.05$ ).

Each landscape is populated, at the beginning of the simulation, with ten populations that are randomly distributed on suitable patches. These populations are assumed to be highly dispersive (colonization capacity of twelve). We verified that initial conditions (number of populations and initial colonization capacity) do not affect the equilibrium outcome (Supplementary information Figure 1).

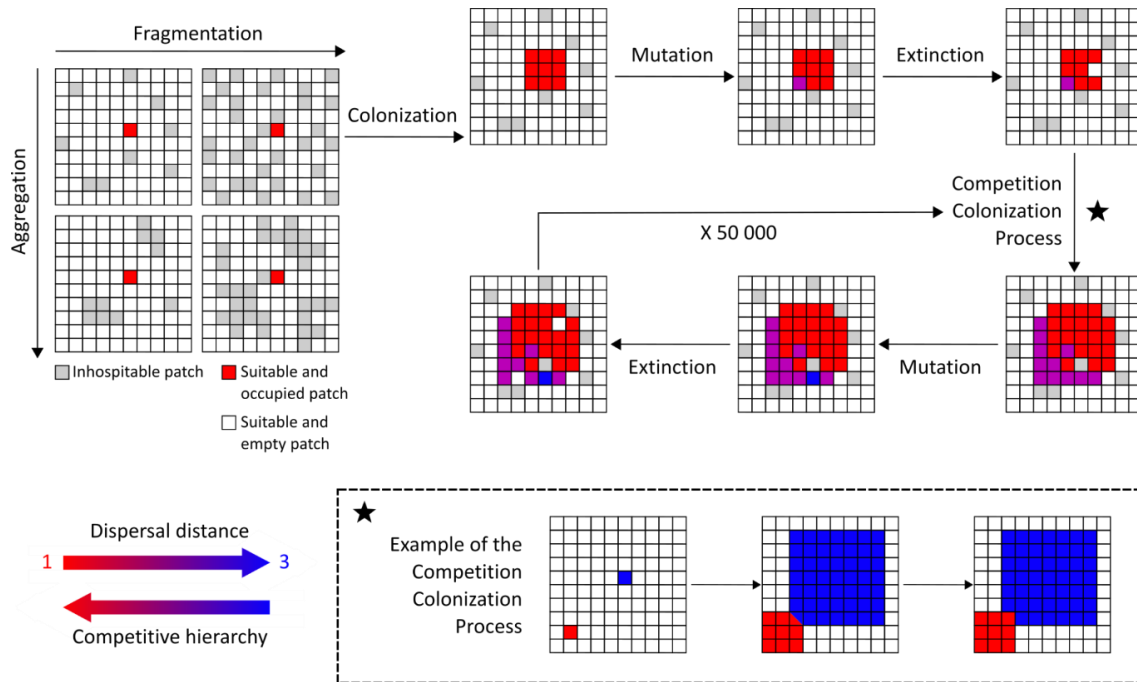
#### *Scenario 1: Evolution of dispersal in fixed fragmented landscapes*

In the first scenario, we fix the landscape and study how dispersal evolution depends on the levels of fragmentation and aggregation. Fragmentation corresponds to a specified percentage of unsuitable patches (i.e. 0, 20, 40, 60, 80, 90, 95 or 99% of patches are assumed unsuitable). These unsuitable patches are aggregated at varying degrees (0, 20, 40, 60, or 80%). Twenty different landscapes are generated for each combination of fragmentation and aggregation. The mutation rate is set at 0.1. Each simulation lasts 50 000-time steps. Because simulations are stochastic, they never reach a completely stable equilibrium, but we checked that 50 000 time steps allowed the system to reach a stable regime that can be characterized (see examples of simulations on Fig. 2b,c,d). We record the mean dispersal capacities of individuals during the simulation and the occupancy of each dispersal strategy.

#### *Scenario 2: Evolutionary rescue under progressively increasing fragmentation*

In the second scenario, we progressively increase the level of fragmentation over time. We systematically manipulate the rates of fragmentation and of mutation to investigate conditions under which dispersal evolution can delay extinction. The grid is supposed to be fully suitable at the onset of the simulation and for the first 200-time

steps. We then progressively increase fragmentation until the metapopulation becomes extinct. As in the first scenario, the increase in fragmentation occurs with random or aggregated distributions of unsuitable patches (levels of aggregation: 0%, 10%, 20%, 40%, 60%, 80%). Rates of fragmentation correspond to the probability that a suitable patch becomes unsuitable within a given time step. We tested three rates of fragmentation (0.0001, 0.001, 0.01). As evolutionary rescue is construed as a race between the speed of the disturbance and the speed of adaptation (Gomulkiewicz & Holt, 1995), we also systematically manipulate the speed of evolution by considering different rates of mutation (0.001, 0.01, 0.1). We replicate each combination of aggregation, fragmentation rate and mutation rate forty times. We record the percentage of fragmentation at population extinction as an index of the resistance of the metapopulation to the disturbance. Higher values of this index show that evolution of dispersal allowed the metapopulation to survive higher levels of the disturbance. Evolutionary rescue occurs if metapopulations with evolution of dispersal resist higher disturbance levels than metapopulations without dispersal evolution. For each set of simulations, we also record the variations of dispersal strategies (occupancy of the various dispersal phenotypes) over time to identify the path that evolutionary rescue takes.



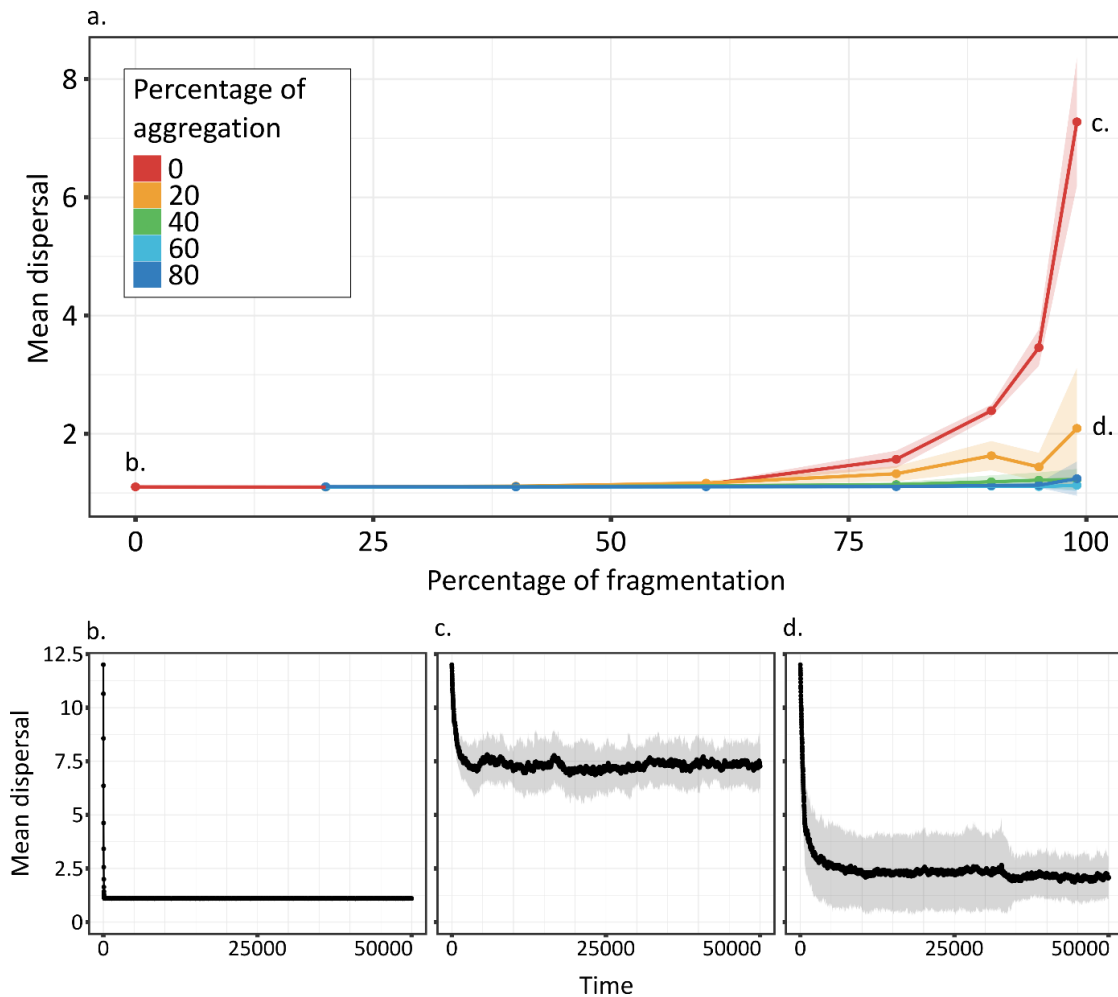
**Figure 1:** Illustration of a simulation in the context of the competition/colonization tradeoff in a fixed environment scenario. The box represents the competition/colonization process when two individuals arrive on the same patch.

## RESULTS

### *Evolution of dispersal in fixed fragmented landscapes*

Higher fragmentation selects for increasing mean dispersal distances. In non-fragmented landscapes, competitive strategies eventually dominate so that dispersal distance quickly evolves close to one (Fig. 2a and b). Such a strategy remains dominant for all low levels of fragmentation (0 to 60%). High dispersal is selected under higher fragmentation, especially strongly when fragmentation is random ( $7.27 \pm 1.08$  patches at 99%, red line in Fig. 2a, see also Fig. 2c), which is congruent with Tilman *et al.* (1994). However, adding aggregation strongly decreases this selection effect. For instance, a little bit of aggregation (20%, orange line in Fig. 2a, see also Fig. 2d) suffices to lower the selected dispersal distance in very fragmented landscapes to  $2.09 \pm 1.02$  patches. Higher aggregation (40 to 80%) further decreases the selected dispersal distance, so that fragmentation hardly has any effect on selected dispersal when aggregation is high (blue

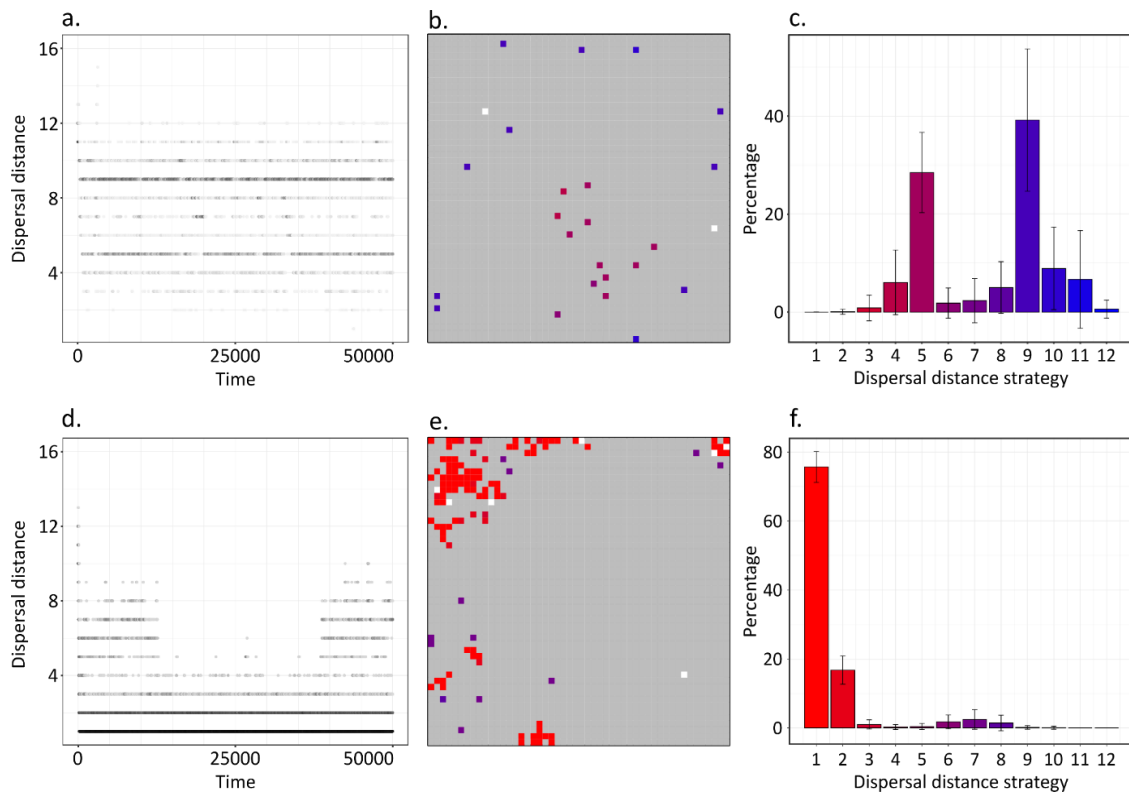
lines, Fig. 2a). Aggregation therefore qualitatively changes the results of mean field models (such as Tilman *et al.*, 1994).



**Figure 2:** Dispersal (mean  $\pm$  SD) at the end of simulations (at equilibrium) versus environment fragmentation and aggregation (a), and over time for the 20 replicates for conditions of no fragmentation and no aggregation (b), 99% of fragmentation and 20% of aggregation (c) or 99% of fragmentation and no aggregation (d).

*Evolution of polymorphism in fragmented landscapes.*

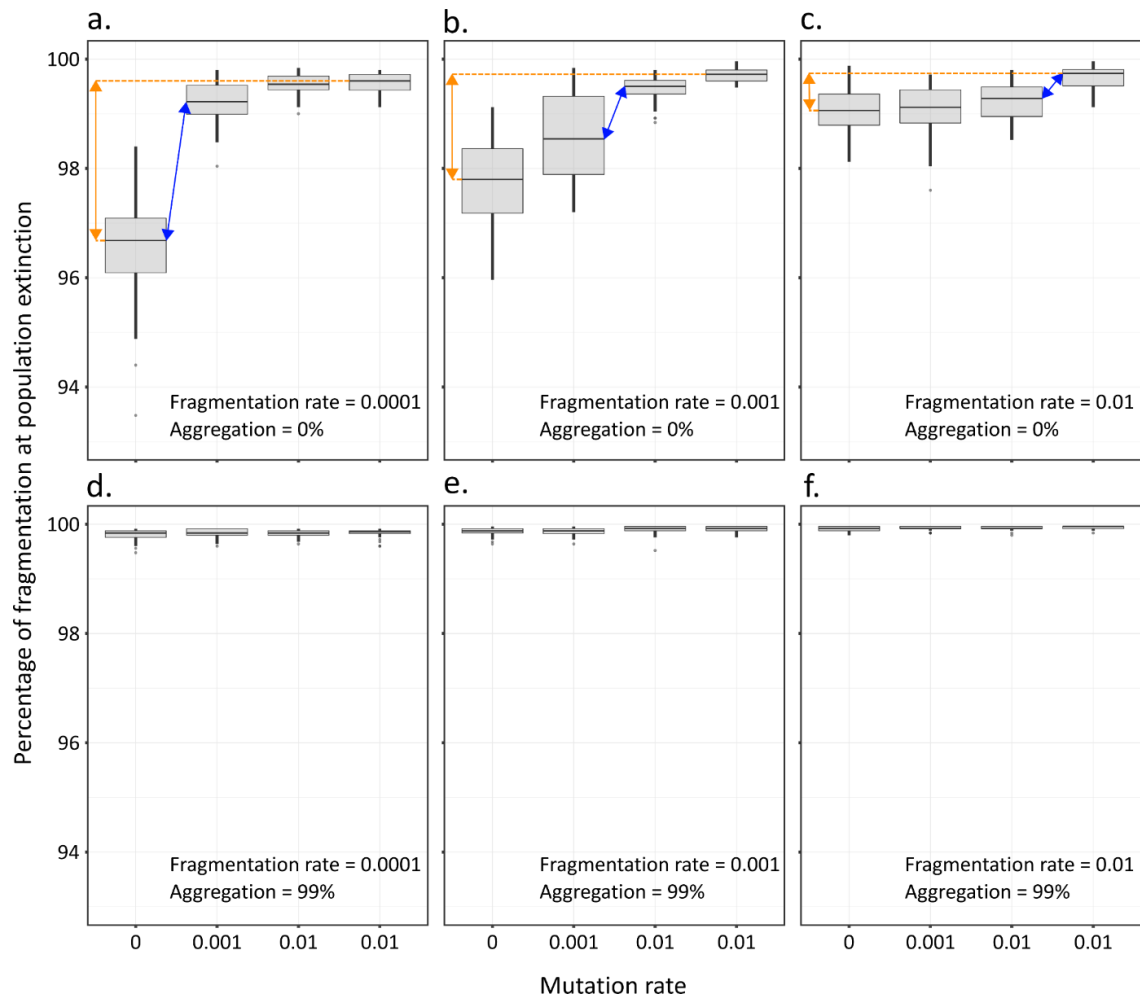
Beyond the observed variations in mean dispersal distances, the long-term variability of dispersal strategies also depends on fragmentation and aggregation. Particularly, when fragmentation is sufficient, we observe the coexistence of several dispersal strategies (polymorphism, Fig. 3). In all cases of polymorphisms, we observe similar patterns. Suitable patches that are close to one another sustain the less dispersive strategies, while isolated patches act as filters that favor the more dispersive strategies. The set of polymorphic strategies however vary depending on the relative positions of patches. For instance, given a very high fragmentation (99%) with no or little aggregation (20% or less), random few suitable patches are close to one another by chance (purple patches, Fig. 3b). Because the distances among these patches is still quite important, the dispersal strategy they sustain is still quite high (around 5). Other patches are more isolated (blue patches, Fig. 3c) and act as a selective pressure favoring very high dispersal distances (around 9). When fragmentation is slightly lower (80 to 95%) and aggregation slightly higher (20 to 40%), large aggregates of suitable patches occur in the landscape (red patches, Fig. 3e) and favor competitive strategies (dispersal distance around 1). The remaining suitable patches are isolated and favor a continuum of more dispersive strategies.



**Figure 3:** 2 examples of simulations showing dispersal polymorphism. (a) and (d) show the presence of dispersal strategies over time in two separate simulations. (b) and (e) represent the grid at the end of the corresponding simulations. (c) and (f) show the relative abundance of each strategy (mean percentage  $\pm$  SD) over the last 5 000-time steps. For (a) and (d) the intensity of black represents the proportion of each strategy for the given time. It is log-transformed for (d). For (b) and (e) grey patches are unsuitable, white patches are suitable and empty, and coloured patches are suitable and occupied by populations differing in dispersal strategies (ranging from low dispersal in red to high dispersal in blue). Dispersal strategies are similarly color coded in panels (c) and (f). The first row of panels (a-c) shows an example with two equally abundant dispersal distance strategies (dispersing at 5 and 9 patches). Conditions are fragmentation of 99% and no aggregation. The second row of panels (d-f) shows an example where one dispersal distance strategy (at 1.1 patches) dominates (fragmentation of 95% and aggregation of 20%).

*Evolutionary rescue under progressively increasing fragmentation*

When fragmentation increases over time, fast dispersal evolution allows a longer persistence of the metapopulation, i.e. an evolutionary rescue. Fig. 4 shows this evolutionary rescue as the difference (orange arrows) between the scenario with no evolution (mutation rate equal zero) and the three scenarios with more or less rapid evolution. Intuitively, evolutionary rescue occurs and is strongest when there is no aggregation, fragmentation rate is low, and mutation rate is high (mean difference of 3.04% between scenarios without and with evolution, Fig. 4a). Evolutionary rescue is largely decreased when fragmentation rate is higher (a difference of 0.63%, Fig. 4c). Variations in the potential of evolutionary rescue are not continuous. Rather, a threshold mutation rate can be identified relative to the fragmentation rate. Under our set of parameter values, evolutionary rescue occurs when the mutation rate is ten times higher than the fragmentation rate (Fig. 4a,b,c, blue arrows). Finally, we stress that aggregation largely constrains evolutionary rescue. No potential for evolutionary rescue can be identified in aggregated landscapes (Fig. 4d,e,f).



**Figure 4:** Percentage of fragmentation at population extinction versus mutation rate, fragmentation rate and aggregation. Orange arrows represent the difference of fragmentation at population extinction between no evolution and fast evolution. Blue arrows represent the steps between the two mutation rates where there is a difference in fragmentations at population extinction, i.e., where the mutation rate is ten times higher than the fragmentation rate.

## DISCUSSION

Our study shows an increase of dispersal capacities in fragmented landscapes in the context of competition/colonization trade-offs. Aggregation acts as an opposite force, as decreased dispersal is selected in more aggregated landscapes. At high fragmentation and low aggregation, different strategies can be selected and can coexist, with better competitors in aggregated patches and better colonizers in isolated patches.



Such an evolution of polymorphism allows a good global coverage of available space. When fragmentation increases with time, the rapid evolution of dispersal facilitates the survival of the metapopulation but this evolutionary rescue effect can only be observed in non-aggregated landscapes and when fragmentation rate is not too high.

The selection of more dispersive strategies in fragmented landscapes in a context of competition/colonization trade-offs is congruent with Tilman *et al.* (1994) which also relies on this trade-off. Other studies on the evolution of dispersal in spatially heterogeneous systems, but in the absence of a competition/colonization trade-off, show a reverse pattern, as dispersal is then counter selected because dispersal costs are enhanced by spatial heterogeneities (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999). This highlights that patterns of selection strongly depend on the trade-off structure associated with dispersal traits. Recent works highlight the importance of dispersal syndromes (Stevens *et al.*, 2014; Raffard *et al.*, 2022), i.e. the fact that dispersal traits may be directly coupled to traits defining ecological interactions. The competition/colonization trade-off falls within this category, as variations of dispersal are directly coupled to competition hierarchies. Our results therefore highlight how such a syndrome could lead, for some landscapes, to the selection of higher dispersal, while works that consider evolution of dispersal alone (eg, Hastings, 1983; Travis and Dytham, 1999) would produce the reverse pattern. Application of either framework of course depends on the types of organisms that are considered and whether dispersal traits are competitively costly.

We explain the selection of higher dispersal in fragmented landscapes by two mechanisms. First, fragmentation decreases overall occupancy, thus reducing the average competition level. The advantage of competitive strategies is therefore reduced. Second, fragmentation intensifies the strength of the competition for space which favors colonizers. Isolated patches in fragmented landscapes can only be exploited by highly dispersive strategies. Effects of fragmentation on mean levels of dispersal have led to contrasted results in empirical studies (Cheptou *et al.*, 2017). Our results of a selection of higher dispersal is for instance coherent with empirical studies of nuthatches (*Sitta europaea*) in Belgium (Matthysen *et al.*, 1995). Similarly,

metapopulation study of the Glanville fritillary in Finland shows that isolated patches of the metapopulation act as positive filters for the more dispersive strategies (Hanski *et al.*, 2004) and that this variation can be linked to allelic variations constraining flight metabolism (Haag *et al.*, 2005). Conversely, a decrease of dispersal at higher fragmentation levels has been observed in various animal or plant species (Schtickzelle *et al.*, 2006; Bonte *et al.*, 2006; Cheptou *et al.*, 2008). Spatial heterogeneity and competition decrease are two forces that act with opposite effects, the former decreasing dispersal (higher dispersal cost) while the latter increases it (decreased abundancies in fragmented landscapes, relax competition). The importance of each force varies among species and needs to be systematically considered to better predict changes in dispersal.

We found that aggregation largely reduces the selection of dispersal strategies, to the extent that such a selection cannot even be detected when aggregation is larger than 40%. This points out the importance of spatially explicit models. In a previous work, Hiebeler (2000) showed how mean field approximations provide accurate occupancy predictions for random fragmented landscapes, but not when aggregation exists. Similarly, we show here that while our results on dispersal evolution in random landscapes are coherent with mean field approximations (Tilman *et al.*, 1994), such approximations do not provide qualitatively adequate variations when aggregation takes place. We explain the reduction of dispersal due to aggregation by the fact that it favors the replacement of colonizers by competitors because of a high probability to find a favorable patch next to another favorable patch. The landscape is there continuous, so that competition is selected in such localities. Such a result is in line with Bonte *et al.* (2010) who found an increase of local dispersal (our competitive strategy) and a decrease of long-distance dispersal (our colonizer strategy) in aggregated fragmentation scenarios. We therefore completely agree with the necessity of spatially explicit approaches to better understand the dynamics of fragmented metapopulations (Hiebeler, 2000). Here, a simple mean-field approach would yield an overestimation of dispersal evolution and of associated evolutionary rescue effects.

We observe dispersal polymorphism when fragmentation is high and aggregation low to intermediate. Such landscapes contain a mix of large aggregates of patches and of isolated patches. The strategy favored in the aggregates of patches is more competitive, and the dispersal distance selected there depends on how loose the aggregates are. When aggregation produces continuous aggregates, the most competitive strategies are favored (dispersal distance close to 1, Fig. 3f), while when aggregates are looser, selected dispersal distances could be higher (Fig. 3f). In all cases, isolated patches favor more dispersive strategies. These results are coherent with previous theoretical studies that show how fragmentation can favor dispersal polymorphism. In particular, some of them showed that polymorphism is prevalent when few large patches (our patch aggregates) co-occur with small patches (our isolated patches) (Parvinen, 2002; Bonte *et al.*, 2010; Massol *et al.*, 2011; Parvinen *et al.*, 2020).

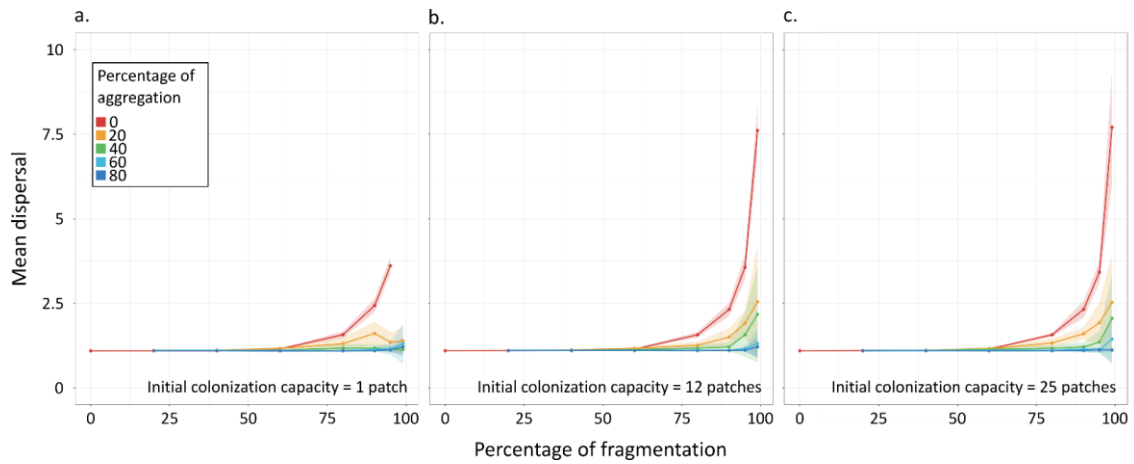
Evolutionary rescue can be construed as a race between speed of adaptation and of environmental deterioration. Hence, the faster the evolution and the slower the perturbation, the more likely the rescue. We observe that such expectations are met when fragmentation is random (no aggregation). Dispersal evolution delays the extinction of the population when fragmentation rate is low and mutation rate high. Fast selection of good dispersers then occurs. As these are adapted to occupy isolated patches, such strategies foster spatial rescue in the highly fragmented landscapes. Slow evolution would not allow that. At the onset of fragmentation, the grid is continuous, and mostly occupied by competitors. If fragmentation is too fast, there is no time for dispersers to appear and become selected and to fill isolated patches. Interestingly, our study shows that rescue happens as a threshold phenomenon, being only possible when mutation rates are higher (10 times higher in our model) than perturbation rates. No evolutionary rescue occurs when fragmentation is aggregated, for two reasons. First, aggregation delays extinction by itself even without evolution. Under high fragmentation and aggregation levels, suitable patches make small continuous groups that facilitate the local persistence of competitors. Second, in an aggregated context, dispersal evolution is absent or strongly constrained (blue curves on Fig. 2a) so that little evolutionary potential exists. In the absence of such an adaptive potential, evolutionary

rescue cannot act. Our results on the possibility of rescue through evolutionary changes of dispersal agree with former theoretical works where fragmentation either stemmed from climatic changes (Boeye *et al.*, 2012) or from heterogeneities in mortality (Heino & Hanski, 2001). While in the actual context of fast environmental changes, it may seem complicated for species to evolve quickly enough (10 times faster than the perturbation), several examples of fast evolution of dispersal in fragmented systems have been reported (reviewed in Cheptou *et al.*, 2017). Whether such evolutions are sufficient to affect long term metapopulation persistence is however unknown. The fact that evolutionary rescue does not happen here in aggregated landscapes also has important implications. The current fragmentation of habitats is a complex non-random process that may be frequently auto-correlated in space, therefore producing aggregated structures. For instance, the construction of additional urban areas next to existing urban areas creates aggregated landscapes. Studies from the Tabriz Metropolitan Area (Iran) show that the destruction of suitable habitats surrounding the cities result in the creation of aggregated non-suitable patches (Dadashpoor, Azizi & Moghadasi, 2019a, 2019b). Aggregation of fragmentation can also be linked to the displacement and development of agricultural activities. In Beijing City, China, landscape patterns show important and complicated changes in the distribution of urban and agricultural lands. Economic development expands cultivated land and construction into forests and grasslands resulting in aggregated and less diverse landscapes (Li *et al.*, 2017). We propose that when fragmentation happens in such aggregated ways, evolution will likely play a minor role in the maintenance of the metapopulation.

Our study highlights the importance of considering dispersal syndromes (here through the competition/colonization trade-off) and the structuration of habitat fragmentation to better understand how dispersal evolves in disturbed landscapes. We acknowledge that our model is quite simple and can only be used to provide baseline scenarios. For instance, fragmentation can create changes not only in competition intensity, but also in other community aspects (eg, presence of mutualists and enemies, see Cheptou *et al.*, 2017). While we simply focus on the colonization-competition trade-off, evolutionary changes can also involve other phenotypic traits. Colonization of empty

patches, usually free of conspecifics, could for instance lead to the fast evolution of intrinsic growth rates (Williams, Hufbauer & Miller, 2019). We hope that the results we present here will motivate efforts to better understand the multidimensionality of dispersal evolution and its implications for the future of biodiversity.

SUPPLEMENTARY MATERIALS



**Figure S1** : Dispersal (mean +/- SD) at the end of simulations (5 000 time steps) versus environment fragmentation, aggregation and initial colonization capacity. We started the simulation with 1 individual in the grid and with an initial colonization capacity of a) 1 patch b) 12 patches c) 25 patches. All simulations stop quickly for a percentage of fragmentation of 99%, a percentage of aggregation of 0% and an initial colonization capacity of 1 patch that explain the absence of data in a) red line. We observed that the initial colonization capacity and the initial number of populations on the grid do not change the outcomes of the model.



## Chapitre 2

---

### **Dispersion en groupe ou solitaire : impact de la présence et du nombre d'ouvrières lors de la fondation d'une colonie de fourmis**

Le chapitre 1 suggère une augmentation de la dispersion, lorsque celle-ci est dans un compromis avec la compétition, avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat. L'objectif de ce chapitre 2 est d'étudier s'il y a un compromis entre les capacités de colonisation et de compétition de la fourmi *Myrmecina graminicola*. Elle présente un polymorphisme de dispersion avec une stratégie fortement dispersive et une stratégie moins dispersive. Une différence majeure entre les deux pouvant exercer une influence sur la capacité de compétition, est la présence d'ouvrières lors de la dispersion de la deuxième stratégie. En accouplant des reines en laboratoire pour se mettre dans le contexte de fondation d'une nouvelle colonie (dernière phase de la dispersion), en les installant avec ou sans ouvrières et en faisant varier le nombre de celles-ci, plusieurs problématiques ont été posées :

- La présence d'ouvrières augmente-elle la valeur sélective, c'est-à-dire la survie et la croissance, des nouvelles colonies ?

- Le nombre d'ouvrières accompagnant la reine a-t-il une influence sur cette survie et cette croissance ?

- Est-ce qu'un compromis compétition/colonisation est suggéré chez cette espèce ?



**TITLE:** Group or solitary dispersal: worker presence and number favour the success of colony foundation in ants

**AUTHORS:** Basile Finand, Nicolas Loeuille, Céline Bocquet, Pierre Fédérici, Thibaud Monnin

Sorbonne Université, Université Paris Cité, Université Paris Est Créteil, CNRS, INRAE, IRD, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618), 75005 Paris, France

*Submitted to Journal of Animal Ecology*

**ABSTRACT:**

1. Dispersal strategies are highly variable. Each strategy is associated to specific costs and benefits, and understanding which factors favour or disfavour each strategy is a key issue in ecology and evolution.
2. Ants exhibit a strong polymorphism of dispersal and of colony foundation across species. Some species have winged queens that disperse solitarily and far by flight, and that found new colonies alone. Other species have apterous queens that disperse with workers over short walking distances, and that found new colonies as a group (colony fission). Comparing the costs and benefits of solitary vs. group dispersal is difficult when comparing different species, so that the putative benefits conferred by workers have not been studied and quantified.
3. We compared the success of solitary vs. group foundation using the ant *Myrmecina graminicola*. It is one of the few species that use both strategies. We used young queens that emerged and mated in the laboratory to set up foundations with one queen together with either zero, two or four workers, and we monitored the survival and growth of foundations over one year.
4. The presence of workers increased the survival and growth of colony foundations. In addition, more workers yielded higher growth. These results show the benefit of dispersing and founding in a group. This is, to our knowledge, the first study that quantifies the crucial role of workers during colony foundation by fission.

5. The presence of few workers (as little as two workers) was sufficient to provide benefits in *M. graminicola*, so that group foundation may not imply a dramatic decrease in the number of propagules produced in this species.
6. Our results support the hypothesis that the two strategies coexist along a competition-colonization trade-off, where solitary foundation by flying queens offers a colonization advantage while group foundation has a competitive advantage.

**KEYWORDS:** Ants, Competition-colonization trade-off, Group dispersal, Growth analysis, Solitary dispersal, Survival analysis

## INTRODUCTION

Dispersal is the movement of individuals that impacts gene flow through space (Ronce, 2007). It is a key process in ecology and evolution that affects population dynamics, species distribution, genetic diversity, and local adaptation (Travis *et al.*, 2013). It is costly in terms of energy, time, risks, and opportunities (reviewed in Bonte *et al.*, 2012). Alternative dispersal strategies differ in costs and benefits, such as when dispersing alone or in a group (also called budding or swarming). Typically, solitary dispersal allows dispersing farther (Cote *et al.*, 2010) but individuals suffer higher predation, body mass loss and stress (Maag *et al.*, 2019). Conversely, group dispersal dilutes predation (Olson *et al.*, 2013) and yields higher establishment success (Memmott *et al.*, 2005; Lange & Marshall, 2016), but competition for resources occurs between group members (Lodé *et al.*, 2021). In addition, in social organisms group dispersal (i.e. queens dispersing with workers) decreases the number of propagules a mother colony can produce compared to solitary dispersal (queens dispersing without workers).

Some studies have investigated the consequences of group dispersal, such as the emergence of cooperation or group living behaviour (Gardner & West, 2006; Rodrigues & Taylor, 2018), but very few have focused on the conditions favouring the evolution of group dispersal. These include theoretical works that show survival-related dispersal costs, relatedness between individuals, population density, availability of new sites and dilution of predation risks to be important (Olson *et al.*, 2013; Nakamaru *et al.*, 2014). For instance, group dispersal is favoured when it confers higher survival (Nakamaru *et al.*, 2014), as exemplified by Arabian gazelles (*Turdoides squamiceps*) where individuals that disperse in groups lose less weight than those dispersing alone (Ridley, 2012). High relatedness may also be an important factor, for instance in dispersing groups composed of a leader and followers where kin selection (Hamilton, 1964) promotes cooperation (Koykka & Wild, 2015). Local conditions such as population density, availability of new sites, spatial structure, disturbances, or availability of food are equally important (Jakobsen & Johnsen, 1988; Nakamaru *et al.*, 2014). Theory predicts that in colonial organisms (e.g. clonal plants, corals, ants), group dispersal over short distance is advantageous in environments where it is easy to find unoccupied spaces but is less

favourable in spatially-structured or disturbed environments, where long-distance (hence solitary) dispersal fares better by avoiding local overcrowding or by escaping disturbance (Nakamaru *et al.*, 2014). Low population density and high food availability produce little competition, and this favours group dispersal (Jakobsen & Johnsen, 1988; Nakamaru *et al.*, 2014). Another factor that may induce group dispersal is protection against predation. Group dispersal increases group vigilance (Treherne & Foster, 1981), decreases individual risk of being attacked (Treherne & Foster, 1981), produces active defence against the predator, confuses it and reduces its effectiveness (Jeschke & Tollrian, 2007), and saturates the functional response, which limits the effect of trophic regulation (Holling, 1959). Predator confusion is theoretically sufficient to create group behaviour during dispersal (Olson *et al.*, 2013). Empirically, solitary dispersers of the social spider *Stegodyphus sarasinorum* experience greater mortality due to predation (Parthasarathy & Somanathan, 2018), and once individuals have settled into a new environment group size is positively correlated with the number and/or survival of offspring in e.g. dwarf mongooses *Helogale parvula* (Rood, 1990), black-backed jackals *Canis mesomelas* (Moehlman, 1979), red foxes *Vulpes vulpes* (Macdonald, 1979) or various birds (Arnold & Owens, 1998).

Ants are good models to study the benefits and costs of solitary versus group dispersal. Firstly, as mentioned above, kin selection can favour group dispersal and ants from a given colony are typically highly related (Hamilton, 1964; Koykka & Wild, 2015). Secondly, there is variability in dispersal and colony founding strategies across species (reviewed in Cronin *et al.*, 2013). Some species perform solitary dispersal and foundation (called independent colony foundation). Their colonies produce many winged queens that disperse solitarily by flying over long distances and found a new colony alone. This strategy is characterised by the production of many propagules (i.e. founding queens), high dispersal, high mortality, and small incipient colonies (the solitary queen). Other species perform group dispersal and foundation (called dependent colony foundation or colony fission). Colonies produce few apterous queens that disperse over short distances by walking with a group of workers to found a new colony. This strategy has the opposite characteristics of producing fewer propagules (each apterous queen is

accompanied by workers), low dispersal, low mortality, and larger incipient colonies. The number of propagules and the dispersal distance of each strategy define its colonising ability and result from queen morphology, whereas survival and size of incipient colonies define its competitive ability and stem from the presence and number of workers. Ant species typically pursue either one strategy or the other, making it difficult to study their costs and benefits due to many other confounding factors varying among species. However, some ant species can produce both types of queens (Briese, 1983; Buschinger & Schreiber, 2002; Heinze, 1993; Ohkawara *et al.*, 1993) and are thus ideal models for understanding the benefits and costs of each dispersal strategy, including in terms of survival and growth of incipient colonies.

The presence and number of workers are the main determinants of the survival and growth of new colonies. Large colonies survive better than small ones (Cole *et al.*, 2022), yet very few studies have investigated the effects of workers on newly founded colonies. In the fissioning ant *Cataglyphis piliscapa* (formerly *C. cursor*), the number of workers allocated to and among new colonies may be highly variable (Chéron *et al.*, 2011). Workers vary markedly in size (worker polymorphism), and workers allocated to new colonies are larger on average than other workers (Cronin, 2016), which may increase the benefits they confer. In the Argentine ant *Linepithema humile*, which also reproduces only by colony fission, the presence and number of workers in artificially created colonies determined their survival and growth, although their effect levelled up at high numbers (Hee *et al.*, 2000). However, both *C. piliscapa* and *L. humile* found new colonies by fission only, which prevents testing the effects of the presence of workers on new colonies.

In this study, we investigate how the presence and number of workers at colony foundation impact the survival and growth of new colonies in the ant *Myrmecina graminicola*. This species uses both colony fission and independent foundation in the same populations (Buschinger *et al.*, 2003) and its queen polymorphism (winged vs apterous) is genetically mediated (Buschinger, 2005). We used young queens that emerged and mated in the laboratory to found new colonies with one queen and either no worker or a varied number of workers. We reared these colonies over one year and

measured their survival and growth, as a proxy of fitness. We hypothesised that the presence of workers increases colony survival and growth, and that more workers yield larger effects.

## **MATERIAL AND METHODS**

### *Colony sampling and production of sexuals*

Colonies were sampled between May and July 2020 and between 11:00 and 16:00 in 16 forests of Ile-de-France near Paris (France) (Figure S1, Table S1). Forests were 17 to 55 Km away from Paris, with closest and furthest forest pairs 6.7 to 99.9 Km apart, respectively. 102 colonies were found by lifting stones and mosses, under which they are known to occur (Buschinger & Schreiber, 2002), and by randomly digging in the ground. They were rapidly set up in the laboratory. 22 colonies had no queen, three had apterous queens and 77 had winged (dealated) queens. 76 colonies had one queen (monogyny) and four colonies had several queens (polygyny). Polygynous colonies consisted of one colony with 12 apterous queens and three colonies with several dealated queens each (Table S1). The reproductive status of queens (mated or virgin, egg-laying or not) was unknown, in particular in polygynous colonies. Hereafter, winged queens refer to queens born with wings, even though they may have cut off their wings and become dealated, and apterous queens refers to queens born without wings. We reared all queenright colonies until they started producing sexuals in August 2020.

Each colony was housed in a 12 x 12 cm box serving as a foraging area and containing a glass-covered nest dug out in a layer of plaster and a water tube (Figure S2). They were fed twice a week (see below). Only colonies with winged queens produced sexuals, and all new queens were of the winged morph. 12 colonies produced queens only, 18 produced males only, and 15 produced both queens and males. In addition, we found five new queens and 54 males that had escaped from their colonies and whose origin could thus not be ascertained. We discarded the new queen escapees but, owing to the scarcity of males, we used the male escapees. Sexual production amounted to a total of 444 queens and 152 males (F:M sex ratio of 2.92) (Table S1). We

considered that a male or female was sexually mature when it left the nest for the foraging area and tried to fly.

We used winged queens for all our treatments rather than winged queens for independent colony foundation and apterous queens for colony fission as occurs in nature. This is because of a combination of constraints and choices. First, only three of our field collected colonies had apterous queens and none produced new queens in the laboratory hence we had no new apterous queens to use. Second, our experiment seeks to test for an effect of worker presence and worker number on foundation survival and growth and using winged or apterous queens across treatments would have introduced an additional factor that would have needed to be accounted for. Using only one queen morph controls for this factor. Third, winged queens are not specifically adapted for founding colonies with workers and therefore our results will be conservative.

#### *Mating of sexuals*

We followed and adapted the protocol of Buschinger (2005) to mate our sexuals. We used mating boxes consisting of a 14.5 x 18.5 cm plastic box coated with fluon containing two cardboard bridges (1.5 cm width x 7 cm height) to promote flying of sexuals and a water tube. The sexuals from all our source colonies did not become mature simultaneously. Instead, they matured over several weeks, including within the same colony (Table S2). One mating box was set up for each colony producing new queens. Every day, all new queens and males present in the foraging area of their colonies were collected. Queens were moved to the mating box corresponding to their colony of origin. Males were divided among mating boxes, excluding the one corresponding to their colony of origin. Therefore, each mating box contained queens from one colony and a diversity of males from other colonies. Mating boxes were placed in the sun. Some matings were observed but it was impossible to visually confirm that all queens had mated. Queens were thus considered to be mated when they tore their wings off. 21 queens could not be used because they became sexually mature after the last male had died.

*Set up and rearing of colony foundations*

We set up 203 colony foundations in the laboratory following three treatments: queen alone to mimic independent colony foundation (n = 72 replicates), or queen assisted by two (n = 65) or four workers (n = 66) to mimic colony fission with different group sizes. Queens and assisting workers were from the same colony. We used two and four accompanying workers as relevant group sizes based on data from the closely related Japanese species *M. nipponica*, because propagule size is unknown in *M. graminicola*. *M. nipponica* also performs the two strategies of colony foundation. It has colonies of similar size than *M. graminicola*, and it allocates on average 2.3 workers (ranging from one to four) to found new colonies by fission (Murakami *et al.*, 2000).

25 of our 203 foundations were removed from the experiment because the queen was inadvertently moved from its box when replacing the water tube or removing the food (i.e. she was lost or moved to another colony). We therefore studied 178 foundations (58, 59 and 61 foundations with zero, two and four workers, respectively). The number of workers assisting the founding queen was held constant. That is, when one worker died, she was replaced by another worker from the same colony of origin.

Foundations were set up by placing the queen, with or without workers, in a 12 x 12 cm rearing box containing a water tube, ad libitum food and a nest (Figure S2). The nest was made up of two 7.6 x 2.5 cm microscope slides separated by 2 mm high walls. It was connected to a 2.5 cm long plaster end that was kept wet by a water tube placed vertically on top of it so as to generate a humidity gradient in the nest. The nest was covered by a piece of black plastic to provide obscurity. Food was provided twice a week during spring, summer and fall and once a week during winter. It consisted of fruit pieces (apple or pear), fruit compote blended with honey, and dead insects (mealworms or *Drosophila* flies).

Foundations were reared in temperature-controlled chamber (CTS TP 10/600, CTS GmbH). We reproduced seasons following Buschinger & Schreiber (2002). Because sexuals emerged over several weeks and matings occurred from 18/08/2020 to 25/09/2020, foundations were not initiated simultaneously. Therefore, they differed in the amount of time they spent under fall and winter conditions. However, there was no



difference across treatment because we were careful to allocate queens to treatments equally over time. We decided to stop winter at the same date for all foundations in order to synchronize them. Foundations therefore spent between 21 and 59 days in the first summer (2020), between 20 and 41 days in fall, between 131 and 152 days in winter, and they all spent 70 days in spring and 122 days in the second summer (2021). The temperatures of fall and spring were 16°C during 12h and 20°C during 12h, 18°C for 10h and 23°C for 14h during summer and 10°C all day during winter.

The experiment lasted about one year. We carried out a weekly census of the number of eggs, larvae, nymphs, and new workers in all foundations under a binocular microscope, and noted whether the queen was alive or dead, and whether she was in the nest or in the foraging area (Figure S2). Queens were dissected at the end of the experiment to confirm that they were mated, including the 49 queens that died during the course of the experiment and which had been preserved in alcohol until dissection. Unfortunately, alcohol altered soft tissues in such a manner that these dissections proved unreliable as the spermatheca was often lost. The 129 queens that survived until the end of the experiment were frozen and rapidly dissected.

### *Statistics*

Statistical analyses were performed with R 3.6.2 (R Core Team, 2016). We carried out a survival analysis which, necessarily, is based on the death of queens whose dissection was unreliable. Some may have been virgin and incapable of founding a colony, but they would be evenly distributed among the three treatments (as occurs for the virgin queens that survived until the end of the experiment, see results). We used a log-rank test to assess the effect of the treatment (foundation with zero, two or four workers) on queen survival, and compared each pair of treatments with post-hoc Tukey's test. We used the packages *survival* and *survminer* (Therneau & Grambsch, 2000; Therneau, 2022).

We performed a growth analysis considering only the foundations with a mated queen that survived until the end of the experiment. To analyse foundation growth (number of eggs, larvae, nymphs, and new workers) at the end of the experiment

depending on the treatment, we used a GLMM with a Poisson error distribution using the package *lme4* (Bates *et al.*, 2015) and the package *emmeans*. We log-transformed our data so that test conditions were satisfied. Given that some queens came from the same mother colony, we included the colony of origin of queens as a random effect in the model to account for genetic autocorrelation.

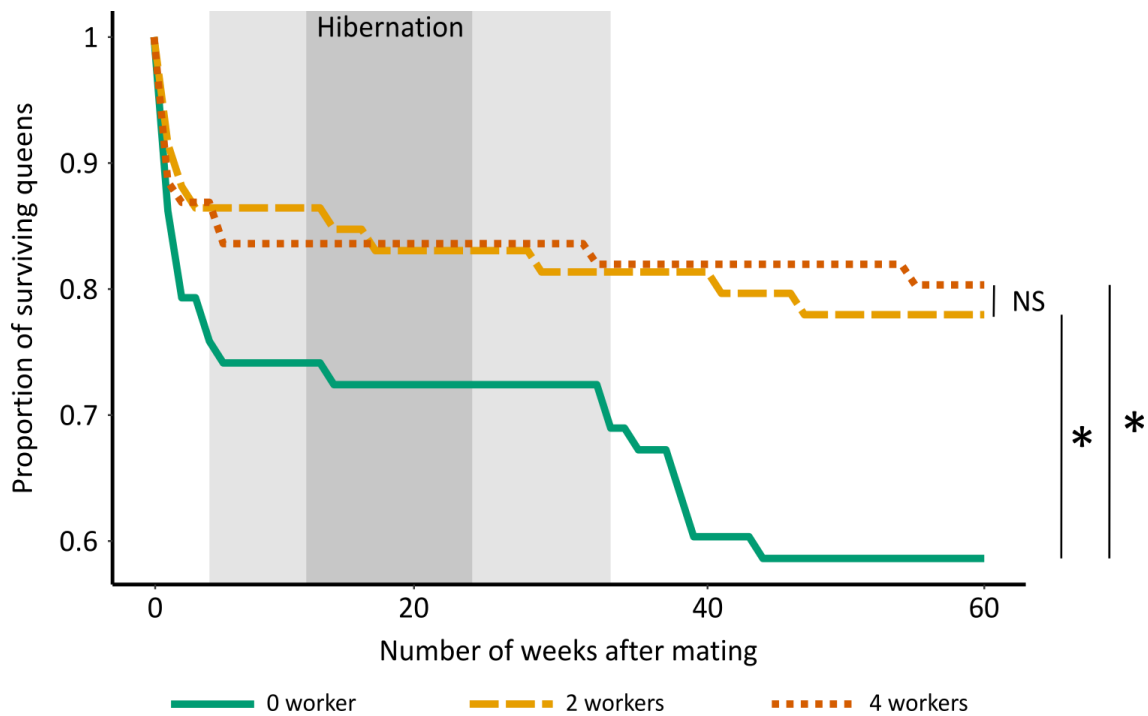
## RESULTS

49 queens died during the course of the experiment and could not be dissected successfully because of alcohol preservation. 129 queens survived until the end of the experiment. Of these, 21 were virgin (Figure S3) and there was no difference in the proportion of virgin queens between the three treatments (5 virgin vs 29 mated, 9 vs 37, and 7 vs 42 for treatments with zero, two and four workers respectively, Chi-square ( $df = 2, n = 129$ ) = 0.57,  $p = 0.75$ ).

### *Survival analysis*

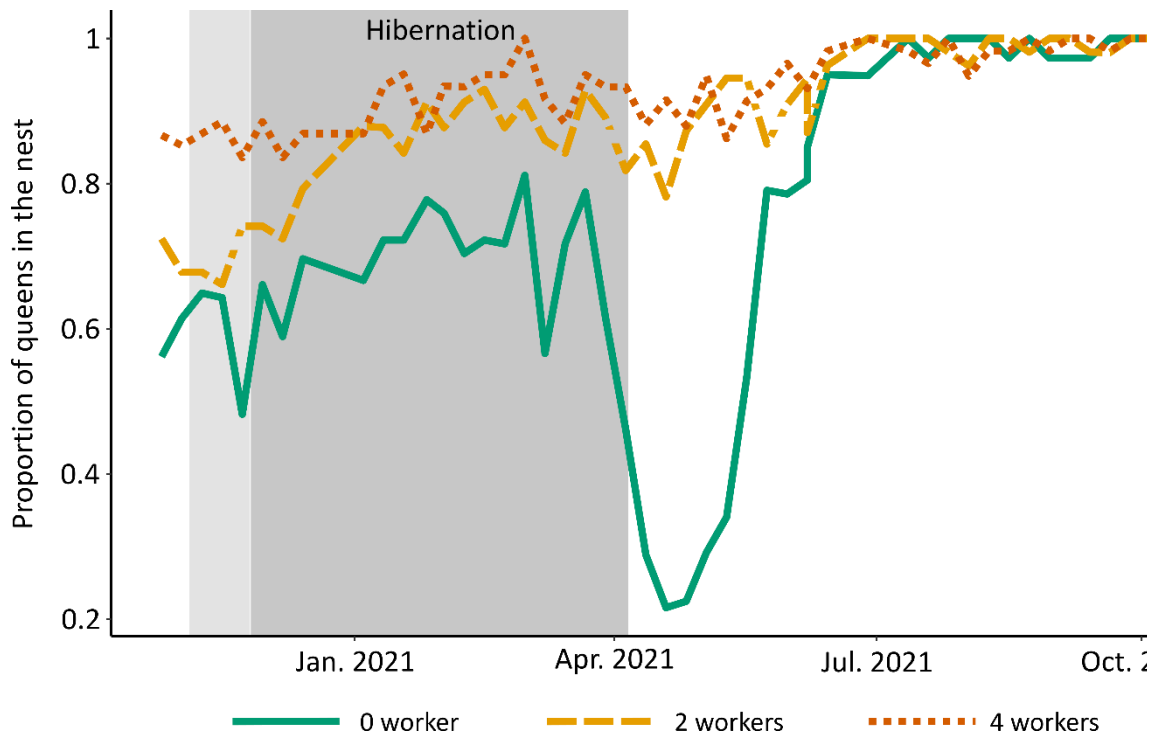
As predicted, the presence of workers increased the survival of the founding queen (Log-rank test Chi-square = 8.1,  $p = 0.02$ ) (Figure 1). 58.6% (34 out of 58) of solitary queens survived until the end of the experiment against 78% (46 out of 59) of queens with two workers and 80.3% (49 out of 61) of queens with four workers. However, when workers were present, there was no significant effect of having more workers as the difference in survival between queens with two and four workers is not statistically significant (Pairwise comparisons: 0 vs 2 workers,  $p = 0.04$  ; 0 vs 4,  $p = 0.04$  ; 2 vs 4,  $p = 0.8$ ).

The temporal dynamic shows four phases of mortality (Figure 1). First, an initial period of high queen mortality at the beginning of the experiment when foundations were set up. This mortality differs among treatments. The proportion of queens alive drops to 86% when workers are present and to 74% for solitary queens. Second, a period of low mortality during hibernation. Third, a second bout of high queen mortality right after hibernation. It affects solitary queens only, so that the proportion of solitary queens alive drops to 59%. Fourth, another period of low queen mortality until the cessation of the experiment.



**Figure 1:** Survival of queens over time. The grey area shows the hibernation period, with light and dark greys denoting periods when only some or all colonies were hibernating, respectively. Queens founding colonies with two or four workers (colony fission, orange lines) survive better than queens founding with no worker (independent foundation, green line, Log-rank test Chi-square = 8.1,  $p = 0.02$ ). Queens with two workers do not differ in survival from queens with four workers (dark and light orange lines,  $p = 0.8$ ).

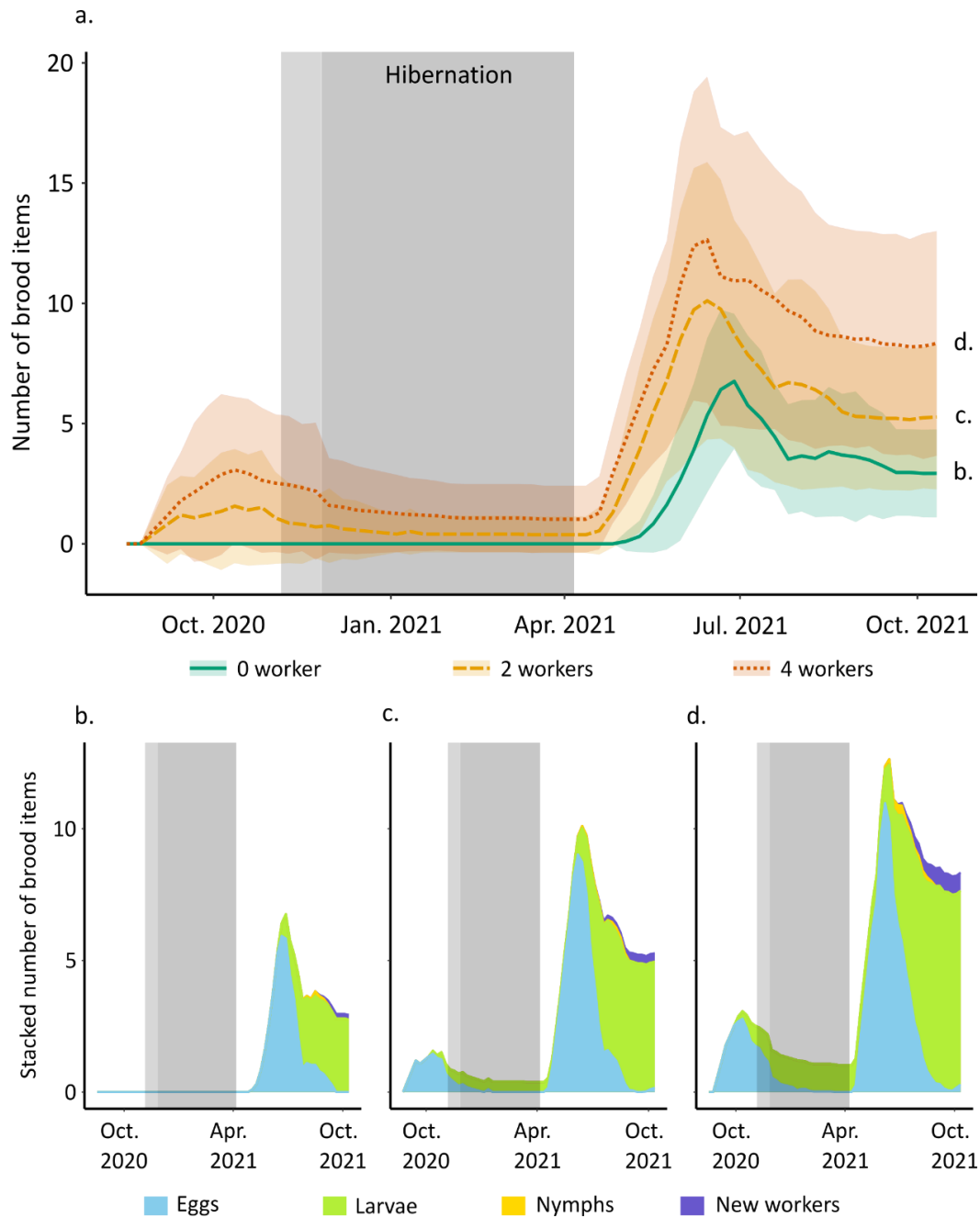
The weekly censuses of queen presence in the nest revealed that queens with two and four workers rapidly settled in the nest following the onset of the experiment whereas solitary queens wandered for longer in the foraging area (Figure 2). Surprisingly, most solitary queens resumed wandering in the foraging area after the hibernation phase, while few of the queens with workers did (Figure 2). After a few weeks, solitary queens eventually settled in the nest. This suggests that worker presence promoted the settlement of queens in the nest and/or inhibited their foraging behaviour.



**Figure 2:** Presence of queens in the nest over time. The x-axis is synchronised across colonies by the date of end of hibernation. The grey area shows the hibernation period, with light and dark greys denoting periods when only some or all colonies were hibernating, respectively. Solitary founding queens leave the nest for the foraging area after hibernation, unlike queens with workers. Note that the presence of queens in their nest was not initially recorded, that is the start of the x-axis does not correspond to the start of the experiment.

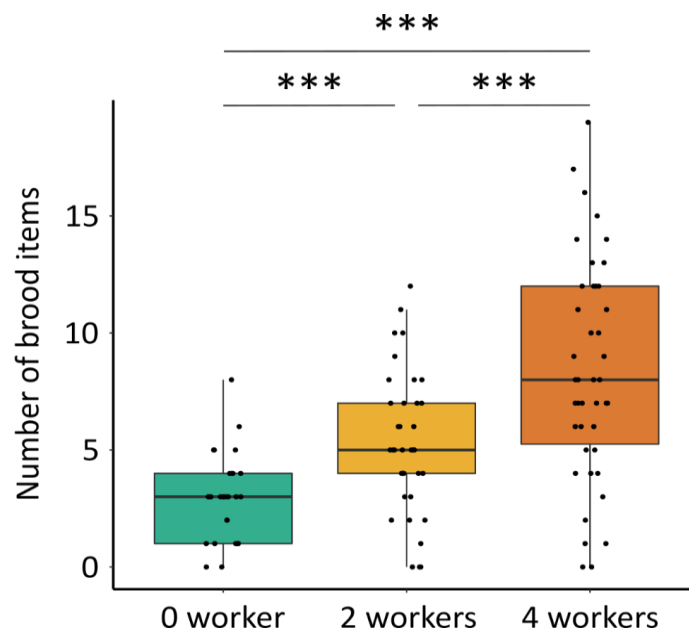
#### Growth analysis

As intuitively expected, the presence of workers favoured the growth of the incipient colonies (Figure 3a). There are several major differences across treatments. First, queens founding their colony with two or four workers started laying eggs almost immediately after colony foundation and before hibernation (Figure 3c,d), while solitary queens started laying eggs after hibernation only (Figure 3b). When workers were present, their number affected queen fertility as the number of eggs and larvae was higher in the treatment with four workers than in the treatment with two workers (3.07 +/- 3.04 items vs 1.57 +/- 2.38 items at the pre-hibernation peak in brood number, on the 12<sup>th</sup> of October 2020).



**Figure 3:** Colony growth over time. The x-axis is synchronised across colonies by the date of end of hibernation. The grey area shows the hibernation period, with light and dark greys denoting periods when only some or all colonies were hibernating, respectively. (a) temporal dynamic of the number of brood items (sum of eggs, larvae, nymphs and new workers) for each treatment (mean $\pm$  SD). Queens with workers produce brood before hibernation whereas solitary queens do not, and colony growth increases with the number of workers. (b-d) stacked number of brood items for queens with zero (b), two (c) and four (d) workers, showing the detailed dynamics per stage of brood elements.

Second, after hibernation, queens founding with workers resumed egg laying two weeks earlier than solitary queens (on the 19<sup>th</sup> of April 2021 vs 3<sup>rd</sup> of May 2021, Figure 3b vs c,d). The presence and number of workers affected colony growth. The numbers of brood items produced differ among the three treatments and increase with worker number. The production of queens with zero, two and four workers peaked at 6.76 +/- 2.81, 10.11 +/- 5.77 and 12.64 +/- 6.79 brood items, respectively (Figure 3a). Because of the delayed onset of egg-laying by queens without workers, the number of brood items they produced peaked two weeks later (28<sup>th</sup> of June 2021) than for queens with two or four workers (14<sup>th</sup> of June 2021 for both).



**Figure 4:** Colony growth (sum of eggs, larvae, nymphs and new workers) at the end of the experiment increases with the number of workers (GLMM, Chi-square = 88.284,  $p < 0.0001$ ).

Third, there is a difference between treatments in the number of brood items present at the end of the experiment (GLMM, Chi-square = 88.284,  $p < 0.0001$ ) (Figure 4). The presence of workers increases the productivity of colony foundations, with more workers yielding higher productivity. Queens with zero, two and four workers had 2.93 +/- 1.83, 5.27 +/- 3.01 and 8.33 +/- 4.67 brood items at the end of the experiment, respectively (pairwise tests: 0 vs 2 workers:  $p < 0.0001$  ; 0 vs 4:  $p < 0.0001$  ; 2 vs 4

workers:  $p < 0.0001$ ). Most of these items were larvae (Figure 3b,c,d). Few larvae developed in nymphs, and all nymphs became workers.

## DISCUSSION

Our study demonstrates the benefits of dispersing and founding as a group compared to alone, in an ant species with a high dispersal polymorphism. Colonies founded cooperatively had higher survival and growth than those founded solitarily and founding with a larger group provided larger benefits. Furthermore, queens that founded alone or with workers behaved differently, showing that worker presence modifies queen behaviour.

The results support our hypothesis that worker presence increases queen survival during colony foundation, which is the most fragile stage in a colony life cycle. This was expected as workers carry out all tasks required except egg laying (e.g. brood rearing, nest building and maintenance, foraging for food, nest cleaning and protection against pathogens, nest defence, Hölldobler & Wilson, 1990). They bear the associated costs, thereby alleviating the burden of the queen. We observed a phase of relatively high mortality in the first days after mating, at the onset of colony foundation. This likely reflects the energetic cost and stress of mating and finding a suitable nesting site. In nature, queen and incipient colony mortalities are much higher. For example, only 16.3% of *Atta texana* queens survive after ninety days (Marti *et al.*, 2015), 6% of *Solenopsis invicta* colonies after fifty days (Tschinkel, 1992) and 7.6% of *Crematogaster ashmeadi* colonies after one year (Hahn & Tschinkel, 1997). These high mortalities result from various factors absent from our laboratory experiment, most notably predation of queens during dispersal and, once the first workers start foraging, competition of incipient colonies with larger pre-established colonies.

A second wave of mortality is specific to solitary-founding queens. It is observed after hibernation and occurs simultaneously with an unexpected phase of exploration of the foraging area, that is also specific to solitary-founding queens. This exploration may incur energetic costs and stresses (e.g. exposure to desiccation) and explain the observed mortality, but a causal link is yet to be established. Why solitary queens are

active in the foraging area is unclear. One possibility is that they seek a suitable nesting site, another is that they have consumed all their body reserves during hibernation and forage for food. This contrasts with fissioning queens that have settled in their nest and are fed by their workers. Our results show a higher survival of group foundations in the laboratory (i.e. in the absence of predators, parasites, diseases and environmental hazards), and this pattern is likely to be exacerbated under natural conditions where solitary dispersing ant queens typically experience high mortality.

Few studies, to our knowledge, assessed the benefits of the presence and of the number of workers on the growth of newly founded colonies. Worker presence is expected to be beneficial as they forage for food, help care for the brood and defend the colony (Hölldobler & Wilson, 1990), and our results indeed show that the presence and the abundance of workers largely increases colony growth. This is in agreement with the facts that species that found colonies by fission produce brood faster than species that found colonies by solitary queens (Keller & Passera, 1990), and that, in the fissioning Argentine ant *Linepithema humile*, larger groups of workers yield larger increases in brood production, until a threshold number of workers above which growth reaches a plateau (Hee *et al.*, 2000). Few larvae developed into workers during our one-year long experiment, hence colony growth consisted almost solely in the production of eggs and larvae (Figure 3). This is in agreement with the fact that *M. graminicola* queens produce few larvae during the first year of foundation (Buschinger, 2005). In addition, similar low growth during the first year of colony foundation are observed in other ant species such as *Acromyrmex octopinosus* (three to seven workers produced in several months, Fernandez-Marin *et al.*, 2003) and *Mycocepurus smithii* (one worker in nine months, Fernández-Marín *et al.*, 2005).

Our results are congruent with theoretical works that predict the emergence of group dispersal when it confers higher survival (Nakamaru *et al.*, 2014), dilutes the risk of predation (Olson *et al.*, 2013) or when group members are highly related (Koykka & Wild, 2015). Indeed, group dispersers experience lower mortality or higher fitness in various taxonomic groups such as spiders (Parthasarathy & Somanathan, 2018), Arabian gazelles (Ridley, 2012), tadpole toad (Watt *et al.*, 1997) and *Daphnia* (Pijanowska &



Kowalczewski, 1997). Larger group size is also beneficial in several social mammals where it increases offspring production and survival, such as mongooses (Rood, 1990), black-backed jackals (Moehlman, 1979), red foxes (Macdonald, 1979) or primates (Majolo *et al.*, 2008). In some bird species, juveniles stay with their parents for a time to help raise their siblings. This increases their survival and development but also permits a larger clutch size (Arnold & Owens, 1998; Reyer, 1984; Ridley, 2007).

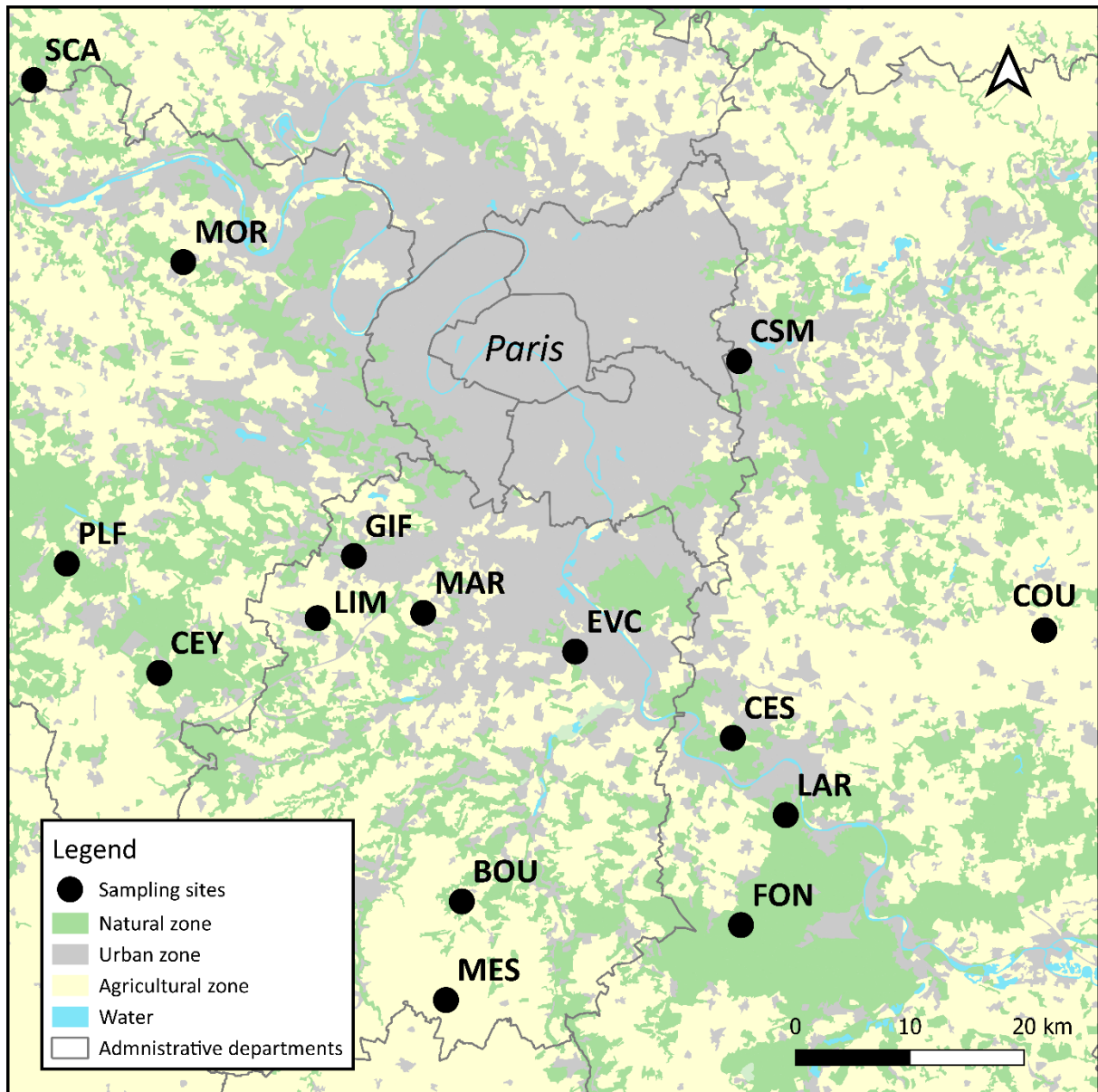
Theoretical works have suggested that species may coexist along a trade-off between colonization and competitive abilities (Levins & Culver, 1971; Tilman, 1994). Species then differ in colonization and in competitive abilities, with a trade-off between the two so that coloniser species can move to sites that competitive species cannot reach. The importance of this trade-off among species has been highlighted in various groups (eg, ciliates Cadotte *et al.*, 2006) or passerine birds (Rodríguez *et al.*, 2007)). Our results support the idea that this trade-off also occurs within species, here between the two queen morphs (Cronin *et al.*, 2016). They show that, in *M. graminicola*, colonies founded by a solitary queen have lower survival and growth than colonies founded by a queen with workers. Our results show a potential competitive benefit of dispersing in group (as happen for apterous queens in nature), while solitary queens rely on a colonizing strategy (high dispersal distance, high mortality). While among species the competition-colonization trade-off can foster diversity maintenance (Tilman, 1994), within species, we propose that it helps to maintain the observed polymorphism. Polymorphism in reproductive strategies allows coping with contrasted environments and is especially expected in spatially structured environments (Parvinen, 2002; Parvinen *et al.*, 2020; Finand, Monnin & Loeuille, 2022). It has been observed in various empirical systems, for instance in the weed *Crepis sancta* where dispersal is restricted in fragmented cities (Cheptou *et al.*, 2008) and in various ant species where group foundation predominates in cold environments (*M. nipponica*, Cronin *et al.*, 2020), in patchy environments (*L. canadensis*, Heinze, 1993) or in periods of drought (*Chelaner sp.*, Briese, 1983).

The higher growth rate of group-founded colonies allows them to reach maturity sooner, so that this strategy locally outcompetes solitary foundation and dominates the

environment (Cronin *et al.*, 2016). In *M. graminicola*, as little as two workers are sufficient to increase colony survival and growth, in agreement with the observed size of incipient colonies in *M. nipponica* (Murakami *et al.*, 2000). This suggests that colony fission in these species entails a relatively low restriction in the number of propagules that can be produced compared to solitary foundations. Queens being only slightly larger than workers, and other things being equal, a colony producing apterous queens that found colonies with two workers each (i.e. propagules of three individuals) may presumably produce one third as many propagules as a colony producing winged solitary-founding queens.

Further theoretical and empirical studies are necessary to understand the evolution of colony foundation strategies. Field studies may provide valuable information on how environmental factors (habitat fragmentation, aggregation, and quality) affect the two dispersal and foundation strategies in terms of queen morphology and propagule size and number, which would provide a better understanding of their evolution and occurrence within the colonization-competition trade-off framework.

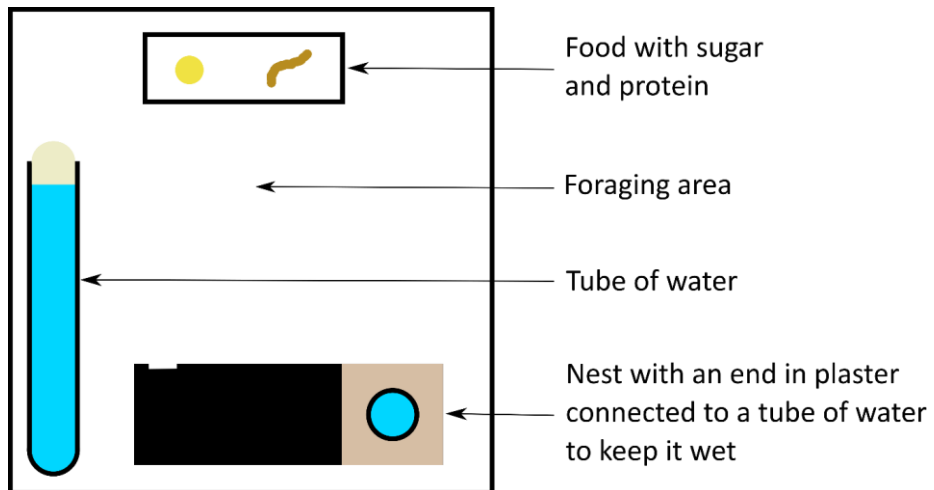
SUPPLEMENTARY MATERIALS



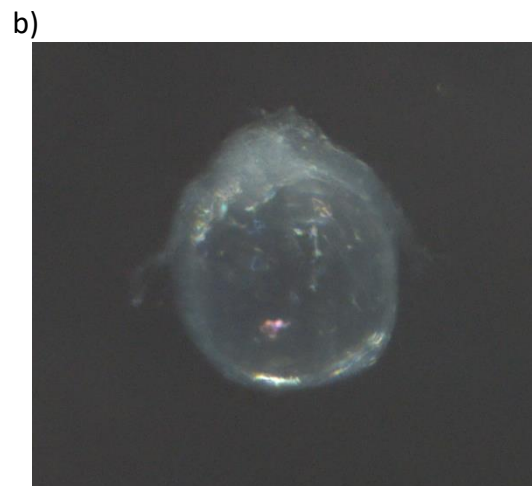
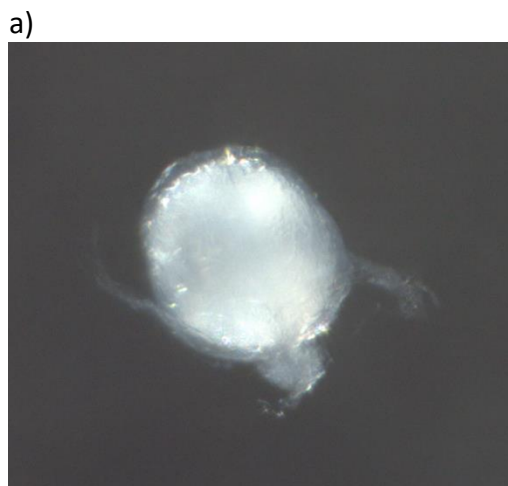
**Figure S1:** Map of the sampling sites

BOU: Bouville (48.4221 2.26205), CES: Cesson (48.55474 2.5899), CEY: Clairefontaine-en-Yvelines (48.60292 1.90214), COU: Courpalay (48.64094 2.95876), CSM: Champs-sur-Marne (48.85005 2.59058), EVC: Evry-Courcouronnes (48.62142 2.40127), FON: Fontainebleau (48.41563 2.62169), GAM: Gambais (48.75785 1.71486), GIF: Gif-sur-Yvettes (48.69484 2.13738), LAR: La Rochette (48.49384, 2.65326), LIM: Limours (48.64728 2.08862), MAR: Marcoussis (48.65913 2.21452), MES: Mespuits (48.36013 2.23541), MOR: Morainvilliers (48.92478 1.93579), PLF: Poigny-la-forêt (48.694206 1.799004), SCA: Saint-Cyr-en-Arthies (49.06572 1.74926)

(Map source: UE-SDES, CORINE Land Cover, 2012)



**Figure S2:** Representation of the rearing box



**Figure S3:** Examples of spermatheca of (a) a mated queen and (b) a virgin queen

**Table S1:** Characteristics of colonies used for the production of sexuals. The last line corresponds to sexuals that have escaped from the mother colony and were wandering in the chambers. Therefore, we cannot link them to a mother colony.

BOU: Bouville (48.4221 2.26205), CES: Cesson (48.55474 2.5899), CEY: Clairefontaine-en-Yvelines (48.60292 1.90214), COU: Courpalay (48.64094 2.95876), CSM: Champs-sur-Marne (48.85005 2.59058), EVC: Evry-Courcouronnes (48.62142 2.40127), FON: Fontainebleau (48.41563 2.62169), GAM: Gambais (48.75785 1.71486), GIF: Gif-sur-Yvettes (48.69484 2.13738), LAR: La Rochette (48.49384, 2.65326), LIM: Limours (48.64728 2.08862), MAR: Marcoussis (48.65913 2.21452), MES: Mespuits (48.36013 2.23541), MOR: Morainvilliers (48.92478 1.93579), PLF: Poigny-la-forêt (48.694206 1.799004), SCA: Saint-Cyr-en-Arthies (49.06572 1.74926)

Colony	Locality	Number of winged dealated queens	Number of apterous queens	Number of new queens produced	Number of males produced	Number of new queens mated
38	LAR	1	0	11	0	1
39	LAR	0	0	0	0	0
40	LAR	1	0	0	0	0
41	LAR	1	0	0	0	0
42	LAR	1	0	2	3	0
43	LAR	1	0	0	0	0
44	LAR	1	0	13	5	9
45	LAR	1	0	10	0	5
46	LAR	1	0	0	0	0
47	LAR	2	0	9	0	8
48	LAR	1	0	0	0	0
49	LAR	0	0	0	0	0
50	LAR	0	12	0	0	0
51	LAR	0	0	0	0	0
52	LAR	1	0	1	0	0
53	LAR	0	0	12	12	7
54	LAR	1	0	0	0	0
55	LAR	0	0	0	0	0
56	LAR	1	0	6	1	0
57	LAR	0	1	0	0	0
58	LAR	1	0	0	0	0
59	COU	1	0	34	1	19
60	EVC	1	0	0	0	0

61	EVC	1	0	12	0	7
62	EVC	1	0	0	0	0
63	EVC	0	0	0	0	0
64	CEY	1	0	0	0	0
65	CEY	1	0	0	0	0
66	CEY	1	0	31	4	20
67	CEY	1	0	31	1	15
68	CEY	0	0	0	0	0
69	CEY	0	0	1	1	0
70	CEY	1	0	0	0	0
71	CEY	1	0	15	2	1
72	CEY	1	0	48	0	23
73	CEY	1	0	19	1	6
74	CEY	1	0	21	4	12
75	CEY	1	0	30	1	17
76	CEY	1	0	0	0	0
77	CEY	1	0	0	0	0
78	CEY	1	0	4	0	0
79	CEY	0	0	2	0	0
80	CEY	1	0	7	0	4
81	CEY	1	0	0	0	0
82	CEY	1	0	0	1	0
83	SCA	1	0	0	5	0
84	MES	1	0	0	0	0
85	MES	1	0	10	16	7
86	GIF	1	0	0	0	0
87	GIF	1	0	0	0	0
88	GIF	0	0	0	0	0
89	GIF	1	0	0	3	0
90	GIF	1	0	0	2	0
91	GIF	0	0	0	1	0
92	GIF	1	0	0	0	0
93	GIF	1	0	10	3	4
94	GIF	0	0	0	2	0
95	GIF	1	0	0	0	0
96	GIF	1	0	0	1	0
97	GIF	0	0	0	4	0
98	LIM	1	0	4	1	3

99	LIM	1	0	0	0	0
100	LIM	1	0	0	0	0
101	CSM	1	0	0	0	0
102	CSM	1	0	17	0	10
103	CSM	1	0	0	0	0
104	CES	0	0	0	0	0
105	CES	1	0	8	0	1
106	CES	1	0	0	0	0
107	CES	0	0	27	3	9
108	MOR	1	0	0	0	0
109	MOR	1	0	3	0	2
110	MOR	0	0	0	0	0
111	MOR	1	0	5	2	5
112	MOR	1	0	0	0	0
113	MOR	1	0	0	3	0
114	MOR	1	0	0	0	0
115	MOR	1	0	4	0	2
116	MOR	1	0	0	0	0
117	MOR	0	1	0	0	0
118	MOR	1	0	0	0	0
119	MOR	1	0	0	2	1
120	MOR	0	0	0	0	0
121	MOR	1	0	0	0	0
122	MOR	1	0	0	0	0
123	MOR	1	0	0	0	0
124	MAR	1	0	0	0	0
125	MAR	1	0	2	8	0
126	MAR	1	0	3	0	2
127	MAR	0	0	0	0	0
128	MAR	1	0	0	0	0
129	MAR	2	0	0	1	0
130	MAR	1	0	12	0	0
131	MAR	1	0	0	0	0
132	GAM	7	0	2	1	0
133	GAM	1	0	2	1	0
134	FON	0	0	0	0	0
135	PLF	0	0	0	0	0
136	BOU	0	0	3	1	0

137	BOU	1	0	0	1	0
138	BOU	0	0	7	0	3
139	BOU	1	0	1	0	0
Unknown	Unknown	NA	NA	5	54	NA

**Table S2:** Dates of transfer of sexuals in mating boxes.

Colony	Sex	Number	Date
45	Queen	3	04 August 2020
53	Male	11	04 August 2020
44	Male	3	04 August 2020
38	Queen	3	04 August 2020
56	Queen	4	04 August 2020
42	Male	3	04 August 2020
38	Queen	7	18 August 2020
74	Queen	7	18 August 2020
45	Queen	7	18 August 2020
47	Queen	5	18 August 2020
44	Queen	5	18 August 2020
Wandering male	Male	20	18 August 2020
44	Male	1	19 August 2020
59	Queen	22	19 August 2020
85	Male	12	19 August 2020
72	Queen	9	19 August 2020
75	Queen	12	19 August 2020
83	Male	4	19 August 2020
44	Queen	3	19 August 2020
47	Queen	4	19 August 2020
66	Male	2	19 August 2020
67	Male	1	19 August 2020
74	Male	2	19 August 2020
61	Queen	6	19 August 2020
113	Male	1	19 August 2020
67	Queen	7	19 August 2020
Wandering male	Male	1	20 August 2020
38	Queen	1	20 August 2020
44	Queen	4	20 August 2020
85	Queen	7	20 August 2020
85	Male	1	20 August 2020
113	Male	2	20 August 2020
71	Queen	2	20 August 2020



72	Queen	22	20 August 2020
73	Queen	6	20 August 2020
73	Male	1	20 August 2020
74	Queen	14	20 August 2020
74	Male	1	20 August 2020
75	Queen	12	20 August 2020
78	Queen	2	20 August 2020
53	Queen	5	20 August 2020
56	Queen	1	20 August 2020
59	Queen	9	20 August 2020
61	Queen	6	20 August 2020
67	Queen	4	20 August 2020
69	Male	1	20 August 2020
66	Queen	6	20 August 2020
66	Male	1	20 August 2020
97	Male	2	20 August 2020
Wandering male	Male	4	20 August 2020
42	Queen	2	21 August 2020
44	Queen	1	21 August 2020
44	Male	1	21 August 2020
52	Queen	1	21 August 2020
53	Queen	6	21 August 2020
59	Queen	3	21 August 2020
59	Male	1	21 August 2020
66	Queen	22	21 August 2020
67	Queen	11	21 August 2020
71	Queen	9	21 August 2020
72	Queen	14	21 August 2020
73	Queen	4	21 August 2020
74	Male	1	21 August 2020
75	Queen	5	21 August 2020
75	Male	1	21 August 2020
78	Queen	2	21 August 2020
80	Queen	6	21 August 2020
85	Queen	2	21 August 2020
85	Male	3	21 August 2020
90	Male	1	21 August 2020
102	Queen	3	21 August 2020
111	Queen	1	21 August 2020
111	Male	1	21 August 2020
56	Queen	1	21 August 2020
69	Queen	1	21 August 2020
125	Male	1	21 August 2020

107	Male	1	21 August 2020
56	Male	1	24 August 2020
67	Queen	1	24 August 2020
67	Queen	1	24 August 2020
71	Queen	1	24 August 2020
72	Queen	2	24 August 2020
73	Queen	6	24 August 2020
89	Male	1	24 August 2020
93	Queen	3	24 August 2020
66	Male	1	24 August 2020
105	Queen	2	24 August 2020
107	Queen	1	24 August 2020
125	Male	1	24 August 2020
132	Male	1	24 August 2020
53	Queen	1	25 August 2020
66	Queen	2	25 August 2020
71	Queen	2	25 August 2020
71	Male	1	25 August 2020
89	Male	2	25 August 2020
83	Male	1	25 August 2020
85	Queen	1	25 August 2020
90	Male	1	25 August 2020
93	Queen	4	25 August 2020
93	Male	2	25 August 2020
97	Male	2	25 August 2020
98	Queen	4	25 August 2020
98	Male	1	25 August 2020
82	Male	1	25 August 2020
80	Queen	1	25 August 2020
119	Male	2	25 August 2020
102	Queen	11	25 August 2020
107	Queen	11	25 August 2020
107	Male	1	25 August 2020
105	Queen	3	26 August 2020
130	Queen	2	26 August 2020
79	Queen	1	26 August 2020
107	Queen	3	26 August 2020
129	Male	1	26 August 2020
Wandering male	Male	1	26 August 2020
Wandering male	Male	1	27 August 2020
102	Queen	2	27 August 2020
126	Queen	3	27 August 2020
130	Queen	4	27 August 2020

75	Queen	1	27 August 2020
71	Male	1	27 August 2020
96	Male	1	27 August 2020
111	Queen	2	27 August 2020
111	Male	1	27 August 2020
107	Queen	4	27 August 2020
94	Male	1	27 August 2020
125	Male	3	27 August 2020
105	Queen	1	27 August 2020
115	Queen	4	27 August 2020
73	Queen	1	27 August 2020
71	Queen	1	28 August 2020
107	Queen	4	28 August 2020
107	Male	1	28 August 2020
109	Queen	3	28 August 2020
Wandering male	Male	1	28 September 2020
67	Queen	2	28 August 2020
93	Queen	3	28 August 2020
93	Male	1	28 August 2020
79	Queen	1	28 August 2020
72	Queen	1	28 August 2020
73	Queen	2	28 August 2020
125	Queen	2	28 August 2020
125	Male	3	28 August 2020
66	Queen	1	28 August 2020
53	Male	1	02 September 2020
91	Male	1	02 September 2020
105	Queen	2	02 September 2020
111	Queen	1	02 September 2020
130	Queen	1	02 September 2020
133	Male	1	02 September 2020
136	Queen	1	02 September 2020
137	Male	1	02 September 2020
67	Queen	4	08 September 2020
130	Queen	2	08 September 2020
136	Queen	1	08 September 2020
107	Queen	1	08 September 2020
138	Queen	3	08 September 2020
111	Queen	1	09 September 2020
107	Queen	2	09 September 2020
132	Queen	1	09 September 2020
138	Queen	2	09 September 2020
133	Queen	1	09 September 2020

102	Queen	1	09 September 2020
107	Queen	1	10 September 2020
130	Queen	2	10 September 2020
136	Queen	1	10 September 2020
67	Queen	1	10 September 2020
139	Queen	1	10 September 2020
94	Male	1	11 September 2020
132	Queen	1	11 September 2020
138	Queen	1	11 September 2020
138	Queen	1	15 September 2020
136	Male	1	15 September 2020
133	Queen	1	15 September 2020
130	Queen	1	16 September 2020
Wandering male (Found dead at the end of the sexual production)	Male	26	16 September 2020
Wandering queen (Found dead at the end of the sexual production)	Queen	5	16 September 2020



### **Impact de la fragmentation de l'habitat sur les capacités de dispersion d'une espèce de fourmis**

Les résultats du chapitre 1 montre une augmentation de la dispersion avec la fragmentation de l'habitat lorsque la dispersion est dans un compromis avec la compétition des espèces. Le chapitre 2 suggère ce compromis chez la fourmi *M. graminicola*. En utilisant ce modèle d'étude, l'objectif de ce chapitre est de regarder si les prédictions faites avec le chapitre 1 se retrouvent empiriquement. Pour cela, un échantillonnage de cette espèce de fourmis a été réalisé dans les forêts autour de Paris, milieu peu fragmenté, et dans les parcs Parisiens, milieu très fragmenté. J'ai regardé la stratégie de dispersion des reines afin de répondre à plusieurs problématiques :

- Quelle stratégie de dispersion est sélectionnée selon la fragmentation de l'habitat ?
- Est-ce que la taille des fragments à l'échelle locale a un effet sur la sélection de la stratégie de dispersion ?

**TITLE:** Habitat fragmentation decreases dispersal capacities of an ant species

**AUTHORS:** Basile Finand, Nicolas Loeuille, Céline Bocquet, Pierre Fédérici, Joséphine Ledamoisel, Thibaud Monnin

Sorbonne Université, Université Paris Cité, Université Paris Est Créteil, CNRS, INRAE, IRD, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618), 75005 Paris, France

**ABSTRACT:**

Increased habitat fragmentation is one of the major global changes affecting biodiversity. It is characterized by a decrease in habitat availability and by an increase in the isolation of suitable habitat patches. The dispersal capacities of species may evolve in response to increased habitat fragmentation. Spatial heterogeneities and/or costs of dispersal, which are directly linked to habitat fragmentation, decrease dispersal abilities. We studied the effects of habitat fragmentation on dispersal using an ant species that exhibits a marked dispersal polymorphism. *Myrmecina graminicola* produces winged queens dispersing by flight over long distances, or apterous queens dispersing on foot over short distances. We sampled queens in 24 forests around Paris and 25 parks in Paris, representing varied levels of habitat fragmentation and habitat size. We identified the morphology of queens in each environment and used it as a proxy of dispersal. Winged queens predominated in all environments. However, apterous queens were more common in parks than in forests, showing that high fragmentation decreases dispersal to some extent in this species. This is because dispersing outside of a park is likely very costly. The costs of limited dispersal (inbreeding, kin competition) may preclude the disappearance of winged queens, or park management strategies may reintroduce them.

**KEY WORDS:** Dispersal evolution, urbanization, fragmentation, ants, independent colony foundation, dependent colony foundation, colony fission

## INTRODUCTION

Fragmentation is the modification of habitat into smaller and more isolated patches. It results in the occurrence of metapopulations and has direct effects on species evolution and survival, by reducing genes flows and by decreasing population size (Travis *et al.*, 2013). Dispersal is defined as the movement of individuals associated with gene flows across space (Ronce, 2007). It is an important species' trait. It can evolve, among other things, as a response to habitat fragmentation. It allows individuals to colonize empty patches (Pulliam, 1988) and, more generally, to move from one patch to another. Dispersal can therefore favour the maintenance of the metapopulation (Levins, 1969). However, dispersal can be selected against in some circumstances. Fragmentation increases spatial heterogeneity hence it increases dispersal costs, for instance because of the high risk of arriving in a hostile environment, which results in lower dispersal. This is observed in both theoretical studies (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999; Duputié & Massol, 2013) and empirical works, for instance with butterflies (Schtickzelle *et al.*, 2006), spiders (Bonte *et al.*, 2006) and weeds (Cheptou *et al.*, 2008) dispersing less in more fragmented habitat.

Some ant species are highly suitable study organisms to investigate the evolution of dispersal because they show a marked dispersal polymorphism (Cronin *et al.*, 2013). Most ants either produce winged queens or apterous queens. Winged queens disperse over long distances by flight, and they found new colonies solitarily (a strategy called independent colony foundation). In contrast, apterous queens disperse on foot over short distances, and they found new colonies with the help of related workers (dependent colony foundation or colony fission). The presence of workers is a competitive advantage when founding a new colony (*pers com*). While most ant species produce either one queen morph or the other, some species produce both winged and apterous queens, including within populations. These species are therefore great model to study dispersal in fragmented landscapes. Examples of such species are *Myrmecina graminicola* (Buschinger & Schreiber, 2002), *M. nipponica* (Ohkawara *et al.*, 1993), *Chelaner sp.* (Briese, 1983) and *Leptothorax canadensis* (Heinze, 1993). The relative abundance of each strategy varies with environmental factors, i.e. altitude in *M.*



*nipponica* (Cronin *et al.*, 2020), habitat patchiness and isolation in *L. canadensis* (Heinze, 1993) and drought in *Chelaner sp.* (Briese, 1983).

The aim of this study is to understand how dispersal evolves depending on habitat fragmentation. Specifically, we test the hypothesis that dispersal decreases in highly fragmented habitats, by sampling queens of the ant *M. graminicola* in variously fragmented habitats. We use this ant species as model organism because it exhibits a marked, genetically mediated, dispersal polymorphism between winged and apterous queens (Buschinger, 2005). We sampled and determined the dispersal strategy of this species in 25 urban Parisian parks and in 24 forests around Paris. We hypothesise a higher proportion of apterous queens in parks than in forests, due to the higher spatial heterogeneity and the higher risk to disperse to an unfavourable habitat in parks. Also, we hypothesise apterous queens to be more common in small parks and forests than in large parks and forests, because of the higher habitat fragmentation.

## **MATERIAL AND METHODS**

### *The model species, Myrmecina graminicola*

*M. graminicola* (Latreille 1802) is a westpaleartic ant species largely distributed in Europe (Buschinger *et al.*, 2003). It produces winged queens and apterous dispersing by independent foundation and fission respectively (Buschinger & Schreiber, 2002). This polymorphism is genetically mediated (Buschinger, 2005). This species lives in relatively warm and damp forested habitat, and nests in the soil or beneath rocks or mosses (Buschinger & Schreiber, 2002; Buschinger, 2003). It forages in the leaf litter and feeds on small arthropods, especially on oribatid mites.

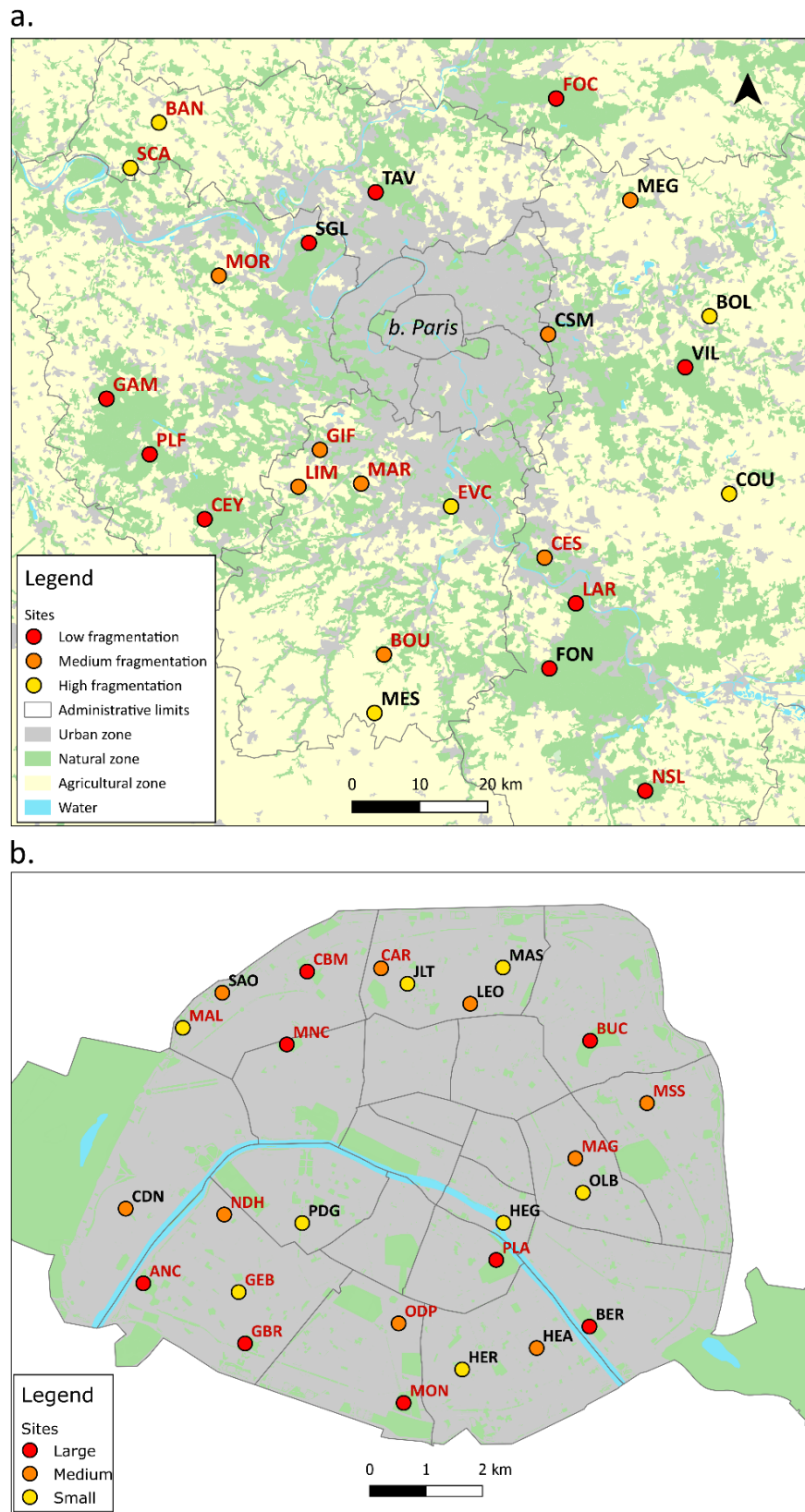
### *Site selection*

Sampling was carried out in 25 urban parks in Paris and 24 forests around Paris (in the Île de France region). Parks are heterogenous habitats for this species, with favourable wooded areas or groves intertwined with inhospitable areas such as open lawn and paths. In addition, each park is surrounded by a totally inhabitable

environment (streets and buildings of a very dense city). This clear dichotomy between parks and their surrounding matrix allows a clear categorisation of parks according to their size (below). In contrast, forests are less heterogeneous habitats, with only a few paths interrupting ubiquitous favourable wooded areas. In addition, most forests are surrounded by less favourable yet habitable environments such as farmland, villages, and low-density towns with many tree borders. Therefore, forests were not categorised by their size but by their level of fragmentation.

Forests (n = 24) were sampled in 2020. They were categorised into three fragmentation classes (Figure 1a, Table 1). Highly fragmented forests (n = 6) had less than 5% of forest cover (measured on GIS map) within a 1 Km radius circle around the sample point (i.e. were isolated forest patches). Medium fragmented forests (n = 8) had between 30 and 70% of forest cover, and lowly fragmented forests (n = 10) had between 75 and 95% of forest cover (i.e. were large continuous forests). Forests were selected prior sampling using the database BD Forêt® Version 2.0 from the *Institut national de l'information géographique et forestière* of France (IGN, <https://inventaire-forestier.ign.fr/carto/afficherCarto/V2>, last visit: 19/07/2022). They were selected so that forest classes were evenly distributed around Paris (Figure 1a), and that forests were well separated from one another (nearest forests: 6.2 Km) hence are independent sampling point.

Parks (n = 25) were sampled in 2021. They were categorised into three size classes (Figure 1b, Table 1). Small parks (n = 8) ranged from 500 to 2 000 m<sup>2</sup>, medium parks (n = 9) ranged from 5 000 to 12 000 m<sup>2</sup>, and large parks (n = 8) ranged from 80 000 to 250 000 m<sup>2</sup> (Figure 1b., Table 1). All parks are managed by the City of Paris Council, except the Jardin des Plantes (botanical garden) which is managed by the National Museum of Natural History. Like for forests, we carefully selected parks so that size classes were spread throughout the city and that parks were well separated from one another to avoid spatial correlation.



**Figure 1:** Map of the sampling sites in (a) forests around Paris (Ile-de-France region) and (b) parks in Paris. The colour of the circles indicates the fragmentation level of forests or size of parks. Red labels indicate sites where queens were found.

### Sampling

Forests were sampled between May and July 2020 and between 11am and 4pm, on rainless days. We laid out a 100 m long transect, along which 12 quadrats of one square meter each were positioned equally spaced (every ca 9 m). Considering the small colony size and worker size of *M. graminicola*, each quadrat can be considered an independent sampling point in that individuals from a given colony were unlikely to be present on two quadrats. For each forest, we collected the litter and superficial soil on each of the 12 quadrats independently and extracted the organisms using the Winkler extraction method (Buschinger *et al.*, 2003) (Figure S2). The procedure is detailed below.

Parks were sampled between May and August 2021 and between 11am and 4pm, also on rainless days only. *M. graminicola* favours closed and humid environments but Parisian parks are heterogeneous with open lawn, closed bush, flower patches, paths, etc. It was thus not adequate to sample along a linear transect like in forests. Instead, we purposefully placed the 12 quadrats in the closed environments of the park, i.e. under trees or bushes providing shade and producing leaf litter. One park (OLB) was so small that only five quadrats could be placed and sampled, and owing to a disturbance only ten quadrats were sampled in another park (MAS). We sampled the litter and superficial soil in parks like for forests.

*M. graminicola* forages in the leaf litter and has small and slow-moving workers. Sampling was thus carried out using the Winkler extraction method (Agosti *et al.*, 2000) (Figure S2). We laid out quadrats of 1 m<sup>2</sup>. For each quadrat, we recovered the litter and the first centimetre of soil and immediately sifted this using 1 cm<sup>2</sup> sieves. This allows removing leaves, twigs and stones while retaining the soil and its organisms including *M. graminicola*. The sifted litter from each quadrat was kept in a large plastic bag until returning to the laboratory. Organisms were extracted by moving the litter to sieve bags that were hanged in a Winkler extractor for 48 hours. As the litter gradually dried out, organisms moved away and fell into an alcohol-filled collecting vial (Agosti *et al.*, 2000). This method allowed sampling both many foragers of *M. graminicola*, and many queens

because nests of this species are shallow. Collecting queens is necessary given that it is their thorax morphologies that allows identifying their dispersal strategies.

#### *Characterisation of queen morphs*

The Winkler extractors yielded alcohol-filled collecting vial containing some fine litter and large numbers of organisms. We separated ants from the other organisms at the naked eye and under a binocular loupe. Then we identified and put aside *M. graminicola* individuals using a taxonomic guide (Blatrix *et al.*, 2013). We separated queens from workers, the former having bigger bodies and eyes, and identified queen morph (winged/apterous) following Buschinger and Schreiber, 2002. The two queen morphs have the same size but differ in thorax morphology. Winged queens have a typical ant queen thorax morphology. They remove their wings after dispersal and their thorax bears scars at the point of insertion of the wings. Apterous queens bear no such marks and have a slightly different thorax morphology (see details in Buschinger and Schreiber, 2002).

#### *Analyses*

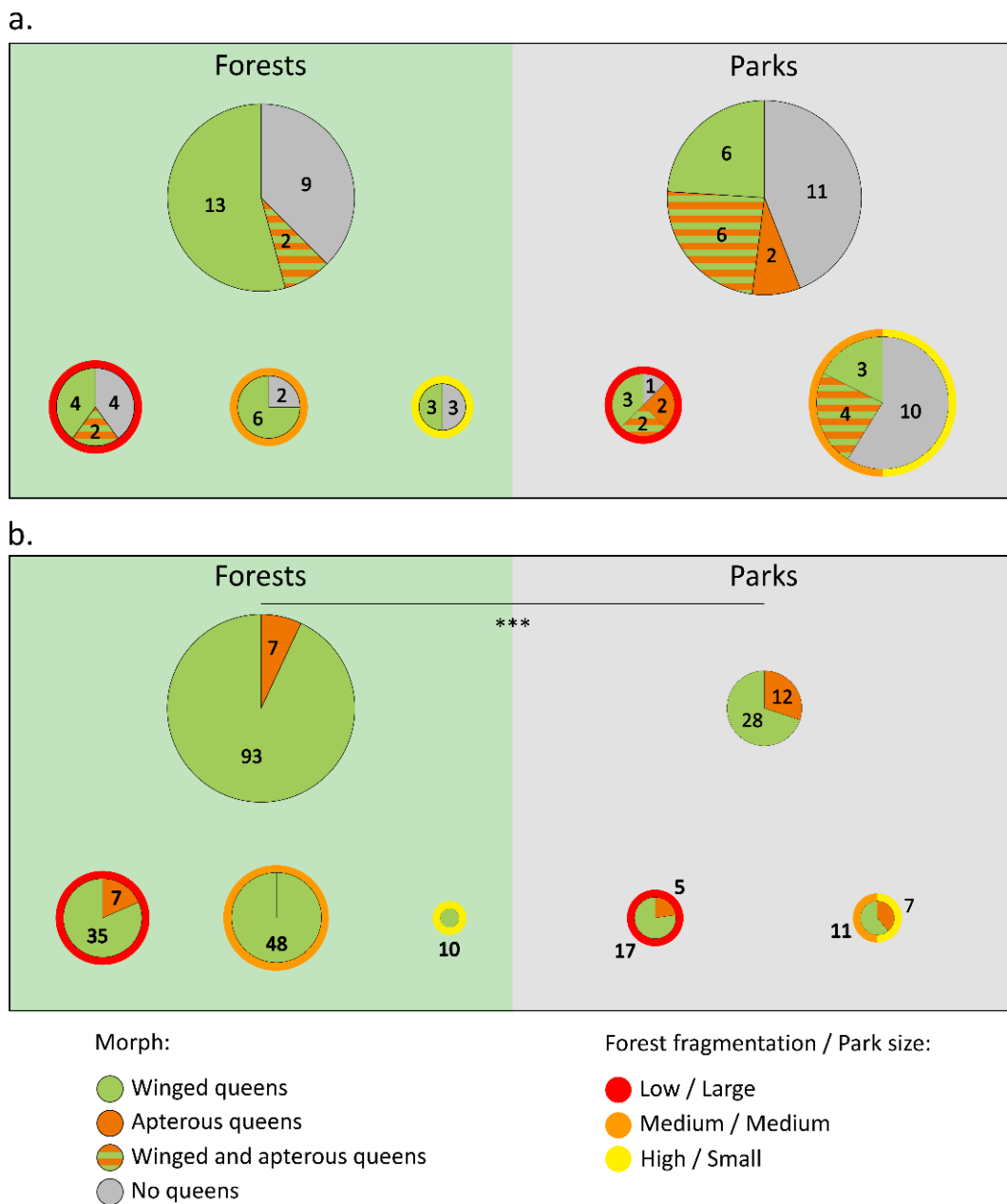
The analyses were done with R 3.6.2 (R Core Team, 2016). We compare the number of queens of each morph between the two habitat types and between each size class within each habitat with a Fisher's exact test to observe the general tendency. Additionally, and to analyse between sites variability, we compare the proportion of each queen morph (i.e. relative abundance of each dispersal strategy) in each site as a function of habitat type and site size with a binomial GLM. We checked the conditions of application visually and with statistical tests (Shapiro test).

## **RESULTS**

*M. graminicola* was one of the most abundant ant species in our samples. We collected 140 queens in 15 out of 24 forests (in six large, six medium and three small forests) and in 14 out of 25 parks (in seven large, five medium and two small parks) (Table 1). We decided to pool the data from small and medium parks because of the relatively low abundance of queens in them (i.e. for statistical analysis), and because of

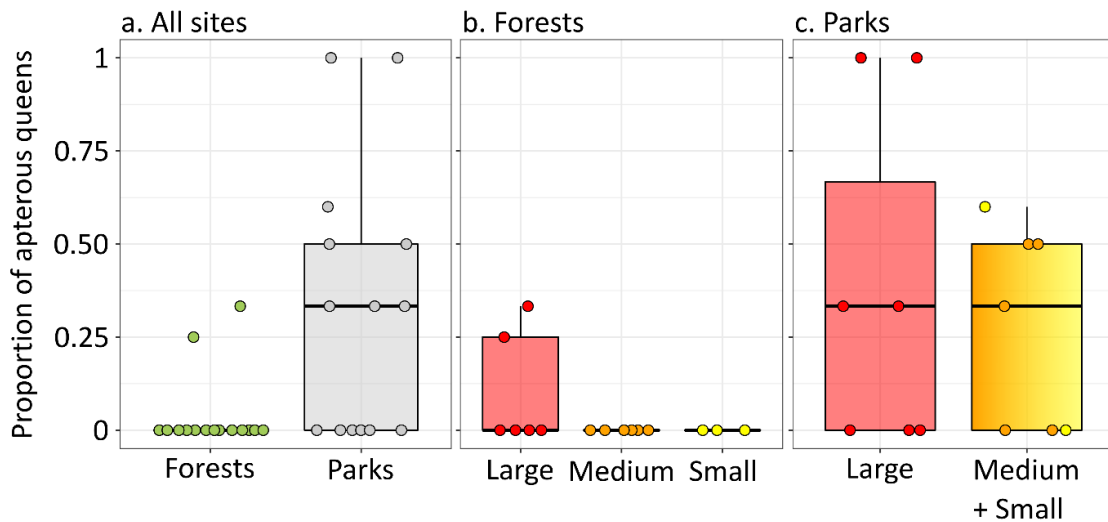
their relative similarity in size as compared to large parks (from 500 to 12,000 m<sup>2</sup> for medium + small parks vs over 80,000 m<sup>2</sup> for large parks, Figure S1).

As predicted, apterous queens occurred more frequently in the more fragmented habitats (Figure 2a), where they were also more abundant (Figure 2b). Queens were collected equally often in forests (present in 15 out of 24) than in parks (14 out of 25), but while only two of 15 forests had apterous queens eight of 14 parks did (Figure 2a). In addition, apterous queens were present in all park sizes but only in lowly fragmented forests. Considering queen abundance shows the same pattern (Figure 2b). 30% of queens were apterous in city parks versus 7% in forests (Fisher's exact test,  $p=0.0008$ , Figure 2). Among forests, apterous queens were only found in large forests (Fisher's exact test,  $p=0.0056$ ), where they represented 16.7% of queens. On the contrary, apterous queens were equally abundant in parks of all size (22.7% and 38.9% of queens are apterous in large and medium+small parks, respectively, Fisher's exact test,  $p=0.32$ , Figure 2). In addition to Winkler extraction, we carried out an active colony search in forests. It yielded an additional 94 queens that showed a highly consistent result in terms of the relative abundance of queen morphs (Figure S2).



**Figure 2:** Occurrence (a) and abundance (b) of queen morphs in forests and parks. Pie chart size is proportional to sample size. Note that small and medium parks were pooled. Panel (a) shows the number of sites where each morph (winged vs apterous) was found, i.e. their occurrence, per habitat type (forests vs parks, top) and decomposed according to forest fragmentation level or park size (bottom). Apterous queens occurred in only two large forests while they occurred in eight parks. Panel (b) shows the number of queens of each morph i.e. their abundance, per habitat (top) and fragmentation level or size (bottom). Apterous queens were more abundant in parks than in forests (Fisher's exact test,  $p=0.0008$ ).

The analysis above compares site types but does not consider their variability, which is shown in Figure 3. Apterous queens represent 32.9 +/- 36.0% of queens in parks versus 3.9 +/- 10.4% in forests (GLM, deviance = 11.59,  $p < 0.001$ ). Among forests, apterous queens were only found in large forests (GLM, deviance = 12.88,  $p = 0.002$ ), with a proportion of 9.7 +/- 15.3% of the queens. On the contrary, apterous queens were equally abundant in parks of all size (38.1 +/- 44.8% and 27.6 +/- 27.0% of queens are apterous in large and medium+small parks, respectively, GLM, deviance = 1.23,  $p = 0.267$ , Figure 3).



**Figure 3:** Proportion of apterous queens according to (a) habitat types, and (b, c) habitat type and fragmentation/size. Note that small and medium parks were pooled. Apterous queens are more abundant in parks than in forests (GLM, deviance = 11.59,  $p < 0.001$ ), and in forests they are more abundant in large forests than in medium or small forests (GLM, deviance = 12.88,  $p = 0.002$ ).



**Table 1:** Number of each morph of queens for each site

Site	Habitat	Fragmentation or Size	Number of <i>M. graminicola</i> workers	Number of apterous queens	Number of winged queens
CEY	Forest	Low	105	0	4
FOC	Forest	Low	229	2	4
FON	Forest	Low	9	0	0
GAM	Forest	Low	278	0	8
LAR	Forest	Low	192	5	15
NSL	Forest	Low	19	0	1
PLF	Forest	Low	49	0	3
SGL	Forest	Low	0	0	0
TAV	Forest	Low	0	0	0
VIL	Forest	Low	0	0	0
BOU	Forest	Medium	69	0	1
CES	Forest	Medium	216	0	6
CSM	Forest	Medium	111	0	0
GIF	Forest	Medium	255	0	27
LIM	Forest	Medium	78	0	7
MAR	Forest	Medium	36	0	2
MEG	Forest	Medium	11	0	0
MOR	Forest	Medium	247	0	5
BAN	Forest	High	119	0	1
BOL	Forest	High	7	0	0
COU	Forest	High	3	0	0
EVC	Forest	High	56	0	1
MES	Forest	High	19	0	0
SCA	Forest	High	37	0	8
ANC	Park	Large	197	0	2

BER	Park	Large	41	0	0
BUC	Park	Large	827	1	2
CBM	Park	Large	75	0	6
GBR	Park	Large	55	0	5
MNC	Park	Large	212	1	2
MON	Park	Large	90	1	0
PLA	Park	Large	1008	2	0
CAR	Park	Medium	20	0	1
CDN	Park	Medium	79	0	0
HEA	Park	Medium	39	0	0
LEO	Park	Medium	24	0	0
MAG	Park	Medium	370	2	4
MSS	Park	Medium	38	0	1
NDH	Park	Medium	45	1	1
ODP	Park	Medium	19	1	1
SAO	Park	Medium	90	0	0
GEB	Park	Small	263	3	2
HEG	Park	Small	1	0	0
HER	Park	Small	1	0	0
JLT	Park	Small	37	0	0
MAL	Park	Small	74	0	1
MAS	Park	Small	152	0	0
OLB	Park	Small	23	0	0
PDG	Park	Small	139	0	0

## DISCUSSION

Multiple forces influence the evolution of dispersal, and the study of species with dispersal polymorphism can provide a better understanding of this evolution. Our study suggests an evolutionary response of an ant species with a marked genetic dispersal polymorphism to habitat fragmentation. We observe more apterous queens in parks (high fragmentation) than in forests (low fragmentation). Park size had no effect on apterous queens' abundance. In contrast, while forests with high and medium-levels of fragmentation lacked apterous queens, low fragmented forests did harbour apterous queens, albeit at a lower level than parks. This pattern may be explained by the predominance of alternative evolutionary forces in the various environments, with parks selecting against dispersal and large forests selecting for competitiveness.

Parks are fragmented habitats. They are heterogeneous, with some habitats favourable to *M. graminicola* (closed and humid environments) intertwined with less favourable habitats (open lawn, closed bush, flower patches, paths, etc), and they are surrounded by highly inhospitable city environments (streets, buildings) where survival is unlikely. This likely selects against long dispersal, especially in ants where queens are relatively poor fliers that disperse rather randomly. Because dispersal polymorphism is genetically mediated in *M. graminicola* (Buschinger, 2005), our study provides a new animal case of fragmented habitat adaptation through dispersal evolution. This decrease of dispersal in fragmented habitat supports our hypothesis that fragmentation, by creating spatial heterogeneities and increasing the costs of dispersal, counter-selects more dispersive strategies (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999; Duputié & Massol, 2013). Indeed, in our case, winged queens risk dispersing outside of parks and in totally inhospitable environments where they are strongly counter-selected. This role of dispersal costs associated with spatial heterogeneities is congruent with theoretical works (Hastings, 1983; Travis & Dytham, 1999; Duputié & Massol, 2013; Parvinen *et al.*, 2020) as well as others empirical studies. In another ant species, *L. canadensis*, apterous queens were more abundant in small and isolated forests than in larger forests (Heinze, 1993). Similar results were obtained for the bug fritillary butterfly *Procllossiana eunomia* (Schtickzelle *et al.*, 2006), the dune wolf spider *Pardosa monticola* (Bonte *et al.*, 2006)

or the weed *Crepis sancta* (Cheptou *et al.*, 2008), with fewer dispersal events in more fragmented habitats for the former, fewer dispersal behaviour of tiptoe for the second and a higher proportion of heavy non-dispersing seeds for the latter.

In contrast to parks, large forests essentially consist of habitats that are favourable to *M. graminicola*. Consequently, there is little risk to disperse to unfavourable environments and this selects for dispersive strategies in forests. However, we found a few apterous queens, but in large forest patches only. This may be because large favourable habitats may select for competitive strategies. Indeed, a laboratory experiment shows that *M. graminicola* colonies founded by a queen with workers survive more and grow faster than colonies founded by a solitary queen (*pers com*). This is congruent with several studies that show that in case of polymorphism, the competitive strategy is found in large patches (Massol *et al.*, 2011; Parvinen *et al.*, 2020; Finand *et al.*, 2022). However, seven apterous queens only were found, and in two forests only, hence caution is required. An alternative explanation is that queen polymorphism is maintained in all populations, with a low abundance of apterous queens in all forests, and that we found some in two large forests by chance. Queen morphs are genetically mediated (Buschinger, 2005) and the development of genetic markers will allow dramatically increasing sample size by using the many workers sampled instead of queens.

High fragmentation usually decreases dispersal, as supported by our results, yet other forces can yield the opposite effect of an increase in dispersal with increased fragmentation. For instance, fragmentation may increase inbreeding and kin competition due, in part, to the reduction in habitat size. Also, it may increase temporal variation of the environment. These forces select for more dispersal as shown in several theoretical works (Hamilton & May, 1977; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Gandon, 1999; Duputié & Massol, 2013; Cote *et al.*, 2017; Oldfather *et al.*, 2021; Finand *et al.*, 2022) and also for Nuthaches (Matthysen *et al.*, 1995) or for fruit flies (Tung *et al.*, 2018).

Our sampling protocol is such that the sampling year (2020/2021) and the habitat type (forests/parks) are correlated. However, this cannot explain the observed pattern because colonies live several years so that the queens, we sampled were likely

a mix of queens of varied ages, which smoothes out the potential inter-annual variation. In addition, colony growth is slow, and colonies do not produce sexuals in their first year, which also reduces the year effect.

Our study reveals that habitat fragmentation affect queen dispersal in our model ant species, and particularly that parks harbour more apterous queens than forests even though winged queens remain predominant in all habitats. Limited dispersal could threaten the maintenance of the metapopulation by reducing genes flows and increasing inbreeding, thereby making each patch more sensitive to extinction (Levins, 1969). Moreover, it also prevents the recolonization of empty patches where the population has gone extinct (Pulliam, 1988). Last, it decreases the capacity of species to follow their optimal ecological niches, which may be particularly detrimental in the current context of an increasing speed of global changes. *M. graminicola* was found in abundance (1 to thousands of workers) in almost all the parks sampled, which is therefore paradoxical. Other explanations must be at play such as passive dispersal by humans, walkers, gardeners (Pickering, 2022). Moreover, winged and apterous queens both produce winged males which allows genes flow. Additional works are necessary to quantify more precisely the abundance of queen morphs and determine gene flow between and within sites.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

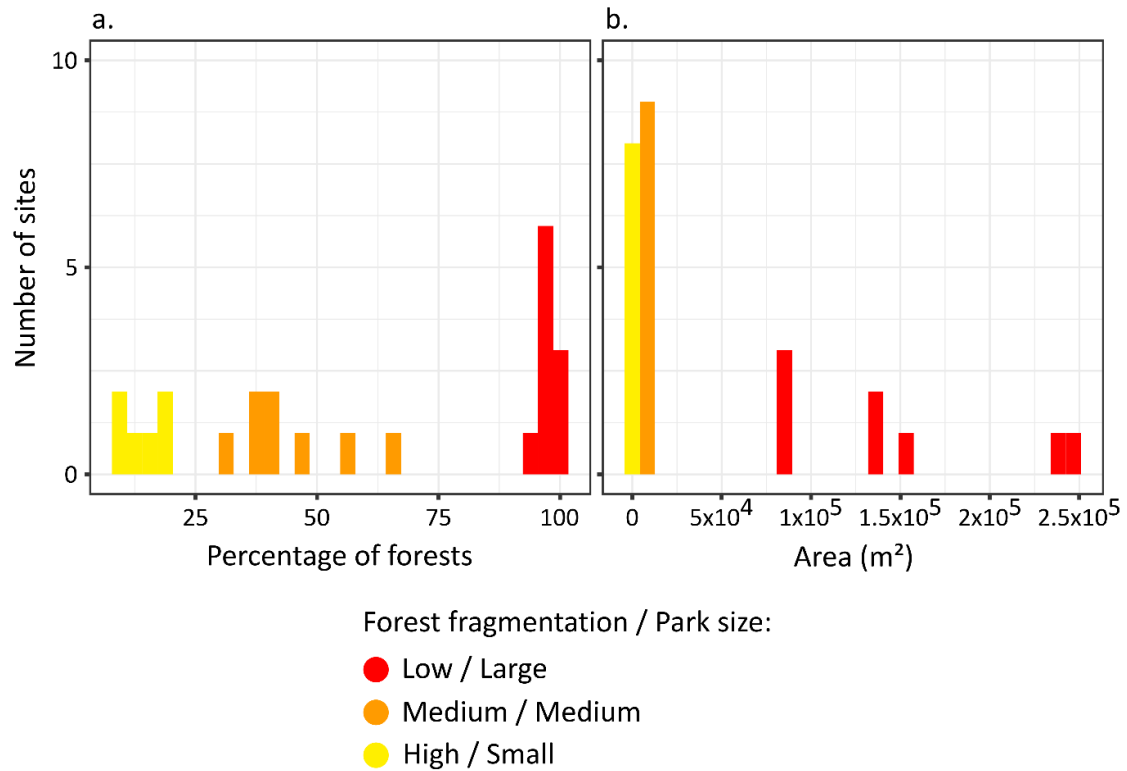


Figure S1: Distribution of a. forest fragmentation and b. park size.

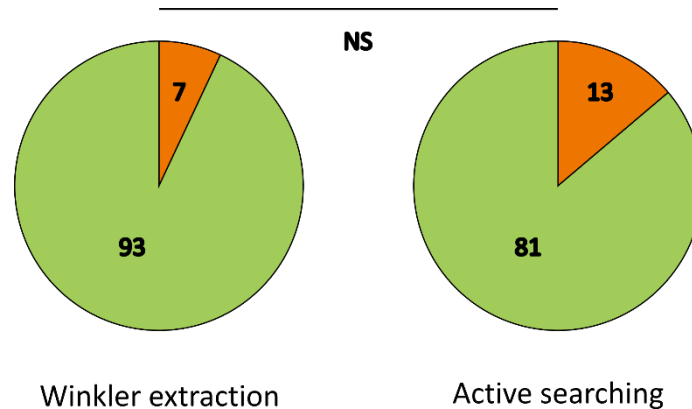


Figure S2: Number of winged and apterous queens found in forests by winkler extraction and by active search. Active search for nests consisted in digging for a few cm under mosses, stones and half-buried broken branches, or even randomly in the soil. It was typically carried out by two persons for one hour, or sometimes by three persons for 40 min. Active search was carried out in all forests but not in parks because it was unsuccessful in the first parks sampled. Overall, Winkler extraction and active colony searches yielded the same proportions of winged and apterous queens (Chi-square, X-squared = 1.762, p = 0.184).

a.



b.



**Figure S3:** Pictures of a. a quadra being sifted b. the winkler device in the lab.  
Credits: Basile Finand





## Composition des communautés de fourmis en réponse à la fragmentation de l'habitat

Les chapitres 1, 2, 3 évoquent les différentes réponses des espèces à l'échelle des populations face à la fragmentation de l'habitat. Un changement d'échelle est effectué dans ce chapitre 4 afin de mieux comprendre les implications de la fragmentation de l'habitat sur les communautés et plus particulièrement les métacommunautés. Pour cela, j'ai utilisé le même échantillonnage effectué dans le Chapitre 3 qui nous a permis d'avoir, en plus de *M. graminicola*, les communautés de fourmis vivant dans la litière des forêts autour de Paris, milieu peu fragmenté, et des parcs Parisiens, milieu très fragmenté. Cet échantillonnage permet de répondre à plusieurs problématiques :

- Est-ce que la fragmentation de l'habitat affecte la diversité alpha, bêta et gamma des communautés de fourmis en région Parisienne ?
- Est-ce que les variables locales, comme la taille du fragment ou son isolement, affecte également ces communautés ?
- Quels mécanismes liés à la dynamique des métacommunautés sont en jeu ?

**TITLE:** Spatial variation of diversity and community composition of ants in response to habitat fragmentation

**AUTHORS:** Basile Finand, Thibaud Monnin, Céline Bocquet, Angélique Bultelle, Pierre Fédérici, Léa Darmedru, Solène Gouffault, Joséphine Ledamoisel, Nicolas Loeuille Sorbonne Université, Université Paris Cité, Université Paris Est Créteil, CNRS, INRAE, IRD, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618), 75005 Paris, France

**ABSTRACT:**

Fragmentation, by reducing and isolating habitat, is a major cause of biodiversity decline. In a metacommunity context, several paradigms can explain the diversity and community structure like patch dynamic, species sorting, mass effect or neutral paradigm. Ants are a convenient taxon for understanding the mechanisms. They are widely distributed in many habitats, fragmented or not fragmented, and are diverse in their life history traits and in particular their dispersal strategies. By comparing litter ant communities from forests and urban parks, i.e. lowly and highly fragmented environments, respectively, we seek to understand the effect of habitat fragmentation on metacommunity composition. We sampled a total of 29 species of ants. 23 species occur in highly fragmented urban parks, and 20 species occur in the lowly fragmented forests. 14 species are common to both habitats. The species richness is higher in parks than in forests. The difference in species composition is very marked between the two environments, with a majority of turnover. Locally, fragmentation has no effect on species richness and beta diversity in forests and parks. However, a decrease in the size of the parks reduces species richness and changes the communities with a majority of turnover. The pattern in forests indicates a very high mass effect with high dispersal, whereas species sorting may be the major mechanism in parks.

**KEYWORDS:** Ants, Fragmentation, Turnover, Communities, Urbanisation, mass effect, species sorting

## INTRODUCTION

Besides natural causes of habitat fragmentation, the enormous Human-made increase in habitat fragmentation is the major threat on biodiversity (Haddad *et al.*, 2015). It is characterised by a reduction in total habitat size, an increase in patches number, a decrease in the size of each patch and an increase in patch isolation (Fahrig, 2003). Increasing urbanisation, agriculture, transportation infrastructures (roads and railways) are the main human factors increasing fragmentation. This increase in habitat fragmentation impacts dispersal between populations with direct effects on individual and gene flows, resulting in population declines and reductions in genetic variability (Hastings, 1983; Young *et al.*, 1996; Travis *et al.*, 2013). Cities are a good example of a highly fragmented habitat as parks, a favourable habitat for numerous species, are surrounded by a very hostile matrix of roads and buildings.

Habitat fragmentation creates metacommunities, which is a set of communities connected to one another through dispersal. Biodiversity on these more or less isolated patches was first theorised in the context of island biogeography (MacArthur & Wilson, 1967), where islands receive species from the continents, with more remote and smaller islands receiving fewer species than closer and larger islands. In a fragmented urban habitat context, for example, small parks represent islands and large parks, or nearby forests, represent continents. Predictions about the dynamic of metacommunities have been developed by Leibold *et al.* (2004). Several mechanisms have been identified depending on the species and environmental characteristics. When the environment is constant, the predominant paradigm for explaining species diversity is patch dynamics, where biodiversity depends on the capacity of colonization and competition of species through dispersal and extinction processes. Colonizing species can move to and establish populations in patches where competing species cannot go (Tilman, 1994). Habitat fragmentation, by destroying and isolating habitat, should favour colonising species while disadvantaging the most competitive species and thus lowers the richness of the habitat. When the environment is variable between patches, two dispersal-dependent mechanisms take place. When dispersal is restricted, species diversity is explained by the paradigm of species sorting. In each patch, the species whose ecological

requirements, i.e. the ecological niche, best match the local environment will competitive exclude the other species. However, when dispersal between patches is higher, the paradigm of mass effect (Mouquet & Loreau, 2003) intervenes. It states that some less adapted species can survive in small numbers if their local populations are constantly resupplied from other patches where they are well adapted, like source-sink dynamics. Given the same diversity and habitat heterogeneity at the regional scale, species sorting yields a lower species richness per patch than mass effect. However, when dispersal is very high hence mass effect is very strong, the metacommunity behaves like a single patch so that the species best adapted to its average environment wins the competition and excludes the other species in all patches, which results in a reduction in species richness. The increased fragmentation of the habitat, by increasing the isolation of patches, should favour the process of species sorting and thus lowers the local species richness. The last paradigm is the neutral theory which is very similar to island biogeography. The environment is constant and species do not differ in their abilities, therefore diversity only depends on the loss of species through emigration and extinction on the one hand, and the gain of species through immigration and speciation on the other hand (Hubbell, 2001). Species sorting favours a turnover of species between patches whereas mass effect, patch dynamics and neutral theory favour nestedness.

Insects, and particularly ants, are very suitable taxa for the study of habitat fragmentation. Ants have colonised all terrestrial environments except the poles, comprise over 15 000 species worldwide, and weight an estimated 12 megatons (Schultheiss *et al.*, 2022). They have an important impact on ecosystems by dispersing seeds, pollinating, participating in nutrient cycles, structuring the soil, and participating in food chains. Furthermore, their life history traits are variable between species. Some variable traits are strongly related to their dispersal abilities (size of individuals, presence or absence of wings) and competitiveness (size of colonies, diet) which are keys for diversity variations within metacommunities. Ants are abundantly present in cities as well as in the countryside, which allows studying the effect of habitat fragmentation on their communities. Indeed, most species need green spaces to live, which makes the city

a very fragmented habitat compared to the countryside, even if some species can live in built areas. Several empirical studies have shown that urbanisation and habitat fragmentation affect the species richness of ants, with a decrease in species richness as urbanisation increases and a change in community composition (Theunis *et al.*, 2005; Pacheco & Vasconcelos, 2007; Leal *et al.*, 2012; Carpintero & Reyes-López, 2014; Ješovnik & Bujan, 2021).

In this study, we investigate the impact of habitat fragmentation on ant communities at different scales by comparing forest communities (lowly fragmented habitat) and urban communities (highly fragmented habitat) in the Paris area. We measured community differences between the two habitats, and the effects of the two main components of fragmentation, isolation and patch size, within each habitat. We hypothesise that increasing fragmentation decreases species richness and changes community structure, with more turnover than nestedness due to a high species sorting and a low mass effect. At the local scale, increasing isolation of patches and small patch size should have the same effect.

## **MATERIAL AND METHODS**

### *Site selection*

At a regional scale, to have highly and lowly fragmented habitats for litter ants, we sampled 24 Parisian parks and 25 forests around Paris, respectively (Figure 1). The forests are a lowly fragmented environment because they are a favourable habitat for litter ants and are surrounded by a matrix of less favourable habitats yet that can still host these ants, e.g. hedges around fields or private gardens. On the contrary, parks are islands of favourable habitat (woods and shrubs) surrounded by a matrix that is in part little favourable (open lawns and meadows) but for the largest part completely hostile (roads and buildings).

At a local scale, we measured fragmentation as the quantity of forested habitats within a 1 Km radius around the sampling point (centre of the transect) in forests, or as the quantity of green areas (parks) within a 1 Km distance around the park boundaries

for parks. In addition, we measured parks size as their boundaries are well defined, unlike forest patches.

We selected forest patches ( $n = 24$ ) of three fragmentation classes (Figure 1a). Lowly fragmented forest ( $n = 10$ ) had between 75 and 95% of forest cover (in the 1 Km circle), medium fragmented forests ( $n = 8$ ) had between 30 and 70% of forest cover, and highly fragmented forests ( $n = 6$ ) had less than 5% of forest cover. We used the database BD Forêt® Version 2.0 from the Institut national de l'information géographique et forestière of France (IGN, <https://inventaire-forestier.ign.fr/carto/afficherCarto/V2>, last visit: 19/07/2022) to assess the cover of forests. Forests classes are evenly distributed around Paris and are spatially well separated from one another to represent independent points (mean distance =  $52.1 \pm 23.7$  Km, min = 6.4 Km, max = 122.1 Km).

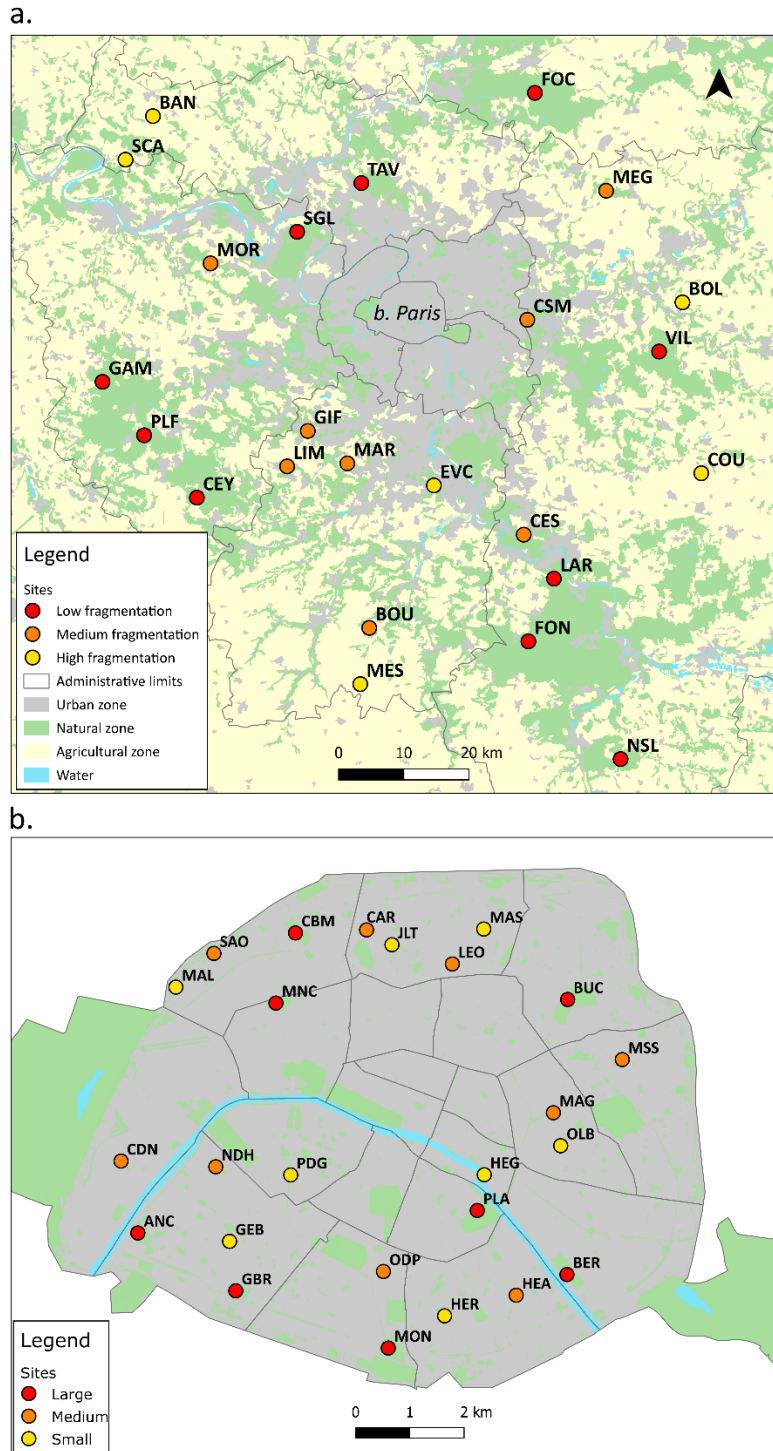
Similarly, we selected parks ( $n = 25$ ) of three size classes (Figure 1b). Large parks ( $n = 8$ ) measured between 80 000 and 250 000 m<sup>2</sup>, medium parks ( $n = 9$ ) measured between 5 000 and 12 000 m<sup>2</sup>, and small parks ( $n = 8$ ) measured between 500 and 2 000 m<sup>2</sup>. As for forests, we selected parks that were distributed evenly inside Paris and spatially separated to represent independent points (mean distance =  $4.9 \pm 2.1$  Km, min = 552 m, max = 9.5 Km).

### *Sampling*

We sampled forests between May and July 2020, between 11am and 4pm, on rainless days. We distributed 12 quadrats of one square meter, equally spaced every 9 m, along a transect of 100 m. We collected the litter and superficial soil on each of the 12 quadrats independently. We extracted the organisms using the Winkler extraction method (Agosti *et al.*, 2000). We detail the procedure below.

We sampled parks between May and August 2021, between 11am and 4pm, on rainless days. To compare the same ant communities in forests and parks, we targeted park areas with litter for sampling, i.e. areas under trees or shrubs. We purposefully placed the 12 quadrats into these areas and distributed the quadrats throughout the park as much as possible. One park (OLB) was so small that only five quadrats could be placed and sampled, and owing to a disturbance only ten quadrats were sampled in

another park (MAS). The sampling and extraction protocols were the same for parks and forests.



**Figure 1:** Map of sampling sites in a. forests and b. parcs. Colors show level of fragmentation for forests and patch size for parks.

For each quadrat, we sifted the litter and the first centimetre of soil using 1 cm<sup>2</sup> sieves (Figure S1a.). This removed leaves, twigs and stones and retained the soil and organisms including ants. We kept what passed the sieve in large plastic bags until we returned to the laboratory. There, we moved the litter to sieve bags that were hanged in a Winkler extractor for 48 hours (Agosti *et al.*, 2000, Figure S1b.). As the litter gradually dried out, organisms moved away and fell into an alcohol-filled collecting vial. This method permits to sample all ant foragers present in the litter, parts of colonies that nest in the litter or superficially in the soil, and all the macrofauna living here.

We sampled litter ants in forests in 2020 and in parks in 2021. Thus, the year of sampling and the habitat type are correlated. However, given that ant queens and colonies live several years and that the sampling was done during the same season, the year of sampling likely had little effects and our data allows testing the effect of fragmentation.

#### *Identification of ant species*

We identified the ants at the species level using a binocular microscope and three identification keys (Blatrix *et al.*, 2013) (Seifert, 2018) (Galkowski & Lebas “Identification des *Myrmica*”, unpublished). In addition, we were advised by Xavier Espadaler for identifying *Temnothorax* and *Hypoponera*, and *Tetramorium* were identified by Bernard Kaufmann.

#### *Analyses*

Statistical analyses were done with R v3.6.2 (R Core Team, 2016). We checked that our sampling was sufficient to sample the litter ant biodiversity with rarefaction curves and chao analysis using the vegan package. We studied alpha diversity as a function of fragmentation at the regional scale (forests vs. parks) and at the local scale (parks of varied size, forests of varied fragmentation) by computing species richness and the Shannon index, to determine whether communities are homogenous or with dominant species using ANOVAs. We checked that the data complied with application



conditions, and log transformed them when normality or homoscedasticity were not satisfied.

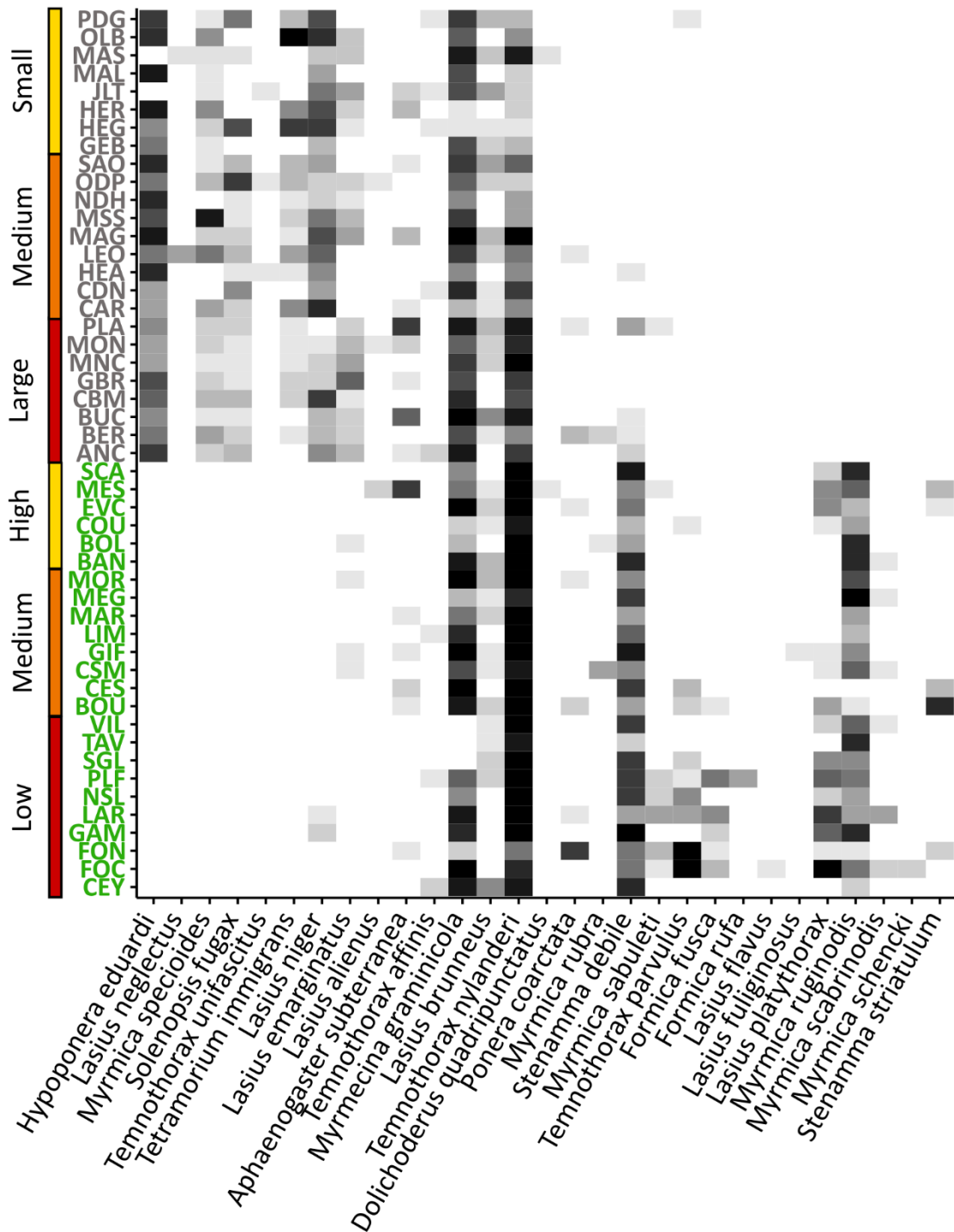
We analysed beta diversity with Jaccard's dissimilarity index because our sampling method is qualitative but is quantitatively weaker. Indeed, we can recover whole colonies of species nesting in the litter or superficially in the soil, which artificially increases their abundance compared to species nesting deeper in the soil and for which we collect a few foragers only. We performed db-RDA, RDA on dissimilarity distances, to assess if our environmental factors affect dissimilarity between our communities (Legendre & Anderson, 1999) . We used ANOVAs to test significance using the vegan package.

## RESULTS

We collected and identified 36 361 ants from 12 genus and 29 species. The abundance of individuals is similar in forests and parks (18 094 and 18 267 ants, respectively). Similarly, the number of species recovered per habitat type is comparable (Figure 2, 23 species in forests and 20 species in parks). 14 species occurred in both parks and forests, while 9 species occurred in forests only and 6 species occurred in parks only (Figure 2).

### *Sampling effort*

The rarefaction curves and the chao analysis show that the sampling was sufficient to estimate the litter ants biodiversity (Figure S2). Indeed, we sampled on average 95.19 +/- 25.41 % of the theoretical number of species in forests and 91.13 +/- 13.12 % in parks. Only two forests (CSM and GIF) and three parks (HEA, HEG and PDG) have a percentage of observed species that represent less than 80% of the theoretical number of species. However, this theoretical number of species is higher in these sites (around or above 15) than in the other sites (usually around 10, seldom higher than 12) so it may be overestimated. Therefore, we use the observed number of species per site in the analyses.



**Figure 2:** Heatmap of the abundance of ant species depending on sites. Levels of darks show the abundance of species in the site corresponding to the percentage of quadrats where the species was found. On the Y-axis, green sites correspond to forest and grey sites correspond to parcs. Red, orange and yellow are the levels of fragmentation for forests and the patch size for parcs.

*Fragmentation effect at the regional scale (forests vs parks)*

Surprisingly, we found more species with increased fragmentation (F value = 6.67,  $p = 0.013$ ,  $R^2 = 10.6\%$ , Figure 3a.). Indeed, sites of the more fragmented habitat (parks) support an average of  $8.96 \pm 1.74$  species while those of the lowly fragmented habitat (forests) have an average of  $7.58 \pm 2.30$  species. In agreement with this, the Shannon index is higher in the more fragmented environment showing a higher diversity with more dominant species (T value = 2.808,  $p = 0.007$ ,  $R^2 = 13\%$ , Figure 3b.).

Fragmentation also influences the species composition of ant communities (F value = 28.47,  $p = 0.001$ ,  $R^2 = 37.7\%$ , Figure 3c.). The two communities are clearly different, with 89% of the beta diversity due to turnover (Jaccard index = 0.517, Figure 2).

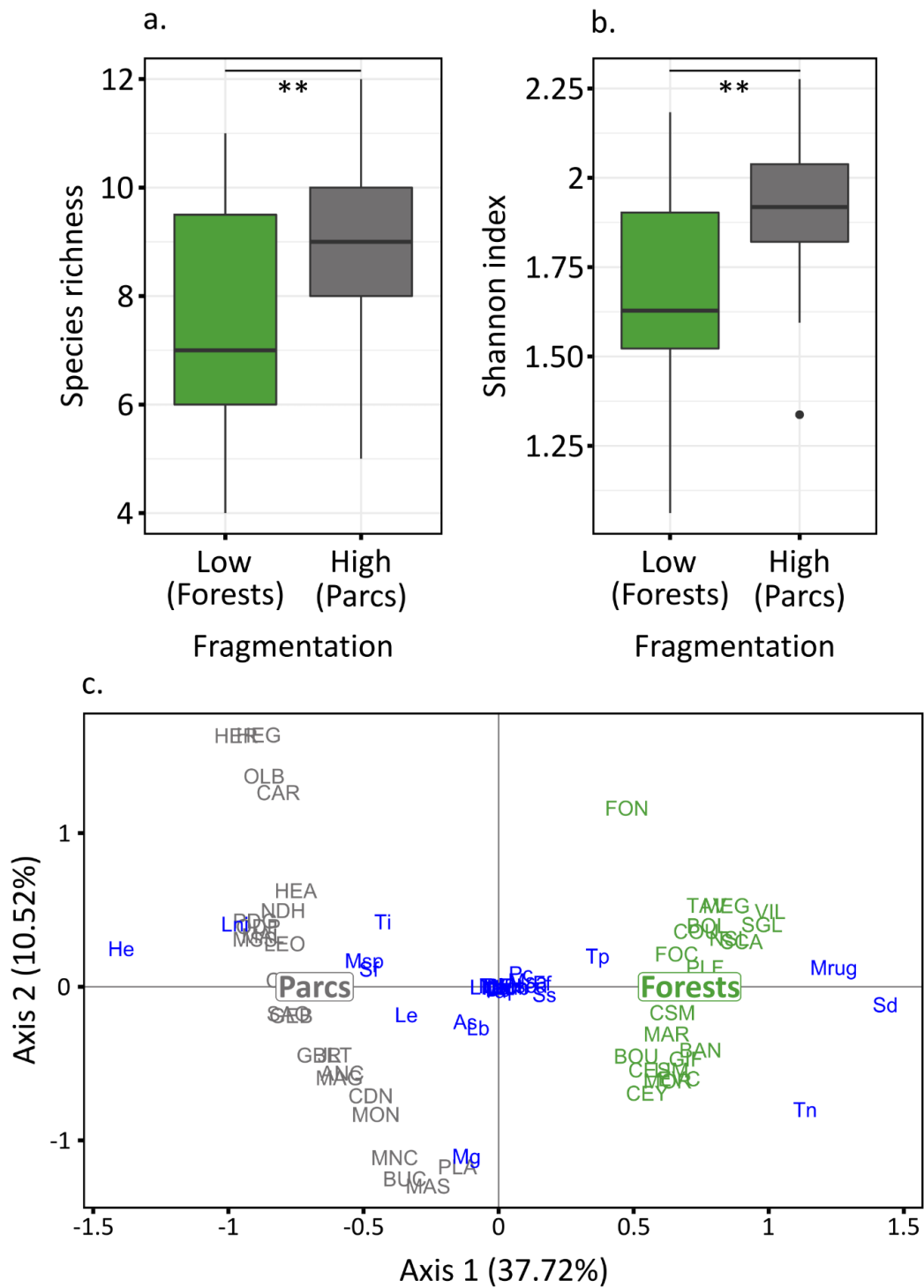
*Fragmentation effect at local scale*

The fragmentation level at the local scale has no effect. In forests, it does not affect species richness (F value = 0.17,  $p = 0.84$ , Figure 4a.), Shannon index (F value = 0.488,  $p = 0.62$ , Figure 4b.) or the composition of ant communities (F value = 1.37,  $p = 0.128$ , Figure 4c.). Similarly, for parks where it also does not affect species richness (t value = -1.677,  $p = 0.107$ ), Shannon index (t value = -1.866,  $p = 0.075$ ) or ant communities composition (F = 0.77,  $p = 0.69$ ).

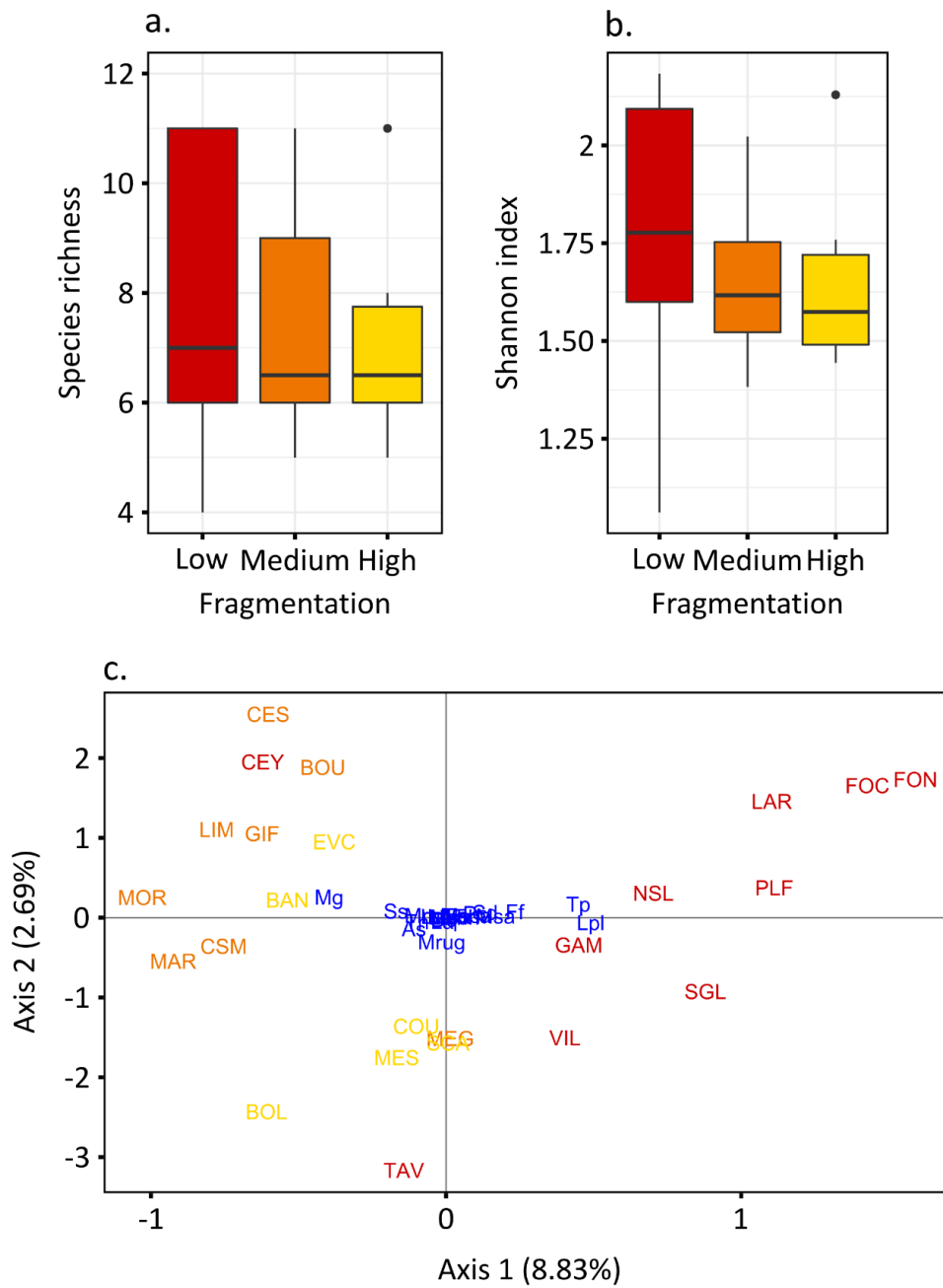
*Effect of park size*

As expected, larger parks harbour more species than smaller parks (F = 3.74,  $p = 0.039$ ,  $R^2 = 0.19$ , Figure 5a.). The effect is significant between small and large parks (pairwise comparison: large-medium  $p = 0.21$ , medium-small  $p = 0.57$ , large-small  $p = 0.03$ ). Large parks have on average  $8 \pm 2.7$  species, medium parks have  $7.38 \pm 2.07$  species and small ones have  $7.17 \pm 2.14$  species. Patch size has a marginal influence on the Shannon index (F value = 2.83,  $p = 0.081$ , Figure 5b.).

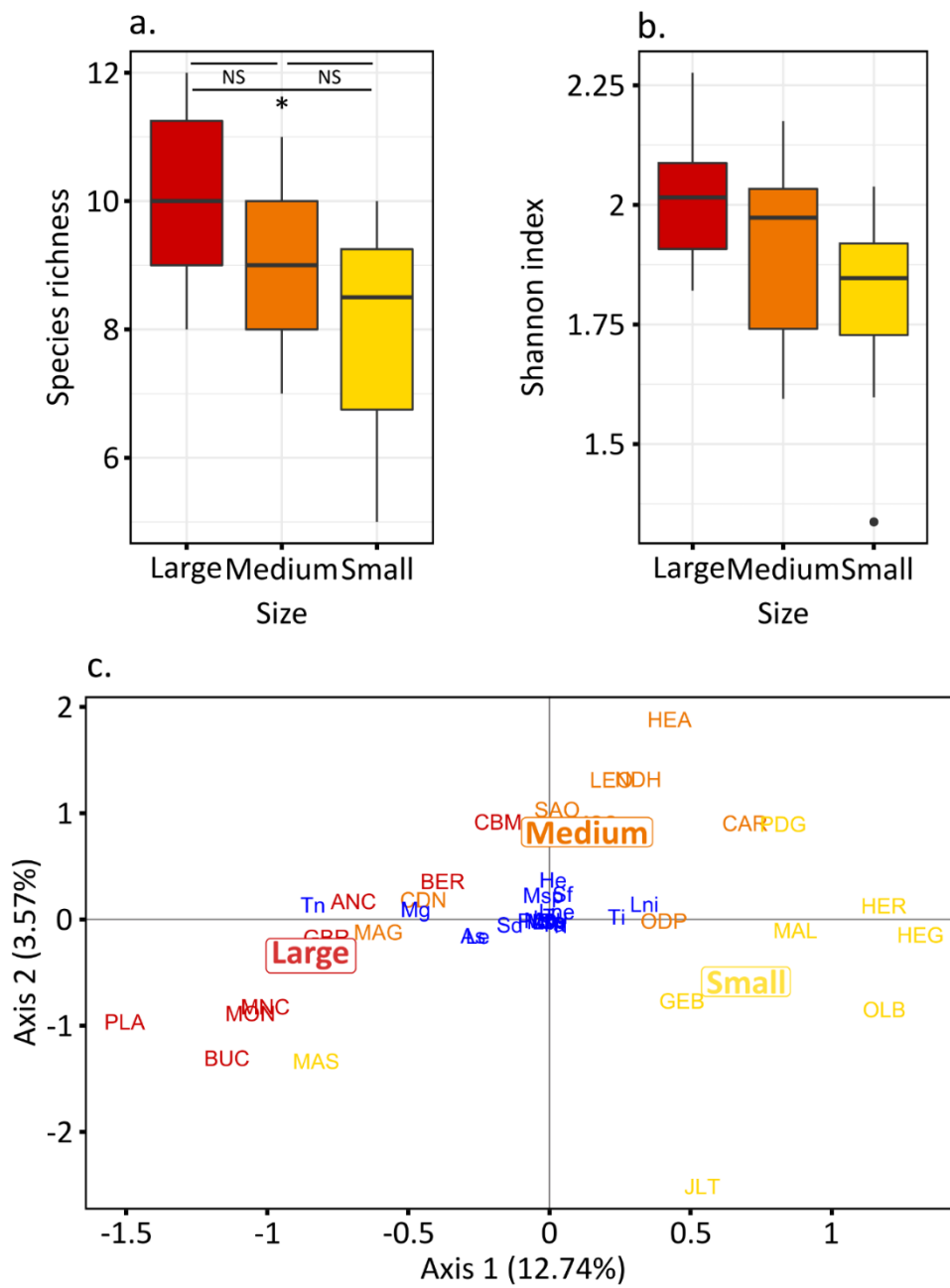
Patch size also affects ant communities (F value = 2.14,  $p = 0.008$ ,  $R^2 = 16.3\%$ , Figure 5c.). The beta diversity is composed of 100% of turnover between large and medium parks, 84% between medium and small, and 93% between large and small (Jaccard index large-medium = 0.222; medium-small = 0.278; large-small = 0.450).



**Figure 3:** a. and b. Alpha and c. beta diversity depending on the level of fragmentation at regional scale. For c. blue letters are species. a. species richness. b. Shannon index



**Figure 4:** a. and b. Alpha and c. beta diversity depending on fragmentation with a radius of 1km in the lowly fragmented habitat forests. For c. blue letters are species. a. species richness. b. Shannon index. For c, colors represent levels of fragmentation but are not represented du to the no-significance (red = low, orange = medium, yellow = high).



**Figure 5:** a. and b. Alpha and c. beta diversity depending on patch size in the highly fragmented habitat parcs. For c. blue letters are species. a. species richness. b. Shannon index

## DISCUSSION

Our results show that fragmentation influences species richness at the metacommunity scale, as well as spatial variation in community diversity and composition. Surprisingly, gamma diversity is stable and species richness per site increases with the increase in habitat fragmentation (higher in parks than in forests). The changes in communities' composition are mainly due to turnover. At a local scale, fragmentation within a 1 Km radius does not affect species richness and communities' composition in either habitat. However, the size of parks influences species richness, which is lower in smaller parks, and affects the composition of the communities with species turnover.

The finding that the number of species per site are higher in parks than in forests was not expected. The metacommunity paradigm that can explain a stable gamma and a higher alpha diversity in more fragmented habitats is a strong mass effect (Mouquet & Loreau, 2003; Leibold *et al.*, 2004). It predicts that when there is high dispersal between patches, as may be the case between forests, species experience an average environment and the species that is most adapted to it wins the competition in the metacommunity, yielding a low alpha diversity per patch and a low total gamma diversity (the same species thrive all forests). In contrast, when dispersal is low between patches, as may be the case between parks, competition occurs independently within each patch and different species may survive in each, which increases alpha and gamma diversity. This increases turnover between patches as observed in our data. This is even more likely given that parks, made for human leisure, differ more from one another than natural forest patches do.

This strong mass effect in forests is supported at the local level. Indeed, there is no difference in species richness and species composition between our forests, even for the most fragmented ones. This suggests a high degree of dispersal between forests, which homogenises the communities. It is plausible because the matrix separating forests is less hostile than the one separating parks. Indeed, field hedges, road sides and private gardens may connect forests by a network of trees and shrubs producing leaf litters and facilitating the dispersal of ants. Another, nonexclusive, explanation is that

even the most fragmented forests are not fragmented enough for our ants and that mechanisms such as island biogeography theory or patch dynamics maintain ant diversity with mass effect.

In urban areas, on a park scale, species richness is lower in smaller parks and community composition is different due to high turnover. This pattern is characteristic of higher species sorting in smaller parks (Mouquet & Loreau, 2003; Leibold *et al.*, 2004). The most competitive species in each park exclude the others, and with low dispersal no or few species come through immigration. By lowering the size, immigration is further reduced because of the difficulty of the species to find them, accentuating the effect. This results in low alpha diversity and high species turnover between parks. The low dispersal between parks can be explained by the very hostile matrix that surrounds them.

The fact that smaller parks harbour fewer species than larger parks has been observed in many other studies. This is the case in other ant communities. Parks located in peri-urban residential areas and therefore less isolated have more ant species than parks located in highly urbanised areas (Pacheco & Vasconcelos, 2007) and in the city, large parks have more alpha diversity (Carpintero & Reyes-López, 2014). These effects have also been found in forests (Leal *et al.*, 2012), and in contrast with our results. Other taxonomic groups have shown similar responses. In zooplankton under experimental conditions, the most isolated communities have less diversity due to a lower dispersion (Steiner & Asgari, 2022). A decrease in the mass effect is therefore observed as in our urban ant metacommunity. For anurans, isolated forests have less species richness than continuous ones (Ramalho *et al.*, 2022).

Our data also suggest that the habitat amount hypothesis does not fit with our metacommunities. This theory postulates that it is the amount of habitat around the sampling point that influences species richness and not the size or isolation of the patch (Fahrig, 2013). Fragmentation, being calculated as the amount of habitat within a 1 Km radius, has no effect on the composition of our communities in forests and in parks. This suggests that it is not the total habitat around our patch but the size of the patch itself that structures our ant communities. But this should be taken with caution as the total



area depends on the size of the park. Further analysis is needed to confirm these results. This hypothesis is still debated because it has not been observed in other systems (Haddad *et al.*, 2017), while several species respond better to this hypothesis (Watling *et al.*, 2020).

Our results show that several ant species vary markedly in abundance between the two environments or are present in one of them only. It would therefore be interesting to understand which functional traits are selected for in our two environments. In particular, this would allow for a better discussion of the dynamic patch paradigm, which states that competitive species are more likely to be lost in fragmented habitats. Dispersal capacities is key to the dynamics of metacommunities for almost all paradigms. Ants have two very different dispersal strategies. One is based on dispersal by flight and the other one is based on dispersal by walk, resulting in markedly different dispersal distances. It would be interesting to study whether our environmental variables select for one strategy or the other. Another way to study the dispersal ability of species is to look at the size of the queens. For flight-dispersing queens, a larger size is characteristic of a longer dispersal distance (Helms, 2018). The competitive ability of species, which is key in the patch dynamics paradigm, could be studied by different ways. For example, a large colony size, or the presence of individuals specializing in competition (protection or foraging), are important factors for competition. A large colony, or a colony with specialised individuals, will be able to recover more resources. Other studies have already shown that these traits can be important in ants (Nooten *et al.*, 2019) but also other taxonomic groups like wild bees (Villalta *et al.*, 2022).

Our study shows that the impact of fragmentation on communities involves several mechanisms that can operate at several scales or in different habitats. The capacity of dispersal is key in our study showing mass or species sorting effects depending on the habitat. Further study of the dispersal of our ant species would be interesting to confirm the mechanisms of mass effect and species sorting. Furthermore, a study of the competitive capacity of the species would allow us to better situate our results with other metacommunity paradigms such as patch dynamics. It is also

interesting to note that ants respond to the heterogeneity of the environment with more species in more heterogeneous environments (Ribas & Schoereder, 2007; Queiroz, Ribas & França, 2013; Nooten *et al.*, 2019). This could also explain part of our results. It will be interesting to look at the differences in complexity of our forests and parks.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

a.

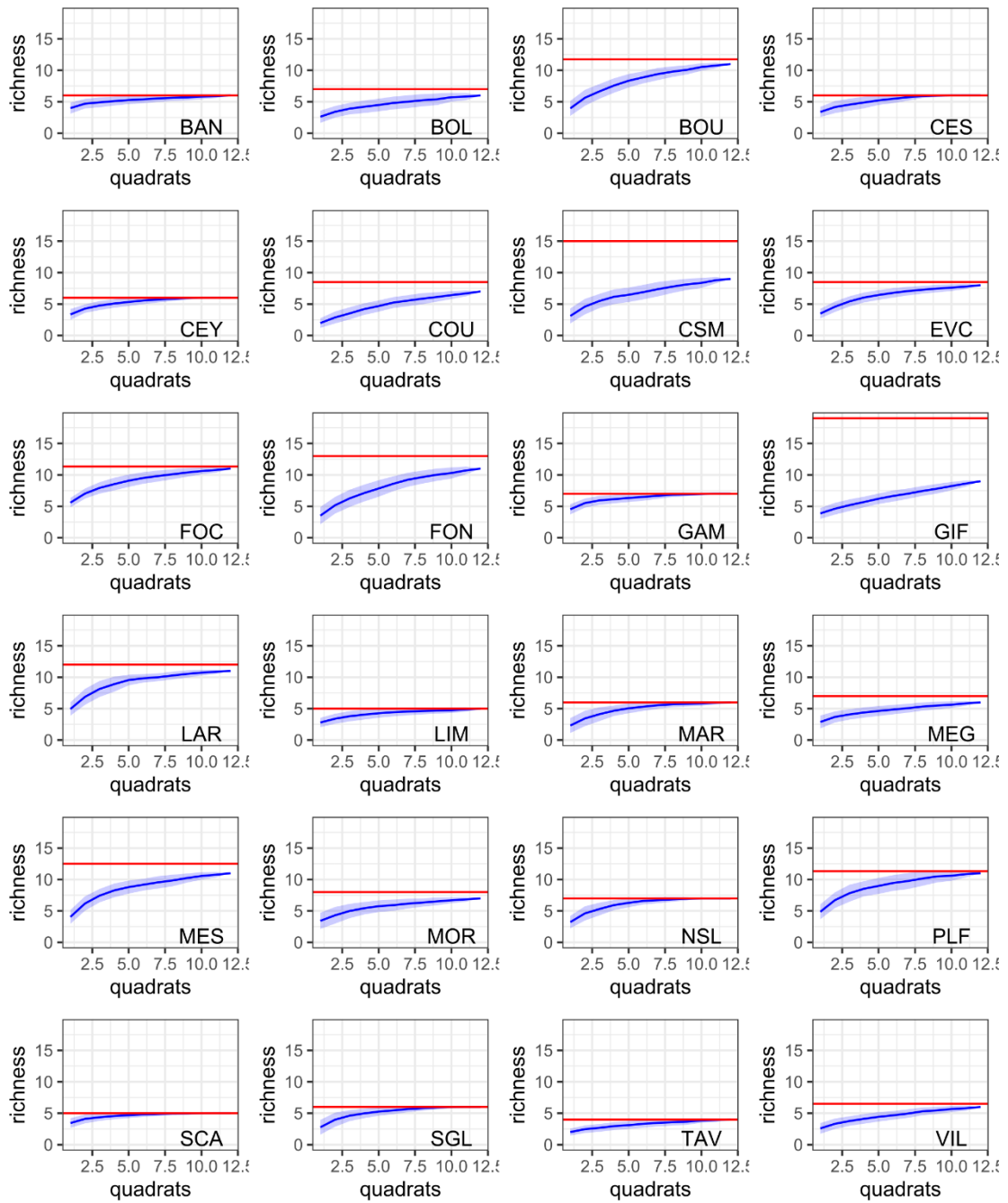


b.

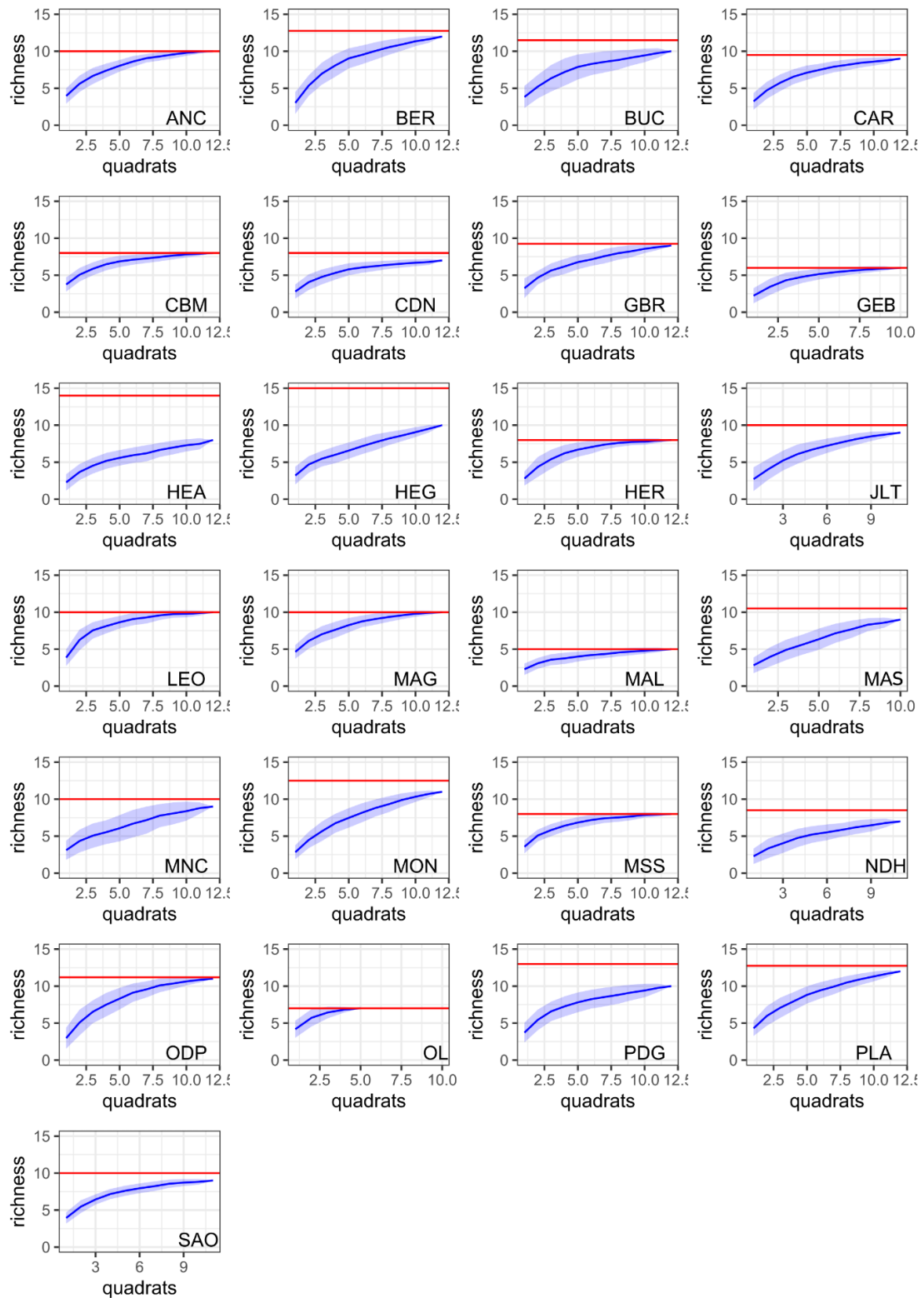


**Figure S1:** Pictures of a. a quadra being sifted b. the winkler device in the lab.  
Credits: Basile Finand

a.



b.



**Figure S2:** Rarefaction curves of a. forests b. parcs. Red line is the theoretical number of species calculated with the chao analysis.



# *Discussion générale et perspectives*

---

Ce travail de thèse a permis d'étudier la réponse des espèces à la fragmentation de l'habitat par une approche multi-échelle de la population à la communauté. Plusieurs outils ont été utilisés : théorie, expérimentations et observations sur le terrain. Un intérêt particulier a été porté sur l'importance de la dispersion qui est un trait d'histoire de vie clé dans l'adaptation à la vie dans un paysage fragmenté. La dispersion a été étudiée sous différentes formes, en terme de distance mais également le fait de disperser seul ou en groupe. Pour cela, les fourmis utilisées dans ce travail ont de nombreux avantages : leurs polymorphismes de dispersion, la présence d'autres traits d'histoire de vie contrasté comme des espèces spécialistes ou généralistes, la facilité d'échantillonnage dans des milieux différents.

La ville de Paris et sa région ont été très intéressantes pour étudier les mécanismes d'adaptation à la fragmentation de l'habitat. Elles offrent des paysages contrastés en terme d'habitat disponible et d'isolement de celui-ci. La ville de Paris héberge plus de 500 parcs, jardins et autres espaces verts favorables à la présence de fourmis. Cela a permis d'avoir une variation de taille de parcs isolés par une matrice fortement hostile aux fourmis et donc de faire varier le niveau de fragmentation. En effet, les zones goudronnées ne sont pas favorable à la majorité des espèces de fourmis et représentent donc une matrice hostile. La région qui entoure Paris est beaucoup moins fragmentée pour nos espèces de fourmis et possède de nombreuses forêts de différentes superficies.

Cette large étude a mis en évidence toute la complexité de l'évolution de la dispersion et des réponses des communautés à la fragmentation de l'habitat. Le chapitre 1 a montré l'importance de la structuration de l'habitat dans les prédictions sur l'évolution de la dispersion. Le chapitre 2 a souligné l'intérêt de disperser en groupe malgré l'impact que cela a sur la distance de dispersion chez les fourmis, montrant un compromis compétition/colonisation. Le chapitre 3 a mis en avant empiriquement le

rôle relatif de chaque force qui influence l'évolution de la dispersion avec une dominance des coûts à la dispersion chez *M. graminicola*. Le chapitre 4 a confirmé l'impact de la fragmentation de l'habitat à l'échelle supérieure, les communautés de fourmis.

### *Evolution de la dispersion dans un paysage fragmenté : entre théorie et pratique*

Théoriquement, la fragmentation de l'habitat en augmentant l'hétérogénéité spatiale, devrait mener à une baisse de la dispersion. Cela a été montré théoriquement (Hastings, 1983; Parvinen *et al.*, 2020) mais également empiriquement (Bonte *et al.*, 2006; Pakanen *et al.*, 2017). Cependant, la fragmentation de l'habitat mène également à une réduction de sa taille et de son isolement. Cela met en jeu de nouvelles forces qui peuvent avoir des effets opposés sur l'évolution de la dispersion comme une augmentation de la compétition entre apparentés ou de la consanguinité (Parvinen *et al.*, 2020). Par exemple, lorsque la capacité de dispersion d'une espèce est dans un compromis avec sa capacité de compétition, il est observé une augmentation de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat (Tilman *et al.*, 1994). Cette étude a été fait en modélisant implicitement la structuration de l'habitat, par une approche de champ moyen. Le chapitre 1 amène une nouvelle consolidation de ces résultats tout en prenant en compte explicitement la structuration de la fragmentation. Il est observé une augmentation de la distance de dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat lorsque celle-ci est répartie aléatoirement. Cela souligne l'importance relative de chaque force en mettant en avant une importance supérieure de l'impact de la compétition par rapport à l'impact de l'hétérogénéité spatiale dans ce cas (Figure 1).

Un résultat clé de ce chapitre 1 est l'importance de la structuration de l'habitat, l'agrégation. Comme expliqué précédemment, Tilman *et al.* (1994) modélise implicitement l'habitat par une approche de champ moyen. Cependant, il a été montré que prendre en compte explicitement la structuration de l'habitat peut changer



qualitativement les résultats (Hiebeler, 2000). C'est ce que l'on retrouve dans le chapitre 1. Alors que les résultats pour un habitat fragmenté aléatoirement sont congruents avec Tilman *et al.* (1994), l'augmentation de l'agrégation produit les résultats inverses. Il est observé une baisse de la dispersion avec l'augmentation de l'agrégation pour une même quantité d'habitat fragmenté. En effet, l'augmentation de l'agrégation désavantage les individus disperseurs et donc moins compétiteurs car il ne reste presque plus de fragments isolés qui leurs sont favorables. D'autres études théoriques observent des résultats similaires avec une sélection inverse de la dispersion lorsque l'habitat est agrégé par rapport à non agrégé, comme Bonte *et al.* (2010). Ils observent une baisse de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat dans un contexte non-agrégé, ce qui est attendu lorsque l'on prend en compte uniquement l'hétérogénéité spatiale. Cependant, lorsque que l'habitat favorable est auto-corrélé, et donc agrégé, ils observent une augmentation de la dispersion. Dans nos deux études, l'agrégation de la fragmentation semble imposer des pressions de sélection opposées à celles d'un habitat fragmenté aléatoirement. Cela est important dans le contexte de fragmentation de l'habitat actuel. Les motifs de fragmentation, plus particulièrement dans le cadre d'une fragmentation liée à une augmentation de l'urbanisation, sont très souvent agrégés plutôt qu'aléatoirement répartis (Dadashpoor *et al.*, 2019a, 2019b). La construction de nouvelles aires urbaines se fait proche des aires urbaines déjà existante. Cela peut donc entraîner des conséquences importantes sur les prédictions d'adaptation des espèces à travers l'évolution de la dispersion si on ne prend pas en compte ce facteur dans les modèles et la gestion des activités humaines.

Un deuxième résultat important est la sélection de polymorphisme de dispersion lorsque la quantité d'habitat hostile est importante et l'agrégation faible. Cette configuration de l'habitat permet la coexistence de larges fragments propices à la présence de la stratégie compétitrice mais également de fragments isolés favorables à la stratégie colonisatrice que les compétiteurs ne peuvent pas atteindre. Les deux stratégies se retrouvent donc à coexister dans le même paysage au même moment. Ce résultat consolide ce qui a déjà été trouvé dans d'autres études théoriques mais qui ne prenaient pas en compte le compromis compétition/colonisation (Parvinen, 2002;

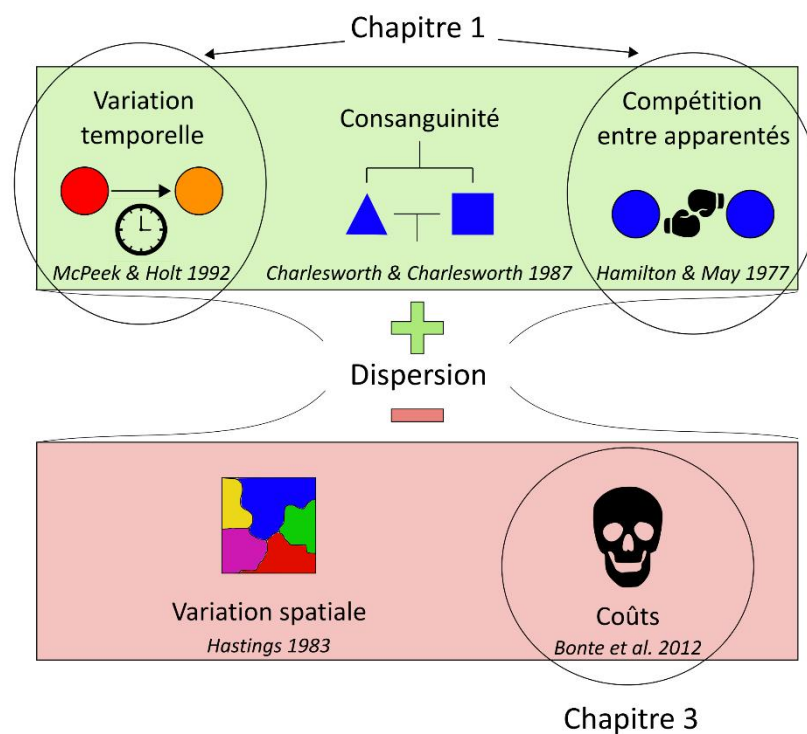
Bonte *et al.*, 2010; Massol *et al.*, 2011; Parvinen *et al.*, 2020). Par exemple, Massol *et al.* (2011) observe la sélection de différentes stratégies de dispersion lorsque le paysage est composé de beaucoup de petits fragments et de quelques gros fragments. Ce motif de paysage est typiquement celui observé dans notre étude lorsque la quantité d'habitat disponible est faible et un peu agrégée. Il semble donc exister une configuration d'habitat clé pour la sélection de polymorphisme de dispersion. Ce résultat est intéressant lorsqu'on le compare avec les résultats du chapitre 3. Un fort taux de polymorphisme de dispersion de *Myrmecina graminicola* est observé dans les parcs, avec un tiers de reines aptères (faible dispersion) pour deux tiers de reines ailées (forte dispersion). Lorsque l'on regarde la configuration du paysage urbain Parisien, celui-ci est principalement composé de petits parcs/jardins et de quelques gros parcs. Ce sont les conditions observées dans les modèles théoriques, chapitre 1 compris, pour l'émergence et le maintien de polymorphisme de dispersion.

Le chapitre 1 montre donc que dans un contexte de compromis compétition/colonisation, l'augmentation de la fragmentation de l'habitat sélectionne pour une augmentation de la dispersion mais que la structuration de l'habitat est importante. Les fourmis, et plus particulièrement la fourmi graminicole *M. graminicola*, sont intéressantes pour tester ces résultats théoriques. En effet, cette espèce a un fort polymorphisme de dispersion (Buschinger & Schreiber, 2002). Les colonies produisent des reines ailées qui font de la fondation indépendante en dispersant seules par le vol sur de longue distance, et de la fission par des reines aptères dispersant avec un groupe d'ouvrières en marchant sur de plus petites distances. Ce polymorphisme est génétiquement déterminé (Buschinger, 2005). Il est donc observé un polymorphisme dans la distance de dispersion chez cette espèce permettant de regarder si la fragmentation de l'habitat a un impact sur la présence de chaque stratégie. Afin de vérifier nos résultats théoriques, il est intéressant de regarder si ce polymorphisme de dispersion est dans un compromis avec les capacités de compétition de cette espèce pour nous rapprocher du modèle théorique. Le facteur majeur qui diffère entre les deux stratégies est la présence d'ouvrières lors de la dispersion et la fondation d'une nouvelle colonie pour la stratégie qui disperse peu. Le chapitre 2 montre que cette présence

d'ouvrières lors de la dispersion et surtout lors de la fondation d'une nouvelle colonie, augmente la valeur sélective de la fondation. En effet, la présence d'ouvrières augmente la survie tandis que la présence et le nombre d'ouvrières augmentent la croissance. Cela est donc un avantage compétitif lors de l'émigration d'individus, qui est la dernière phase de la dispersion. En survivant mieux et en ayant une croissance plus importante, les individus dispersant par fission, donc sur de courtes distances, seront plus compétitives dans l'accaparement des ressources que les individus dispersant sur de longues distances et faisant de la fondation indépendante. Nous observons donc un compromis compétition/colonisation chez cette espèce. Ce compromis est souvent étudié à l'échelle des communautés. Les rotifères et protozoaires les plus colonisateurs sont souvent les moins compétiteurs et vice et versa (Cadotte *et al.*, 2006). C'est également le cas chez des passereaux (Rodríguez *et al.*, 2007), ou le pin (Wyse & Hulme, 2022). Cependant, peu d'études le trouvent en intraspécifique à ma connaissance et il a souvent été étudié chez des plantes. Il n'était par exemple pas présent chez le pin (Wyse & Hulme, 2022). Cependant il a été trouvé chez des *Asteraceae* (Jakobsson & Eriksson, 2003) où les espèces les plus compétitives, c'est-à-dire étant capable de récupérer le plus de ressources en présence d'une autre espèce, sont celles qui ont les graines les plus lourdes ne permettant pas de disperser loin.

Le compromis compétition/colonisation ayant été fortement suggéré dans le chapitre 2, toutes les conditions sont réunies pour tester les résultats théoriques du chapitre 1 de l'augmentation de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat. Pour cela, des forêts autour de Paris, un habitat peu fragmenté, et des parcs Parisiens, un habitat très fragmenté, ont été échantillonnés afin d'observer la proportion de chaque stratégie dans le chapitre 3. Il a été trouvé plus de reines aptères dans les parcs parisiens que dans les forêts. Il y a donc une baisse de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation. Ces résultats ne vont donc pas dans le sens de nos résultats théoriques du chapitre 1. L'explication la plus probable est qu'il y a d'autres forces plus importantes que le compromis compétition/colonisation qui ont mené à cette évolution. La principale force pouvant aboutir à ce résultat est les coûts de dispersion (Figure 1). Lorsque la dispersion est très coûteuse en termes d'énergie, de

temps, de risque et que cela a un impact direct sur la valeur sélective des individus, les formes dispersantes sont contre-sélectionnées (Bonte *et al.*, 2012). Cela a été observé dans d'autres systèmes empiriques comme chez le pissenlit (Cheptou *et al.*, 2008) ou le suricate (Maag *et al.*, 2019). Dans notre cas, les parcs parisiens sont entourés d'une matrice très hostile aux fourmis, les rues, les immeubles. Les reines ailées ont donc une forte chance de ne pas pouvoir passer cette barrière physique et de tomber dans un habitat où elles ne pourront pas fonder de nouvelles colonies. Celles-ci vont donc être contre sélectionnées, augmentant la proportion de reines aptères qui dispersent en marchant sur de plus petites distances. C'est exactement le même mécanisme qui a été suggéré par Cheptou *et al.* (2008) pour le pissenlit. Les graines légères qui dispersent loin sont contre sélectionnées en tombant dans des endroits où elles ne peuvent pas germer, favorisant les graines lourdes peu dispersantes dans le milieu urbain fragmenté.



**Figure 1 :** Facteurs mis en évidence dans le chapitre 1 et 3 pour l'évolution de la dispersion

Ces études, chapitre 1 et 2, montrent qu'il est important de considérer toutes les forces pouvant mener à l'évolution de la dispersion pour en prédire le sens. Elles démontrent également qu'il est difficile de prédire des tendances générales car la réponse des espèces dépend fortement des traits d'histoire de vie de celles-ci et des conditions abiotiques et biotiques où elles évoluent. En effet, même si la théorie prédit une augmentation de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat lorsqu'il y a un compromis compétition/colonisation (Chapitre 1), que ce compromis est suggéré empiriquement chez une espèce (Chapitre 2), les résultats peuvent être opposés dans le système naturel (Chapitre 3) car les forces et les hypothèses en jeu ne correspondent pas.

### *Le polymorphisme de dispersion face aux changements environnementaux*

La fragmentation de l'habitat maintient et explique le polymorphisme de dispersion observé chez *M. graminicola*. Cependant, les changements environnementaux actuels et notamment la fragmentation de l'habitat n'est pas statique dans le temps. Le chapitre 1 montre que lorsque la fragmentation de l'habitat augmente avec le temps, l'évolution de la dispersion permet un sauvetage évolutif en théorie. En effet, un taux de mutation dix fois supérieur au taux de fragmentation permet une survie plus longue de la métapopulation. Cependant ce résultat est fortement réduit lorsque l'habitat est agrégé étant donné qu'un habitat agrégé ne sélectionne pas pour une augmentation de la dispersion. Une évolution rapide de la dispersion crée rapidement des individus disperseurs qui permettent d'atteindre les fragments de plus en plus isolés qui ne sont donc pas atteignables par les compétiteurs. Nos résultats sont congruents avec d'autres résultats théoriques dans un contexte de changement climatique (Boeye *et al.*, 2012) ou d'hétérogénéité de mortalité (Heino & Hanski, 2001). Ils sont congruents également avec des études qui montrent que les

premières espèces à subir la destruction de l'habitat sont les espèces les moins dispersantes et les plus compétitrices (Tilman, Lehman & Yin, 1997). Il a été montré plusieurs exemples d'adaptation à la fragmentation de l'habitat (Cheptou *et al.*, 2017). Cependant, comme expliquée précédemment, la fragmentation de l'habitat actuel ne se fait pas de manière aléatoire, ce qui augmenterait les chances de sauvetage évolutif selon le chapitre 1. L'augmentation de l'urbanisation, de l'agriculture ou de la déforestation, principales causes de fragmentation de l'habitat, se fait de manière agrégée (Li *et al.*, 2017; Dadashpoor *et al.*, 2019a, 2019b). La construction de nouveaux bâtiments est réalisée proche de bâtiments déjà construits, la déforestation se fait à côté de zones déjà déforestées. Cela réduit donc fortement le potentiel adaptatif des espèces par évolution de la dispersion selon le Chapitre 1.

Le polymorphisme de dispersion évolue dans la distance mais également dans d'autres stratégies comme disperser en groupe ou tout seul. Le chapitre 2 montre que la dispersion en groupe, une reine avec plusieurs ouvrières, a un avantage certain sur la valeur sélective de la nouvelle fondation en augmentant la survie et la croissance par rapport aux reines dispersant toutes seules. Ce résultat est très intéressant car peu d'études empiriques ont démontré l'intérêt des ouvrières lors de la dispersion. Il est démontré que les grosses colonies matures ont une meilleure survie que les petites colonies (Cole *et al.*, 2022). La majeure partie des espèces utilisent l'une ou l'autre stratégie ce qui peut expliquer le peu d'études sur le bénéfice de la présence des ouvrières. Les seules études sont sur l'importance du nombre d'ouvrières dans des espèces qui ne font que de la fission comme la fourmi d'argentine (Hee *et al.*, 2000). Il est observé une augmentation de la croissance avec l'augmentation de la taille de la colonie. *M. graminicola* a l'intérêt d'utiliser les deux stratégies et de se placer dans le cadre de la dispersion en s'accouplant en laboratoire. Le chapitre 2 apporte donc de nouveaux résultats sur l'importance du nombre mais surtout de la présence des ouvrières lors de la fondation d'une nouvelle colonie, qui est la dernière phase de la dispersion (Ronce, 2007). Il documente l'intérêt pour une colonie mère de donner des ouvrières à ses descendants. Cela augmente leurs valeurs sélectives et donc la transmission de ses propres gènes. Ce polymorphisme de dispersion est probablement

maintenu car il se trouve le long du compromis compétition/colonisation. Entre les espèces, ce compromis permet de maintenir de la diversité (Tilman *et al.*, 1994) et nos résultats suggèrent qu'en intraspécifique il permet de maintenir un polymorphisme. Et ce polymorphisme est utile pour faire face à des environnements contrastés, spatialement structurés (Chapitre 1; Parvinen, 2002; Parvinen *et al.*, 2020). Il a été remarqué que la proportion de reines dispersant en groupe dominant les environnements stressants, c'est-à-dire froids (Cronin *et al.*, 2020), fragmentés (Chapitre 3; Heinze, 1993) ou avec des périodes de sécheresse (Briese, 1983). Or, les changements environnementaux actuels augmentent ces facteurs ce qui rend la dispersion en groupe encore plus bénéfique et la survie des espèces polymorphiques sur ce trait plus importante.

Ce compromis compétition/colonisation expliquant la coexistence d'espèces dans un contexte de fragmentation de l'habitat a été développé initialement en interspécifique (Tilman, 1994). Nous trouvons qu'en intraspécifique, le compromis compétition/colonisation semble également permettre le maintien d'un polymorphisme dans un paysage fragmenté. Cependant, en théorie et en intraspécifique, la présence de la reproduction sexuée, notamment chez les fourmis, pourrait poser un problème à ce polymorphisme. Des individus d'une stratégie peuvent s'accoupler avec des individus de l'autre stratégie mélangeant les génotypes et mettant en danger le polymorphisme. Cela pourrait expliquer la difficulté à trouver ce polymorphisme dans de nombreuses espèces. Une des raisons qui pourrait expliquer la présence de ce polymorphisme dans notre système est l'accouplement assorti (*assortative mating* en anglais; Jiang *et al.*, 2013). Les endroits où la stratégie aptère est sélectionnée et les endroits où la stratégie ailée est sélectionnée sont séparés spatialement (Paris et la périphérie de Paris). Une reine ailée a donc plus de chance de rencontrer un génotype ailé et une reine aptère a plus de chance de rencontrer un génotype aptère. La fragmentation de l'habitat sélectionne des traits différents qui ont de fortes chances de se reproduire ensemble. Cela permettrait d'éviter les désavantages de la reproduction sexuée et de maintenir le polymorphisme.

Ces résultats ont des implications dans le contexte des changements environnementaux actuels. La première est liée au besoin des espèces de suivre les conditions environnementales adéquates à leur survie. Les conditions environnementales changent, les températures augmentent (IPCC, 2021). Si la fragmentation de l'habitat, un des autres changements environnementaux, sélectionne une baisse de la dispersion, il sera de plus en plus difficile pour les espèces de suivre leurs conditions optimales. Cela pourrait donc entraîner des conséquences sur les extinctions avec une augmentation dans le temps. Une deuxième conséquence des changements globaux est une augmentation des perturbations et notamment de leur fréquence (IPCC, 2021). Le bet-hedging est donc clé pour y faire face. En effet, il permet de distribuer les chances de survie de ses descendants dans différents environnements afin d'augmenter la survie globale par rapport à avoir tous ses descendants dans un même environnement qui peut être mortel pour ceux-ci. La dispersion est une forme de bet-hedging car elle permet aux descendants d'aller dans différents milieux et donc de repartir les chances de survie. Or, si la fragmentation de l'habitat provoque une baisse de la dispersion, cela provoque également une diminution des endroits où les descendants peuvent aller et donc du bet-hedging. Cela pourrait avoir pour conséquence des extinctions futures plus importante. La fragmentation de l'habitat permet donc peut-être d'augmenter la diversité (Chapitre 4), mais l'implication sur la baisse de la dispersion peut entraîner des conséquences futures négatives importante sur celle-ci.

### *Dispersion et communautés de fourmis*

Le chapitre 4 permet un changement d'échelle en passant des métapopulations aux métacommunautés et certains résultats obtenus sont contradictoires avec nos hypothèses. En augmentant la fragmentation, nous nous attendions à observer une baisse de la diversité alpha par fragments. Or, nous avons observé une augmentation de la richesse spécifique dans le milieu très fragmenté. Cependant nous avons trouvé une

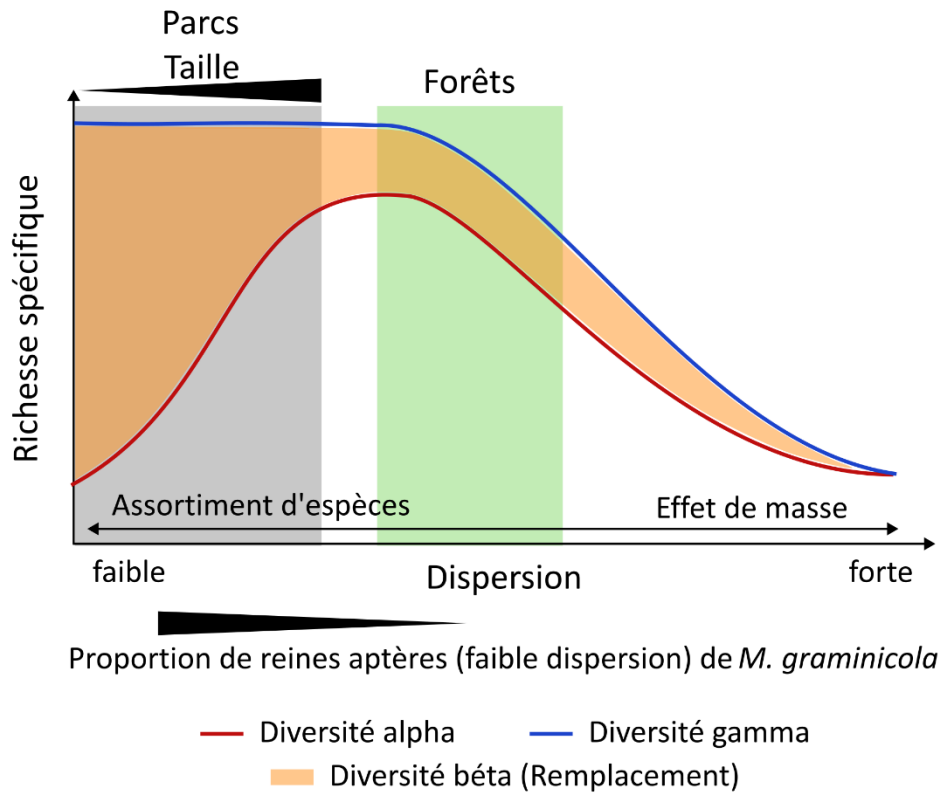


diversité bêta cohérente avec nos hypothèses, c'est-à-dire principalement composée de remplacement. En se plaçant dans les paradigmes expliquant la dynamique des métacommunautés de Leibold *et al.* (2004), ce motif est caractéristique de l'effet de masse et de l'assortiment d'espèces (Mouquet & Loreau, 2003; Figure 2). Les forêts, peu fragmentées, auraient un fort effet de masse dû à une forte dispersion entre les fragments. Les espèces peuvent se déplacer facilement entre les fragments et donc subissent la métacommunauté comme un seul fragment, un environnement moyen. Les plus adaptés à cet environnement moyen vont exclure les autres ce qui va avoir pour conséquence une baisse de la diversité alpha dans les fragments et de la diversité gamma. C'est ce que l'on observe dans le chapitre 4. Même les plus petits fragments semblent très connectés car ils n'ont pas une richesse spécifique plus basse. Les parcs, environnement fragmenté, ont moins de dispersion entre les fragments. Cette plus faible dispersion, due à une matrice hostile entourant les parcs, réduit l'effet de masse et augmente l'assortiment d'espèces (Figure 2). C'est l'espèce dont la niche écologique est la plus adaptée aux conditions environnementales du fragment qui exclut compétitivement les autres. Cependant il reste de l'effet de masse qui apporte des individus et permet donc la survie d'espèces moins adaptées dans ce fragment mais qui l'est sûrement plus dans un autre où elle se maintient. En effet, les parcs ont des conditions environnementales différentes permettant à des espèces avec des niches écologiques différentes de coexister à l'échelle du paysage. Il y a donc une augmentation de la diversité gamma grâce à l'assortiment d'espèces et une augmentation de la diversité alpha grâce à l'effet de masse restant. Cela est également caractérisé par une diversité bêta majoritairement composée de remplacement (chapitre 4). Ces effets opposés des deux paradigmes sont aussi visibles à l'échelle locale en regardant la taille des parcs. La richesse spécifique des petits parcs est plus faible que celle des grands parcs ce qui sous-entend une baisse de l'effet de masse due à la difficulté pour les espèces d'atteindre les petits parcs, et une augmentation de l'assortiment d'espèces (Figure 2). Il est intéressant de noter que la richesse spécifique des petits parcs est à peu près égale à la richesse spécifique des forêts mais que cela est lié à des mécanismes opposés.

Le maintien de l'effet de masse dans les parcs peut être provoqué par plusieurs facteurs. Le premier et le plus évident est que les espèces de fourmis arrivent à traverser la matrice hostile. Cela est probable car la plupart des espèces dispersent par le vol, ce qui est moins risqué en environnement urbain. Une deuxième explication est la dispersion passive due aux activités humaines. Cela peut être provoqué par plusieurs acteurs. Les promeneurs qui se baladent entre les parcs peuvent transporter des individus avec eux. Les jardiniers s'occupant des parcs peuvent également déplacer des individus d'un parc à un autre en transportant de la terre avec des colonies présentes. Cela augmente donc l'effet de masse et la diversité d'espèces dans les parcs. Cette dispersion par les humains est très bien documentée (Bullock *et al.*, 2018), que ce soit le transport de graines par les marcheurs sur plusieurs kilomètres (Wichmann *et al.*, 2009), lors de randonnées cyclistes (Pickering, 2022) ou le transport sur des milliers de kilomètres d'espèces invasives (et notamment de fourmis) à cause du commerce mondial (Gippet *et al.*, 2019).

Ces résultats sont cohérents avec le chapitre 3 qui observe moins de reines aptères dans les forêts que dans les parcs (Figure 2). A l'échelle d'une espèce, nous observons que la dispersion est effectivement plus basse en milieu très fragmenté par rapport au milieu peu fragmenté. Cela a donc pour conséquence d'augmenter l'effet de masse et donc de baisser la diversité. Il serait donc intéressant d'observer si ces différences intra-espèce sont également présentes chez d'autres espèces. Cela a déjà été observé chez une autre espèce de fourmis avec plus de reines aptères dans un paysage fragmenté (Heinze, 1993), mais également pour le pissenlit avec plus de graines lourdes (peu dispersantes) en ville par rapport au milieu rural (Cheptou *et al.*, 2008). La faible fragmentation de l'habitat dans les forêts augmente la dispersion ce qui entraîne des conséquences écologiques en augmentant l'effet de masse et donc en diminuant la diversité (Chapitre 4). Cependant elle a également des conséquences évolutives où la faible fragmentation sélectionne des stratégies dispersantes (Chapitre 3) qui vont augmenter les effets de masse et donc amplifier les effets écologiques et la baisse de la diversité.

Une hypothèse récente, opposée à la biogéographie insulaire, postule que ce n'est pas la taille et l'isolement du fragment qui est intéressante pour prédire la richesse spécifique mais la quantité d'habitat disponible dans le paysage sans prendre en compte la configuration de celui-ci (Fahrig, 2013). La principale prédiction est que pour une quantité d'habitat constante à l'échelle du paysage, la richesse spécifique d'un fragment ne devrait pas augmenter avec l'augmentation de sa taille. Cependant, plusieurs études ont tenté de tester cette hypothèse et trouvent que la taille du fragment et son isolement ont un effet négatif sur la richesse spécifique même si la quantité totale d'habitat est prise en compte (voir synthèse Martin, 2018). Une raison qui pourrait expliquer que cette hypothèse est peu vérifiée et que l'habitat total dans le paysage pourrait cacher une augmentation de l'hétérogénéité qui augmente la richesse spécifique (Tews *et al.*, 2004). Nos résultats du Chapitre 4 ne semblent pas soutenir cette hypothèse. En effet, nous observons que ni dans les forêts, ni dans les parcs, la quantité d'habitat dans un rayon de 1 Km ne semble pas influencer la richesse spécifique. Cependant ce sont des résultats préliminaires qu'il faut interpréter avec précaution. La principale raison est que l'hypothèse sous-entend de prendre une quantité d'habitat équivalente entre les sites. Or dans les parcs, nous avons pris une distance de 1km autour de la bordure du parc mais que l'aire dépend donc de la taille du parc. Il n'y a par conséquent par la même superficie de comparaison entre les parcs. Cependant pour les forêts, il a bien été pris un cercle de 1km de rayon autour du point d'échantillonnage mais pas d'effet n'a été observé. D'autres études ont testé cette hypothèse et ont montré que la configuration et l'isolement ont leur importance dans la prédiction de la richesse spécifique (Haddad *et al.*, 2017) mais elle a également été suggérée chez d'autres taxons (Watling *et al.*, 2020). La validité de l'hypothèse dépend donc probablement du taxon étudié et la capacité de dispersion de celui-ci semble clé. Une espèce très dispersante va probablement être plus sensible à la quantité d'habitat autour de son fragment plutôt que de la taille et l'isolement de celui-ci car il va pouvoir atteindre facilement tous les fragments. Une espèce peu dispersante va surtout subir la taille et l'isolement de son fragment dûe à la difficulté d'atteindre les autres.



**Figure 2** : Variation de la diversité en espèces dans une métacommunauté au sein d'un fragment (diversité alpha, courbe rouge), entre les fragments (diversité bêta, courbe bleue) et à l'échelle du paysage (diversité gamma représentée par le taux de remplacement, aire orange) en fonction de la dispersion. Deux paradigmes des métacommunautés sont représentés sur l'axe des abscisse (Leibold et al., 2004). Les résultats du chapitre 3 sont représentés sur l'axe des abscisse et ceux du chapitre 4 par les carrés colorés.

Figure adaptée de Mouquet & Loreau (2003)

### *Perspectives*

Ce travail de thèse ouvre de nouvelles voies de recherche pour mieux comprendre l'évolution de la dispersion et des communautés dans un paysage fragmenté. Notre modèle (Chapitre 1) est assez simple mais propose d'incorporer le compromis compétition/colonisation et la structuration de l'habitat dans de prochaines études sur l'évolution de la dispersion car ils peuvent changer qualitativement les résultats. Le chapitre 3 montre que le coût de la dispersion est un facteur empirique important menant à la baisse de la dispersion. Il serait donc intéressant de l'incorporer à notre modèle du chapitre 1 pour comprendre l'implication que cela aurait sur les tendances observées avec le compromis compétition/colonisation. Je m'attends à ce qu'incorporer des coûts à la dispersion change nos résultats. Cela va baisser la survie des individus qui dispersent loin et donc les contre sélectionner dans un contexte d'habitat fragmenté. En empêchant l'évolution de la dispersion vers une augmentation, cela risque de mettre en danger les populations dans un contexte d'augmentation temporelle de la fragmentation.

L'effet de la fragmentation de l'habitat sur la proportion de reines aptères chez *M. graminicola* est très clair à l'échelle de la région (Chapitre 3). Cependant, les analyses actuelles n'ont pas permis de mettre en évidence un effet de la taille des parcs, et donc des fragments, à l'échelle locale. Nous observons uniquement une tendance à l'augmentation de la proportion de reines aptères avec la baisse de la taille du parc. Cependant cela repose sur un effectif faible ce qui pourrait expliquer la non-détection d'un effet. Nous nous attendons pourtant à un effet plus important car la proportion de reines ailées reste importante dans les parcs ce qui laisse une marge pour une contre-sélection encore plus forte du morphe ailé dans les très petits parcs de quelques mètres carrés. Le faible effectif est lié à la méthode d'échantillonnage. Il était nécessaire de trouver des reines afin de déterminer le mode de dispersion. Or dans les parcs petits, cela a été très compliqué. Cependant, nous avons trouvé de nombreuses ouvrières dans tous les parcs. La stratégie de dispersion étant génétiquement déterminée (Buschinger,

2005), il est possible de développer des marqueurs génétiques nous permettant d'inférer la stratégie de dispersion de la reine à l'aide des ouvrières. Cela permettrait d'augmenter considérablement la taille d'échantillonnage par parc et donc d'affiner nos résultats. Un autre doctorant de l'équipe travaille dans ce sens et semble trouver un marqueur génétique permettant d'affiner ses résultats.

Dans le chapitre 2, nous considérons qu'une meilleure croissance et une meilleure survie sont liées à une meilleure compétition notamment parce qu'elles pourront accaparer les ressources plus rapidement et efficacement. Cependant ce n'est pas une mesure directe de la compétition. Il serait donc intéressant d'observer directement si la présence des ouvrières rend les colonies plus compétitives. Pour cela, nous pourrions mettre nos fondations en compétition avec une autre colonie et regarder la différence de croissance entre une fondation seule et une fondation accompagnée. Plus la différence est importante dans le négatif, plus la stratégie est compétitive et plus la différence est importante dans le positif, moins la stratégie est compétitive. Cela a notamment été fait pour des plantes (Jakobsson & Eriksson, 2003).

L'importance des ouvrières pendant la fondation de nouvelles colonies est claire (Chapitre 2). Cependant, les mécanismes sous-jacents ne sont pas encore clairement identifiés. L'hypothèse la plus probable est d'ordre énergétique. Les reines fondant leurs colonies accompagnées d'ouvrières n'ont pas besoin de chercher de la nourriture ou de s'occuper des larves. Les ouvrières s'en occupent. Elles ne dépensent donc pas d'énergie dans ses tâches et peuvent mettre toute leur énergie dans la reproduction et la ponte d'œufs. Cela aurait pour conséquence une augmentation du nombre d'œufs produits et une meilleure survie comme remarquée. De plus, il a été observé que les reines seules sortent du nid après l'hibernation et cela est corrélé avec une deuxième vague de mortalité, probablement dûe au coup énergétique supplémentaire. Les raisons pour lesquelles ces reines sortent du nid ne sont pas claires mais une explication est qu'elles vont se nourrir car elles ont consommé leurs ressources internes pendant l'hiver. Les reines accompagnées n'utilisent pas leurs ressources internes car les ouvrières les nourrissent. Il serait donc intéressant de tester ses hypothèses en observant l'évolution des ressources internes des reines de *M. graminicola* en présence et en absence

d'ouvrières. En interspécifique, les espèces qui font de la fondation solitaire ont plus de ressources et notamment de gras que les espèces faisant de la fission (Keller & Passera, 1989). Nous pourrions vérifier si on observe le même motif en intraspécifique ce qui expliquerait nos résultats. Pour cela, il faudrait mesurer la quantité de ressource que les reines ailées et aptères ont. De plus, une étude de la perte de ressource interne dans le temps aurait son importance. En n'utilisant que des reines ailées, qui ont supposément le plus de ressources, et en faisant la même expérience, il serait possible de mesurer la perte de poids entre le début et la fin de la fondation et notamment de regarder la composition des reines au début de l'expérience, à la sortie de l'hibernation puis à la fin de l'expérience. Cela permettrait de comprendre si ce sont les ressources externes amenées par les ouvrières qui expliquent la différence de mortalité et de croissance observées dans le Chapitre 2.

Le Chapitre 4 montre qu'il y a une forte différence de communautés de fourmis entre les parcs et les forêts et que cela est principalement dû à du turnover. Une proportion non négligeable d'espèces n'est d'ailleurs présente que dans un des deux habitats. Il serait donc intéressant de regarder quels sont les traits d'histoires de vie qui ont été sélectionnés dans chaque environnement (Nooten *et al.*, 2019). Cela permettrait également de regarder le troisième paradigme de la dynamique des métacommunautés qui est la dynamique de patches. Il postule qu'avec une augmentation de la fragmentation, les espèces compétitives disparaissent pour ne laisser que les espèces colonisatrices (Tilman, 1994). Les traits d'histoire de vie liés aux capacités de compétition sont par exemple la taille des colonies ou la spécialisation des ouvrières. En effet, de grosses colonies ou des ouvrières spécialisées dans l'accaparement des ressources permettent d'en récupérer plus et plus efficacement. Il serait donc attendu que les forêts hébergent plus d'espèces à grosses colonies avec des ouvrières spécialisées. Concernant la dispersion, nos hypothèses présentées dans le chapitre 4 partent du principe qu'il y a moins de dispersion dans les parcs que dans les forêts. Cela a été retrouvé chez *M. graminicola* dans le chapitre 3. Cela pourrait d'ailleurs expliquer que c'est une des espèces les plus présentes dans nos données car l'adaptation de sa dispersion lui permet de survivre dans un milieu très fragmenté ou non. Il serait

intéressant de regarder si on retrouve également cette baisse de la dispersion en interspécifique. Etant donné que ce ne sont pas les mêmes espèces présentes dans les parcs et les forêts, est-ce qu'il y a sélection d'espèces moins dispersantes dans les parcs ? Cela peut être mesuré de différentes façons. Pour commencer, nous pourrions observer s'il y a plus d'espèces faisant de la fission que de la fondation indépendante dans les parcs. Une autre mesure peut être faite pour estimer la capacité de dispersion de ses espèces. Il y a une corrélation positive entre la taille de la reine ailée et sa distance de dispersion (Helms, 2018). Il serait donc possible de regarder la taille des reines des espèces dans les parcs par rapport aux espèces dans les villes afin d'observer si celle-ci sont plus grosses en ville qu'en forêt. D'autres traits fonctionnels sont intéressants comme le niveau de spécialisation notamment dans le régime alimentaire. En effet, la fragmentation provoque souvent la disparition des espèces spécialistes. D'autres études ont montré que la fragmentation pouvait agir comme un filtre fonctionnel en sélectionnant des traits particulier chez les abeilles sauvages (Villalta *et al.*, 2022), les fourmis (Nooten *et al.*, 2019), les plantes (Zambrano *et al.*, 2019), les oiseaux (Bovo *et al.*, 2018), ou les chauves-souris (Farneda *et al.*, 2015).

Une dernière piste intéressante à explorer est celle de l'hétérogénéité locale de l'habitat. L'hétérogénéité de l'habitat est connue pour augmenter le nombre d'espèces car il augmente le nombre de niches écologiques potentielles (Tews *et al.*, 2004). Plusieurs études ont montré son impact sur les fourmis avec une augmentation de la richesse spécifique en fonction de l'augmentation de l'hétérogénéité de brindilles ou d'arbres (Ribas & Schoereder, 2007; Queiroz *et al.*, 2013; Nooten *et al.*, 2019). Une explication à l'augmentation de la richesse spécifique dans les parcs par rapport aux forêts serait donc que les parcs sont plus hétérogènes que les forêts. Cela est crédible car les forêts sont souvent faites du même peuplement d'arbres sur plusieurs hectares alors que les parcs sont constitués de bosquets avec des espèces différentes, de zones plus boisées, ce qui augmenterait l'hétérogénéité. La présence d'essences d'arbres plus variées a des conséquences directes sur la litière en changeant sa composition, sa structuration et donc les conditions environnementales comme la température ou l'humidité. Il pourrait donc y avoir des conséquences sur les communautés de fourmis



habitant dans ces litières. Il serait par conséquent intéressant de faire des mesures d'hétérogénéité dans nos parcs et forêts en regardant par exemple la diversité d'espèces végétales, ou la structuration de la litière.



# Références

---

- AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E. & SCHULTZ, T.R. (2000) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* Smithsonian. Washington.
- ANDERSON, J.T. & SONG, B. (2020) Plant adaptation to climate change—Where are we? *Journal of Systematics and Evolution* **58**, 533–545.
- ARANDA, R., TIBCHERANI, M., NACAGAVA, V.A.F., DE CARVALHO, S.S. & DE SOUZA, P.R. (2022) The role of urban savannah fragments and their characteristics for the conservation of ants (Hymenoptera: Formicidae) in central Brazil. *Community Ecology*.
- ARNOLD, K.E. & OWENS, I.P.F. (1998) Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **265**, 739–745.
- BAKER, H.G. (1955) Self-Compatibility and Establishment After ‘Long-Distance’ Dispersal. *Evolution* **9**, 347.
- BANKS, W.A., GLANCEY, B.M., STRINGER, C.E., JOUVENAZ, D.P., LOFGREN, C.S. & WEIDHAAS, D.E. (1973) Imported Fire Ants: Eradication Trials with Mirex Bait. *Journal of Economic Entomology* **66**, 785–789.
- BARNICK, K.A., GREEN, A.M., PENDERGAST, M.E. & ŞEKERCIOĞLU, Ç.H. (2022) The effects of human development, environmental factors, and a major highway on mammalian community composition in the Wasatch Mountains of northern Utah, USA. *Conservation Science and Practice* **4**. John Wiley and Sons Inc.
- BASCOMPTE, J., POSSINGHAM, H. & ROUGHGARDEN, J. (2002) Patchy Populations in Stochastic Environments: Critical Number of Patches for Persistence. *The American Naturalist* **159**, 128–137.
- BASELGA, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**, 134–143.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects

- Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**.
- BELL, G. (2017) Evolutionary Rescue. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **48**, 605–627.
- BERGIN, T.M., BEST, L.B., FREEMARK, K.E. & KOEHLER, K.J. (2000) Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* **15**, 131–143.
- BITUME, E. V., BONTE, D., RONCE, O., BACH, F., FLAVEN, E., OLIVIERI, I. & NIEBERDING, C.M. (2013) Density and genetic relatedness increase dispersal distance in a subsocial organism. *Ecology Letters* **16**, 430–437.
- BLATRIX, R., GALKOWSKI, C., LEBAS, C. & WEGNEZ, P. (2013) *Fourmis de France* Delachaux.
- BOEYE, J., TRAVIS, J.M.J., STOKS, R. & BONTE, D. (2012) More rapid climate change promotes evolutionary rescue through selection for increased dispersal distance. *Evolutionary Applications* **6**, 353–364.
- BONTE, D., BORRE, J. VANDEN, LENS, L. & JEAN-PIERRE MAELFAIT (2006) Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour* **72**, 655–662.
- BONTE, D., DYCK, H. VAN, BULLOCK, J.M., DELGADO, M., GIBBS, M., LEHOUCK, V., MATTHYSEN, E., MUSTIN, K., SHTICKZELLE, N., STEVENS, V.M., VANDEWOESTIJNE, S., BAGUETTE, M., BARTON, K., BENTON, T.G., CHAPUT-BARDY, A., *ET AL.* (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* **87**, 290–312.
- BONTE, D., HOVESTADT, T. & POETHKE, H.J. (2010) Evolution of dispersal polymorphism and local adaptation of dispersal distance in spatially structured landscapes. *Oikos* **119**, 560–566.
- BOULAY, R., CERDÁ, X., FERTIN, A., ICHINOSE, K. & LENOIR, A. (2009) Brood development into sexual females depends on the presence of a queen but not on temperature in an ant dispersing by colony fission, *Aphaenogaster senilis*. *Ecological Entomology* **34**, 595–602.
- BOVO, A.A.A., FERRAZ, K.M.P.M.B., MAGIOLI, M., ALEXANDRINO, E.R., HASUI, É., RIBEIRO, M.C. & TOBIAS, J.A. (2018) Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspectives in*

- Ecology and Conservation* **16**, 90–96.
- BRIESE, D.T. (1983) Different modes of reproductive behaviour (including a description of colony fission) in a species of Chelaner (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **30**, 308–316.
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. (1977) Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* **58**, 445–449.
- BULLOCK, J.M., BONTE, D., PUFAL, G., DA SILVA CARVALHO, C., CHAPMAN, D.S., GARCIA, C., GARCIA, D., MATTHYSEN, E. & DELGADO, M.M. (2018) Human-Mediated Dispersal and the Rewiring of Spatial Networks. *Trends in Ecology & Evolution* **33**, 958–970.
- BUSCHINGER, A. (2003) Mating behavior in the ant, *Myrmecina graminicola* (Myrmicinae). *Insectes Sociaux* **50**, 295–296.
- BUSCHINGER, A. (2005) Experimental evidence for genetically mediated queen polymorphism in the ant species *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis* **27**, 185–200.
- BUSCHINGER, A., SCHLICK-STEINER, B.C., STEINER, F.M. & ESPADALER, X. (2003) On the geographic distribution of queen polymorphism in *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **5**, 37–41.
- BUSCHINGER, A. & SCHREIBER, M. (2002) Queen polymorphism and queen-morph related facultative polygyny in the ant, *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* **49**, 344–353.
- CADOTTE, M.W., MAI, D. V., JANTZ, S., COLLINS, M.D., KEELE, M. & DRAKE, J.A. (2006) On testing the competition-colonization trade-off in a multispecies assemblage. *The American Naturalist* **168**, 704–709.
- CALCAGNO, V., MOUQUET, N., JARNE, P. & DAVID, P. (2006) Coexistence in a metacommunity: The competition-colonization trade-off is not dead. *Ecology Letters* **9**, 897–907.
- CANESTRARI, D., MARCOS, J.M. & BAGLIONE, V. (2008) Reproductive success increases with group size in cooperative carrion crows, *Corvus corone corone*. *Animal Behaviour* **75**, 403–416.
- CAO, T.T. & DORNHAUS, A. (2013) Larger laboratory colonies consume proportionally less

- energy and have lower per capita brood production in *Temnothorax* ants. *Insectes Sociaux* **60**, 1–5.
- CARLSON, S.M., CUNNINGHAM, C.J. & WESTLEY, P.A.H. (2014) Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution* **29**, 521–530. Elsevier Ltd.
- CARPINTERO, S. & REYES-LOPEZ, J. (2014) Effect of park age, size, shape and isolation on ant assemblages in two cities of Southern Spain. *Entomological Science* **17**, 41–51.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. & GALKOWSKI, C. (2009) Liste actualisée des Fourmis de France (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la société entomologique de France* **114**, 475–510.
- CENZER, M. & M'GONIGLE, L.K. (2019) Local adaptation in dispersal in multi-resource landscapes. *Evolution* **73**, 648–660.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 237–268.
- CHEN, I.-C., HILL, J.K., OHLEMÜLLER, R., ROY, D.B. & THOMAS, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* **333**, 1024–1026.
- CHEPTOU, P.-O., CARRUE, O., ROUIFED, S. & CANTAREL, A. (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 3796–3799.
- CHEPTOU, P.-O., HARGREAVES, A.L., BONTE, D. & JACQUEMYN, H. (2017) Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **372**, 20160037.
- CHERON, B., CRONIN, A.L., DOUMS, C., FEDERICI, P., HAUSSY, C., TIRARD, C. & MONNIN, T. (2011) Unequal resource allocation among colonies produced by fission in the ant *Cataglyphis cursor*. *Ecology* **92**, 1448–1458.
- CHICK, L.D., STRICKLER, S.A., PEREZ, A., MARTIN, R.A. & DIAMOND, S.E. (2019) Urban heat islands advance the timing of reproduction in a social insect. *Journal of Thermal Biology* **80**, 119–125.
- CLARAMUNT, S., DERRYBERRY, E.P., REMSEN, J. V. & BRUMFIELD, R.T. (2012) High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings*

- of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 1567–1574.
- CODY, M.L. & OVERTON, J.M. (1996) Short-Term Evolution of Reduced Dispersal in Island Plant Populations. *The Journal of Ecology* **84**, 53.
- COLE, B.J., JORDAN, D., LACOUR-ROY, M., O'FALLON, S., MANAKER, L., TERNEST, J.J., ASKEW, M., GAREY, D. & WIERNASZ, D.C. (2022) The benefits of being big and diverse: early colony survival in harvester ants. *Ecology* **103**.
- COTE, J., BESTION, E., JACOB, S., TRAVIS, J., LEGRAND, D. & BAGUETTE, M. (2017) Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. *Ecography* **40**, 56–73.
- COTE, J., FOGARTY, S., WEINERSMITH, K., BRODIN, T. & SIH, A. (2010) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**, 1571–1579.
- COURCHAMP, F., CLUTTON-BROCK, T. & GRENFELL, B. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 405–410.
- CRONIN, A.L., AZUMA, N., MIYAZAKI, S., OGURI, E., SCHWARZ, M.P. & ITO, F. (2020) Geographic patterns in colonial reproductive strategy in *Myrmecina nipponica*: links between biogeography and a key polymorphism in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 1–11.
- CRONIN, A.L., LOEUILLE, N. & MONNIN, T. (2016a) Strategies of offspring investment and dispersal in a spatially structured environment: a theoretical study using ants. *BMC Ecology* **16**, 4.
- CRONIN, A.L., MOLET, M., DOUMS, C., MONNIN, T. & PEETERS, C. (2013) Recurrent Evolution of Dependent Colony Foundation Across Eusocial Insects. *Annual Review of Entomology* **58**, 37–55.
- CRONIN, A.L., MONNIN, T., SILLAM-DUSSES, D., AUBRUN, F., FEDERICI, P. & DOUMS, C. (2016b) Qualitative bias in offspring investment in a superorganism is linked to dispersal and nest inheritance. *Animal Behaviour* **119**, 1–9.
- DADASHPOOR, H., AZIZI, P. & MOGHADASI, M. (2019a) Land use change, urbanization, and change in landscape pattern in a metropolitan area. *Science of The Total Environment* **655**, 707–719.

- DADASHPOOR, H., AZIZI, P. & MOGHADASI, M. (2019b) Analyzing spatial patterns, driving forces and predicting future growth scenarios for supporting sustainable urban growth: Evidence from Tabriz metropolitan area, Iran. *Sustainable Cities and Society* **47**, 101502.
- DART, S.R., SAMIS, K.E., AUSTEN, E. & ECKERT, C.G. (2012) Broad geographic covariation between floral traits and the mating system in *Camissoniopsis cheiranthifolia* (Onagraceae): multiple stable mixed mating systems across the species' range? *Annals of Botany* **109**, 599–611.
- VAN DIJK, R.E., KADEN, J.C., ARGÜELLES-TICO, A., DAWSON, D.A., BURKE, T. & HATCHWELL, B.J. (2014) Cooperative investment in public goods is kin directed in communal nests of social birds. *Ecology Letters* **17**, 1141–1148.
- DUPUTIE, A. & MASSOL, F. (2013) An empiricist's guide to theoretical predictions on the evolution of dispersal. *Interface Focus* **3**, 20130028.
- FAHRIG, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 487–515.
- FAHRIG, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* **40**, 1649–1663.
- FARNEDA, F.Z., ROCHA, R., LOPEZ-BAUCELLS, A., GROENENBERG, M., SILVA, I., PALMEIRIM, J.M., BOBROWIEC, P.E.D. & MEYER, C.F.J. (2015) Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology* **52**, 1381–1391.
- FERNANDEZ-MARIN, H., ZIMMERMANN, J.K. & WCISLO, W.T. (2003) Nest-founding in *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini): demography and putative prophylactic behaviors. *Insectes Sociaux* **50**, 304–308.
- FERNANDEZ-MARIN, H., ZIMMERMAN, J.K., WCISLO, W.T. & REHNER, S.A. (2005) Colony foundation, nest architecture and demography of a basal fungus-growing ant, *Mycocepurus smithii* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* **39**, 1735–1743.
- FINAND, B., MONNIN, T. & LOEUILLE, N. (2022) Evolution of dispersal and the maintenance of fragmented metapopulations. *bioRxiv*, 2022.06.08.495260.
- FISCHER, R., TAUBERT, F., MÜLLER, M.S., GROENEVELD, J., LEHMANN, S., WIEGAND, T. & HUTH, A.



- (2021) Accelerated forest fragmentation leads to critical increase in tropical forest edge area. *Science Advances* **7**.
- FRIEDENBERG, N.A. (2003) Experimental evolution of dispersal in spatiotemporally variable microcosms. *Ecology Letters* **6**, 953–959.
- FRONHOFER, E.A., STELZ, J.M., LUTZ, E., POETHKE, H.J. & BONTE, D. (2014) Spatially correlated extinctions select for less emigration but larger dispersal distances in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Evolution* **68**, 1838–1844.
- GANDON, S. (1999) Kin Competition, the Cost of Inbreeding and the Evolution of Dispersal. *Journal of Theoretical Biology* **200**, 345–364.
- GARDNER, A. & WEST, S.A. (2006) Demography, altruism, and the benefits of budding. *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 1707–1716.
- GERITZ, S.A.H., VAN DER MEIJDEN, E. & METZ, J.A.J. (1999) Evolutionary Dynamics of Seed Size and Seedling Competitive Ability. *Theoretical Population Biology* **55**, 324–343.
- GIANNETTI, D., SCHIFANI, E., CASTRACANI, C., GHIZZONI, M., DELAITI, M., PENNER, F., SPOTTI, F.A., MORI, A., IORIATTI, C. & GRASSO, D.A. (2021) Assessing ant diversity in agroecosystems: the case of Italian vineyards of the Adige valley. *Redia* **104**, 97–109.
- GIPPET, J.M., LIEBHOLD, A.M., FENN-MOLTU, G. & BERTELSMEIER, C. (2019) Human-mediated dispersal in insects. *Current Opinion in Insect Science* **35**, 96–102.
- GOMULKIEWICZ, R. & HOLT, R.D. (1995) When does Evolution by Natural Selection Prevent Extinction? *Evolution* **49**, 201–207.
- GRASSO, D.A., GIANNETTI, D., CASTRACANI, C., SPOTTI, F.A. & MORI, A. (2020) Rolling away: a novel context-dependent escape behaviour discovered in ants. *Scientific Reports* **10**, 3784.
- GROC, S., DELABIE, J.H.C., CEREGHINO, R., ORIVEL, J., JALADEAU, F., GRANGIER, J., MARIANO, C.S.F. & DEJEAN, A. (2007) Ant species diversity in the ‘Grands Causses’ (Aveyron, France): In search of sampling methods adapted to temperate climates. *Comptes Rendus - Biologies* **330**, 913–922.
- GYLLENBERG, M., PARVINEN, K. & DIECKMANN, U. (2002) Evolutionary suicide and evolution of dispersal in structured metapopulations. *Journal of Mathematical Biology* **45**,

- 79–105.
- HAAG, C.R., SAASTAMOINEN, M., MARDEN, J.H. & HANSKI, I. (2005) A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**, 2449–2456.
- HACALA, A., GOURAUD, C., DEKONINCK, W. & PETILLON, J. (2021) Relative efficiency of pitfall vs. bait trapping for capturing taxonomic and functional diversities of ant assemblages in temperate heathlands. *Insects* **12**, 1–16.
- HADDAD, N.M., BRUDVIG, L.A., CLOBERT, J., DAVIES, K.F., GONZALEZ, A., HOLT, R.D., LOVEJOY, T.E., SEXTON, J.O., AUSTIN, M.P., COLLINS, C.D., COOK, W.M., DAMSCHEN, E.I., EWERS, R.M., FOSTER, B.L., JENKINS, C.N., ET AL. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* **1**.
- HADDAD, N.M., GONZALEZ, A., BRUDVIG, L.A., BURT, M.A., LEVEY, D.J. & DAMSCHEN, E.I. (2017) Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography* **40**, 48–55.
- HAHN, D.A. & TSCHINKEL, W.R. (1997) Settlement and distribution of colony-founding queens of the arboreal ant, *Crematogaster ashmeadi*, in a longleaf pine forest. *Insectes Sociaux* **44**, 323–336.
- HAKALA, S.M., SEPPA, P. & HELANTERA, H. (2019) Evolution of dispersal in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review on the dispersal strategies of sessile superorganisms. *Myrmecological News* **29**, 35–55.
- HALLMANN, C.A., SORG, M., JONGEJANS, E., SIEPEL, H., HOFLAND, N., SCHWAN, H., STENMANS, W., MÜLLER, A., SUMSER, H., HÖRREN, T., GOULSON, D. & DE KROON, H. (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* **12**, e0185809.
- HAMIDI, R., DE BISEAU, J.-C., BOURGUIGNON, T., MARTINS SEGUNDO, G.B., FONTENELLE, M.T.M.B. & QUINET, Y. (2017) Dispersal strategies in the highly polygynous ant *Crematogaster (Orthocrema) pygmaea* Forel (Formicidae: Myrmicinae). *PLOS ONE* **12**, e0178813.
- HAMILTON, W.D. (1964) The Genetical Evolution of Social Behaviour. I. *J. Theoret. Biol.* **7**, 1–16.

- HAMILTON, W.D. & MAY, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature* **269**, 578–581.
- HANSKI, I., ERÄLAHTI, C., KANKARE, M., OVASKAINEN, O. & SIREN, H. (2004) Variation in migration propensity among individuals maintained by landscape structure. *Ecology Letters* **7**, 958–966.
- HASTINGS, A. (1983) Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? *Theoretical Population Biology* **24**, 244–251.
- HEE, J.J., HOLWAY, D.A., SUAREZ, A. V. & CASE, T.J. (2000) Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology* **14**, 559–563.
- HEINO, M. & HANSKI, I. (2001) Evolution of Migration Rate in a Spatially Realistic Metapopulation Model. *The American Naturalist* **157**, 495–511.
- HEINZE, J. (1993) Habitat structure, dispersal strategies and queen number in two boreal *Leptothorax* ants. *Oecologia* **96**, 32–39.
- HELMS, J.A. (2018) The flight ecology of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **26**, 19–30.
- HIEBELER, D. (2000) Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. *Ecology* **81**, 1629–1641.
- HIGGINS, K. & LYNCH, M. (2001) Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**, 2928–2933.
- HOLDAWAY, R.N., ALLENTOFT, M.E., JACOMB, C., OSKAM, C.L., BEAVAN, N.R. & BUNCE, M. (2014) An extremely low-density human population exterminated New Zealand moa. *Nature Communications* **5**, 5436.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. (1990) *The ants*.
- HOLLING, C.S. (1959) The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist* **91**, 293–320.
- HUBBELL, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- HYKA, I., HYSA, A., DERVISHI, S., KAPOVIC SOLOMUN, M., KURIQI, A., VISHWAKARMA, D.K. &

- SESTRAS, P. (2022) Spatio temporal Dynamics of Landscape Transformation in Western Balkans' Metropolitan Areas. *Land* **11**, 1892.
- IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany.
- IPCC (2021) Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis*.
- JACQUIER, L., DOUMS, C., FOUR-CHABOUSSANT, A., PERONNET, R., TIRARD, C. & MOLET, M. (2021) Urban colonies are more resistant to a trace metal than their forest counterparts in the ant *Temnothorax nylanderii*. *Urban Ecosystems* **24**, 561–570.
- JAKOBSEN, P.J. & JOHNSEN, G.H. (1988) The influence of food limitation on swarming behaviour in the waterflea *Bosmina longispina*. *Animal Behaviour* **36**, 991–995.
- JAKOBSSON, A. & ERIKSSON, O. (2003) Trade-offs between dispersal and competitive ability: a comparative study of wind-dispersed Asteraceae forbs. *Evolutionary Ecology* **17**, 233–246.
- JESCHKE, J.M. & TOLLRIAN, R. (2007) Prey swarming: which predators become confused and why? *Animal Behaviour* **74**, 387–393.
- JESOVNIK, A. & BUJAN, J. (2021) Wooded areas promote species richness in urban parks. *Urban Ecosystems*.
- JIANG, Y., BOLNICK, D.I. & KIRKPATRICK, M. (2013) Assortative Mating in Animals. *The American Naturalist* **181**, E125–E138.
- JOWERS, M.J., LENIAUD, L., CERDA, X., ALASAAD, S., CAUT, S., AMOR, F., ARON, S. & BOULAY, R.R. (2013) Social and Population Structure in the Ant *Cataglyphis emmae*. *PLoS ONE* **8**, 1–10.
- KASPARI, M. & VARGO, E.L. (1995) Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalist* **145**, 610–632.
- KELLER, L. & PASSERA, L. (1989) Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia* **80**, 236–240.
- KELLER, L. & PASSERA, L. (1990) Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Sociaux* **37**, 116–130.

- KIKUCHI, T., YOSHIOKA, R. & AZUMA, N. (2002) Effects of worker manipulation on the sex ratio of a Japanese ant species, *Myrmecina nipponica*. *Ecological Research* **17**, 717–720.
- KOMONEN, A., PENTTILÄ, R., LINDGREN, M. & HANSKI, I. (2000) Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* **90**, 119–126.
- KOYKKA, C. & WILD, G. (2015) The evolution of group dispersal with leaders and followers. *Journal of Theoretical Biology* **371**, 117–126.
- KURKI, S., NIKULA, A., HELLE, P. & LINDEN, H. (2000) Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* **81**, 1985–1997.
- LANGE, R. & MARSHALL, D.J. (2016) Propagule size and dispersal costs mediate establishment success of an invasive species. *Ecology* **97**, 569–575.
- LAURANCE, W.F., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., BRUNA, E.M., DIDHAM, R.K., STOFFER, P.C., GASCON, C., BIERREGAARD, R.O., LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. (2002) Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* **16**, 605–618.
- LEAL, I.R., FILGUEIRAS, B.K.C., GOMES, J.P., IANNUZZI, L. & ANDERSEN, A.N. (2012) Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* **21**, 1687–1701.
- LEGENDRE, P. & ANDERSON, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* **69**, 1–24.
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPES, M.F., HOLT, R.D., SHURIN, J.B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.
- LENOIR, A., KHALIL, A., CHALINE, N. & HEFETZ, A. (2018) New chemical data on the ant *Myrmecina graminicola* (Formicidae, Myrmicinae): Unusual abundance of alkene hydrocarbons and esters. *Biochemical Systematics and Ecology* **80**, 39–42.

- Elsevier.
- LENORMAND, T. (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 183–189.
- LEVINS, R. (1969) Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**, 237–240.
- LEVINS, R. & CULVER, D. (1971) Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **68**, 1246–1248.
- LI, H., PENG, J., YANXU, L. & YI'NA, H. (2017) Urbanization impact on landscape patterns in Beijing City, China: A spatial heterogeneity perspective. *Ecological Indicators* **82**, 50–60.
- LIMBERGER, R. & WICKHAM, S.A. (2011) Competition–colonization trade-offs in a ciliate model community. *Oecologia* **167**, 723–732.
- LINKSVAYER, T.A. & JANSSEN, M.A. (2009) Traits Underlying the Capacity of Ant Colonies to Adapt to Disturbance and Stress Regimes. *Systems Research and Behavioral Science* **26**, 315–329.
- LODE, T., LELIAS, M.-L., LEMASSON, A. & BLOIS-HEULIN, C. (2021) Solitary versus group living lifestyles, social group composition and cooperation in otters. *Mammal Research* **66**, 13–31.
- MAAG, N., COZZI, G., BATEMAN, A., HEISTERMANN, M., GANSWINDT, A., MANSER, M., CLUTTON-BROCK, T. & OZGUL, A. (2019) Cost of dispersal in a social mammal: body mass loss and increased stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **286**, 20190033.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- MACDONALD, D.W. (1979) 'Helpers' in fox society. *Nature* **282**, 69–71.
- MAHAN, C.G. & YAHNER, R.H. (1999) Effects of forest fragmentation on behaviour patterns in the eastern chipmunk ( *Tamias striatus* ). *Canadian Journal of Zoology* **77**, 1991–1997.

- MAJOLO, B., DE BORTOLI VIZIOLI, A. & SCHINO, G. (2008) Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour* **76**, 1235–1247.
- MARTI, H.E., CARLSON, A.L., BROWN, B. V. & MUELLER, U.G. (2015) Foundress queen mortality and early colony growth of the leafcutter ant, *Atta texana* (Formicidae, Hymenoptera). *Insectes Sociaux* **62**, 357–363.
- MARTIN, C.A. (2018) An early synthesis of the habitat amount hypothesis. *Landscape Ecology* **33**, 1831–1835.
- MASSOL, F., DUPUTIE, A., DAVID, P. & JARNE, P. (2011) Asymmetric patch size distribution leads to disruptive selection on dispersal. *Evolution* **65**, 490–500.
- MATTHYSEN, E., ADRIAENSEN, F. & DHONDT, A.A. (1995) Dispersal Distances of Nuthatches , *Sitta europaea* , in a Highly Fragmented Forest Habitat **72**, 375–381.
- MCPEEK, M.A. & HOLT, R.D. (1992) The Evolution of Dispersal in Spatially and Temporally Varying Environments. *The American Naturalist* **140**, 1010–1027.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P.G., HARMAN, H.M., SYRETT, P. & FOWLER, S. V. (2005) The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *Journal of Animal Ecology* **74**, 50–62.
- MIYAZAKI, S., MURAKAMI, T., AZUMA, N., HIGASHI, S. & MIURA, T. (2005) Morphological differences among three female castes: worker, queen and intermorphic queen in the ant *Myrmecina nipponica* (Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology* **46**, 363–374.
- MODLMEIER, A.P., FOITZIK, S. & SCHARF, I. (2013) Starvation endurance in the ant *Temnothorax nylanderi* depends on group size, body size and access to larvae. *Physiological Entomology* **38**, 89–94.
- MOEHLMAN, P.D. (1979) Jackal helpers and pup survival. *Nature* **277**, 382–383.
- MOLET, M., BAALEN, M. VAN & PEETERS, C. (2008) Shift in Colonial Reproductive Strategy Associated with a Tropical-Temperate Gradient in *Rhytidoponera* Ants. *The American Naturalist* **172**, 75–87. Elsevier Inc.
- MOLOFSKY, J. & FERDY, J.-B. (2005) Extinction dynamics in experimental metapopulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**, 3726–3731.

- MOUQUET, N. & LOREAU, M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist* **162**, 544–557.
- MURAKAMI, T., OHKAWARA, K. & HIGASHI, S. (2002) Morphology and Developmental Plasticity of Reproductive Females in *Myrmecina nipponica* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological Society of America* **95**, 577–582.
- MURAKAMI, T., WANG, L. & HIGASHI, S. (2000) Mating frequency, genetic structure, and sex ratio in the intermorphic female producing ant species *Myrmecina nipponica*. *Ecological Entomology* **25**, 341–347.
- NAKAMARU, M., BEPPU, Y. & TSUJI, K. (2007) Does disturbance favor dispersal? An analysis of ant migration using the colony-based lattice model. *Journal of Theoretical Biology* **248**, 288–300.
- NAKAMARU, M., TAKADA, T., OHTSUKI, A., SUZUKI, S.U., MIURA, K. & TSUJI, K. (2014) Ecological Conditions Favoring Budding in Colonial Organisms under Environmental Disturbance. *PLoS ONE* **9**, e91210.
- NOOTEN, S.S., SCHULTHEISS, P., ROWE, R.C., FACEY, S.L. & COOK, J.M. (2019) Habitat complexity affects functional traits and diversity of ant assemblages in urban green spaces (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **29**, 66–77.
- O'DONNELL, S. (1998) Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Annual Review of Entomology* **43**, 323–346.
- OHKAWARA, K., ITO, F. & HIGASHI, S. (1993) Production and reproductive function of intercastes in *Myrmecina graminicola nipponica* colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **40**, 1–10.
- OHKAWARA, K., NAKAYAMA, M., SATOH, A., TRINDL, A. & HEINZE, J. (2006) Clonal reproduction and genetic caste differences in a queen-polymorphic ant, *Vollenhovia emeryi*. *Biology Letters* **2**, 359–363.
- OLDFATHER, M.F., VAN DEN ELZEN, C.L., HEFFERNAN, P.M. & EMERY, N.C. (2021) Dispersal evolution in temporally variable environments: implications for plant range dynamics. *American Journal of Botany* **108**, 1584–1594.
- OLSON, R.S., HINTZE, A., DYER, F.C., KNOESTER, D.B. & ADAMI, C. (2013) Predator confusion is sufficient to evolve swarming behaviour. *Journal of The Royal Society Interface* **10**,



- 20130305.
- PACHECO, R. & VASCONCELOS, H.L. (2007) Invertebrate conservation in urban areas: Ants in the Brazilian Cerrado. *Landscape and Urban Planning* **81**, 193–199.
- PAKANEN, V.-M., KOIVULA, K., FLODIN, L.-Å., GRISSOT, A., HAGSTEDT, R., LARSSON, M., PAULINY, A., RÖNKÄ, N. & BLOMQVIST, D. (2017) Between-patch natal dispersal declines with increasing natal patch size and distance to other patches in the endangered Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Ibis* **159**, 611–622.
- PARR, C.L. & BISHOP, T.R. (2022) The response of ants to climate change. *Global Change Biology*.
- PARRIS, K.M. (2006) Urban amphibian assemblages as metacommunities. *Journal of Animal Ecology* **75**, 757–764.
- PARTHASARATHY, B. & SOMANATHAN, H. (2018) Body condition and food shapes group dispersal but not solitary dispersal in a social spider. *Behavioral Ecology* **29**, 619–627.
- PARVINEN, K. (2002) Evolutionary branching of dispersal strategies in structured metapopulations. *Journal of mathematical biology* **45**, 106–124.
- PARVINEN, K., OHTSUKI, H. & WAKANO, J.Y. (2020) Evolution of dispersal in a spatially heterogeneous population with finite patch sizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **117**, 7290–7295.
- PASTORE, A.I., PRATHER, C.M., GORNISH, E.S., RYAN, W.H., ELLIS, R.D. & MILLER, T.E. (2014) Testing the competition–colonization trade-off with a 32-year study of a saxicolous lichen community. *Ecology* **95**, 306–315.
- PEETERS, C. & ITO, F. (2001) Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* **46**, 601–630.
- PEREIRA, H.M., LEADLEY, P.W., PROENÇA, V., ALKEMADE, R., SCHARLEMANN, J.P.W., FERNANDEZ-MANJARRES, J.F., ARAUJO, M.B., BALVANERA, P., BIGGS, R., CHEUNG, W.W.L., CHINI, L., COOPER, H.D., GILMAN, E.L., GUENETTE, S., HURTT, G.C., ET AL. (2010) Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* **330**, 1496–1501.
- PFEIFER, M., LEFEBVRE, V., PERES, C.A., BANKS-LEITE, C., WEARN, O.R., MARSH, C.J., BUTCHART, S.H.M., ARROYO-RODRIGUEZ, V., BARLOW, J., CEREZO, A., CISNEROS, L., D’CRUZE, N., FARIA,

- D., HADLEY, A., HARRIS, S.M., *ET AL.* (2017) Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* **551**, 187–191.
- PHILLIPS, B.L., BROWN, G.P., WEBB, J.K. & SHINE, R. (2006) Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* **439**, 803–803.
- PICKERING, C. (2022) Mountain bike riding and hiking can contribute to the dispersal of weed seeds. *Journal of Environmental Management* **319**, 115693.
- PIJANOWSKA, J. & KOWALCZEWSKI, A. (1997) Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia*. *Freshwater Biology* **37**, 649–656.
- POETHKE, H.J., HOVESTADT, T. & MITESSER, O. (2003) Local Extinction and the Evolution of Dispersal Rates: Causes and Correlations. *The American Naturalist* **161**, 631–640.
- PRESCOTT, G.W., WILLIAMS, D.R., BALMFORD, A., GREEN, R.E. & MANICA, A. (2012) Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 4527–4531.
- PULLIAM, H.R. (1988) Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist* **132**, 652–661.
- QUEIROZ, A., RIBAS, C. & FRANÇA, F. (2013) Microhabitat Characteristics that Regulate Ant Richness Patterns : The Importance of Leaf Litter for Epigaeic Ants. *Sociobiology* **60**, 367–373.
- R CORE TEAM (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing Vienne, Au.*
- RAFFARD, A., BESTION, E., COTE, J., HAEGEMAN, B., SHTICKZELLE, N. & JACOB, S. (2022) Dispersal syndromes can link intraspecific trait variability and meta-ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution* **37**, 322–331.
- RAMALHO, W.P., WITH, K.A., DE SOUSA MESQUITA, G., DE ARRUDA, F.V., GUERRA, V., FERRAZ, D., ANDRADE, M.S. & DO PRADO, V.H.M. (2022) Habitat fragmentation rather than habitat amount or habitat split reduces the diversity and abundance of ground-dwelling anurans within forest remnants of the Brazilian Cerrado. *Journal for Nature Conservation* **69**, 126259.
- REYER, H.-U. (1984) Investment and relatedness: A cost/benefit analysis of breeding and

- helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour* **32**, 1163–1178.
- RIBAS, C.R. & SCHOEREDER, J.H. (2007) Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodivers Conserv* **16**, 1511–1520.
- RIDLEY, A.R. (2007) Factors affecting offspring survival and development in a cooperative bird: social, maternal and environmental effects. *Journal of Animal Ecology* **76**, 750–760.
- RIDLEY, A.R. (2012) Invading together: the benefits of coalition dispersal in a cooperative bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 77–83.
- RODRIGUES, A.M.M. & TAYLOR, T.B. (2018) Ecological and demographic correlates of cooperation from individual to budding dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* **31**, 1058–1070.
- RODRIGUEZ, A., JANSSON, G. & ANDREN, H. (2007) Composition of an avian guild in spatially structured habitats supports a competition–colonization trade-off. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 1403–1411.
- RONCE, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 231–253.
- ROOD, J.P. (1990) Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* **39**, 566–572.
- SCHREMPF, A., CREMER, S. & HEINZE, J. (2011) Social influence on age and reproduction: reduced lifespan and fecundity in multi-queen ant colonies. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 1455–1461.
- SCHTICKZELLE, N., MENNECHEZ, G. & BAGUETTE, M. (2006) Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* **87**, 1057–1065.
- SCHULTHEISS, P., NOOTEN, S.S., WANG, R., WONG, M.K.L., BRASSARD, F. & GUENARD, B. (2022) The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **119**.
- SCHWANDER, T., LO, N., BEEKMAN, M., OLDROYD, B.P. & KELLER, L. (2010) Nature versus nurture in social insect caste differentiation. *Trends in Ecology and Evolution* **25**,

- 275–282. Elsevier Ltd.
- SCIAINI, M., FRITSCH, M., SCHERER, C. & SIMPKINS, C.E. (2018) NLMR and landscapetools: An integrated environment for simulating and modifying neutral landscape models in R. *Methods in Ecology and Evolution* **9**, 2240–2248.
- SEIFERT, B. (2018) *The Ants of Central and Northern Europe*. Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Germany.
- SIEGER, C.S. & HOVESTADT, T. (2020) The degree of spatial variation relative to temporal variation influences evolution of dispersal. *Oikos* **129**, 1611–1622.
- SMITH, C.C. & FRETWELL, S.D. (1974) The Optimal Balance between Size and Number of Offspring. *The American Naturalist* **108**, 499–506.
- SOBRINHO, T.G. & SCHOEREDER, J.H. (2007) Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodiversity and Conservation* **16**, 1459–1470.
- STEINER, C.F. & ASGARI, M. (2022) Habitat isolation reduces intra- and interspecific biodiversity and stability. *Royal Society Open Science* **9**.
- STEVENS, V.M., WHITMEE, S., LE GALLIARD, J.-F., CLOBERT, J., BÖHNING-GAESE, K., BONTE, D., BRÄNDLE, M., MATTHIAS DEHLING, D., HOF, C., TROCHET, A. & BAGUETTE, M. (2014) A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. *Ecology Letters* **17**, 1039–1052.
- SZULKIN, M. & SHELDON, B.C. (2008) Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**, 703–711.
- TALLMON, D., LUIKART, G. & WAPLES, R. (2004) The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 489–496.
- TAYLOR, P.D. & MERRIAM, G. (1996) Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology* **11**, 181–189.
- TEWS, J., BROSE, U., GRIMM, V., TIELBÖRGER, K., WICHMANN, M.C., SCHWAGER, M. & JELTSCH, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**, 79–92.
- THERNEAU, T.M. (2022) A Package for Survival Analysis in R. <https://cran.r->

- project.org/package=survival.
- THERNEAU, T.M. & GRAMBSCH, P.M. (2000) *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer New York, New York, NY.
- THEUNIS, L., GILBERT, M., ROISIN, Y. & LEPONCE, M. (2005) Spatial structure of litter-dwelling ant distribution in a subtropical dry forest. *Insectes Sociaux* **52**, 366–377.
- TILMAN, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* **75**, 2–16.
- TILMAN, D., LEHMAN, C.L. & YIN, C. (1997) Habitat Destruction, Dispersal, and Deterministic Extinction in Competitive Communities. *The American Naturalist* **149**, 407–435.
- TILMAN, D., MAY, R.M., LEHMAN, C.L. & NOWAK, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65–66.
- TISTA, M. & FIEDLER, K. (2011) How to evaluate and reduce sampling effort for ants. *Journal of Insect Conservation* **15**, 547–559.
- TRAVIS, J.M.J., DELGADO, M., BOCEDI, G., BAGUETTE, M., BARTON, K., BONTE, D., BOULANGEAT, I., HODGSON, J.A., KUBISCH, A., PENTERIANI, V., SAASTAMOINEN, M., STEVENS, V.M. & BULLOCK, J.M. (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* **122**, 1532–1540.
- TRAVIS, J.M.J. & DYTHAM, C. (1999) Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**, 723–728.
- TREHERNE, J.E. & FOSTER, W.A. (1981) Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: The trafilgar effect. *Animal Behaviour* **29**, 911–917.
- TSCHINKEL, W.R. (1992) Brood raiding and the population dynamics of founding and incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecological Entomology* **17**, 179–188.
- TUNG, S., MISHRA, A., SHREENIDHI, P.M., SADIQ, M.A., JOSHI, S., SRUTI, V.R.S. & DEY, S. (2018) Simultaneous evolution of multiple dispersal components and kernel. *Oikos* **127**, 34–44.
- TÜRKE, M., FIALA, B., LINSENMAIR, K.E. & FELDHAAR, H. (2010) Estimation of dispersal

- distances of the obligately plant-associated ant *Crematogaster decamera*. *Ecological Entomology* **35**, 662–671.
- VASCONCELOS, H.L., VILHENA, J.M.S., MAGNUSSON, W.E. & ALBERNAZ, A.L.K.M. (2006) Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. *Journal of Biogeography* **33**, 1348–1356.
- VENABLE, D.L. & BROWN, J.S. (1988) The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy, and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments. *The American Naturalist* **131**, 360–384.
- VENTER, O., SANDERSON, E.W., MAGRACH, A., ALLAN, J.R., BEHER, J., JONES, K.R., POSSINGHAM, H.P., LAURANCE, W.F., WOOD, P., FEKETE, B.M., LEVY, M.A. & WATSON, J.E.M. (2016) Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications* **7**, 12558.
- VILLALTA, I., BOUGET, C., LOPEZ-VAAMONDE, C. & BAUDE, M. (2022) Phylogenetic, functional and taxonomic responses of wild bee communities along urbanisation gradients. *Science of The Total Environment* **832**, 154926.
- WANG, Z., YANG, Z., SHI, H. & HAN, L. (2021) Effect of forest connectivity on the dispersal of species: A case study in the Bogda World Natural Heritage Site, Xinjiang, China. *Ecological Indicators* **125**, 107576.
- WATLING, J.I., ARROYO-RODRIGUEZ, V., PFEIFER, M., BAETEN, L., BANKS-LEITE, C., CISNEROS, L.M., FANG, R., HAMEL-LEIGUE, A.C., LACHAT, T., LEAL, I.R., LENS, L., POSSINGHAM, H.P., RAHEEM, D.C., RIBEIRO, D.B., SLADE, E.M., *ET AL.* (2020) Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters* **23**, 674–681.
- WATSON, J.E.M., WHITTAKER, R.J. & DAWSON, T.P. (2004) Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biological Conservation* **120**, 311–327.
- WATT, P.J., NOTTINGHAM, S.F. & YOUNG, S. (1997) Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behaviour* **54**, 865–872.
- WHEELER, D.E. & BUCK, N.A. (1996) Depletion of reserves in ant queens during claustral

- colony founding. *Insectes Sociaux* **43**, 297–302.
- WHITTAKER, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *TAXON* **21**, 213–251.
- WICHMANN, M.C., ALEXANDER, M.J., SOONS, M.B., GALSWORTHY, S., DUNNE, L., GOULD, R., FAIRFAX, C., NIGGEMANN, M., HAILS, R.S. & BULLOCK, J.M. (2009) Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 523–532.
- WILLIAMS, J.L., HUFBAUER, R.A. & MILLER, T.E.X. (2019) How Evolution Modifies the Variability of Range Expansion. *Trends in Ecology & Evolution* **34**, 903–913.
- WOJCIK, D.P. (1983) Comparison of the Ecology of Red Imported Fire Ants in North and South America. *The Florida Entomologist* **66**, 101–111.
- WYSE, S. V. & HULME, P.E. (2022) Competition–colonisation trade-offs are found among but not within wind-dispersed Pinus species. *Functional Ecology* **36**, 1023–1035.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 413–418.
- YU, D.W. & WILSON, H.B. (2001) The Competition-Colonization Trade-off Is Dead; Long Live the Competition-Colonization Trade-off. *The American Naturalist* **158**, 49–63.
- ZAMBRANO, J., GARZON-LOPEZ, C.X., YEAGER, L., FORTUNEL, C., CORDEIRO, N.J. & BECKMAN, N.G. (2019) The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* **191**, 505–518.





# Autres activités

---

## Enseignements

Années	Niveau	Unité d'enseignement	Nombre d'heures
2019-2022	Master (TP)	Ecologie comportementale	36
2019-2022	Licence (TP-TD)	Ecologie et évolution	77
2019-2022	Licence (TD)	Biodiversité, écologie et société	48
2019-2021	Master (TP)	Biostatistiques	36

## Encadrements

**2019-2022** – Co-encadrement avec Thibaud Monnin et Nicolas Loeuille de 5 stages de Master 1, 1 stage d'école d'ingénieur et 1 stage de Licence.

## Congrès

**2022 (Présentation orale)** – Group or solitary dispersal: presence and number favour the success of colony foundation in ants. *International Conference on Ecological Sciences by the SFE<sup>2</sup>, GfÖ and EEF, Metz, France*

**2021 (Présentation orale)** – Effects of habitat fragmentation and aggregation on the evolution of dispersal vs competitive ability. *Scientific days of the Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, France*

**2021 (Présentation orale)** – Effects of habitat fragmentation and aggregation on the evolution of dispersal vs competitive ability. *Congress Ecology Across Borders organized by the BES and SFE<sup>2</sup>, Liverpool, United-Kingdom*

### *Vulgarisation*

**2021-2022** – Organisation du stand « Le monde des fourmis » lors de la fête de la science. *Sorbonne Université, Paris*

**2021** – Intervention dans un Lycée pour présenter la recherche publique. *Declics, Paris*

**2021** – Intervention dans une école primaire pour présenter les fourmis. *Paris*

**2021** – Direct Instagram sur le compte « Paris Nature » de la Ville de Paris pour présenter mon étude sur les communautés de fourmis dans les parcs Parisiens.

Disponible sur <https://youtu.be/5f3OcXeZcNE>

### *Activités collectives*

**2019-2021** – Représentant des doctorants à l'école doctorale 227 (Sciences de la nature et de l'Homme : évolution et écologie)

**2021** – Membre du jury de l'attribution des bourses doctorales de l'ED227

**2020-2021** – Représentant des doctorants à la commission de prévention et de résolution des conflits de Sorbonne Université

**2020** – Organisation de 2 jours de retraites des jeunes chercheurs de l'IEES-Paris (Présentations scientifiques, activités relaxantes), *Fontainebleau*



# Résumé

---

La fragmentation de l'habitat est une des menaces majeures qui pèse sur la biodiversité. Les principales causes sont dues à l'activité humaine. Elle est produite par l'augmentation de l'urbanisation, de l'agriculture, de la déforestation ou des infrastructures de transport. La fragmentation de l'habitat est caractérisée par une diminution de la quantité d'habitat favorable et par un isolement de cet habitat. L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre son effet à plusieurs échelles, de la population en regardant les différences inter-individuelles notamment liées aux différentes stratégies de dispersion, et à l'échelle des communautés et des métacommunautés en observant leurs compositions. Plusieurs approches sont utilisées : théorie, étude empirique et observations sur le terrain. La dispersion est un trait d'histoire de vie clé pour la survie dans un habitat fragmenté car elle permet le passage d'individus d'un fragment à un autre et la colonisation des fragments vides. Cependant, plusieurs forces ont des effets opposés sur le maintien des espèces dans un contexte de fragmentation de l'habitat. La fragmentation augmente les coûts liés à la dispersion dans un habitat défavorable, augmente l'hétérogénéité mais également la compétition entre apparentés. La fragmentation de l'habitat a un impact à l'échelle des communautés en faisant varier le nombre d'espèces ou la composition des communautés. Les fourmis sont de bons modèles d'études pour répondre aux problématiques de cette thèse car elles sont présentes dans de nombreux milieux contrastés et ont un fort polymorphisme de dispersion. Il existe des reines qui dispersent sur de longues distances en étant ailées et seules, ou des reines qui dispersent sur de plus courtes distances en étant aptères et accompagnées d'un groupe d'ouvrières. A l'échelle des populations, j'ai étudié la fourmi graminicole *Myrmecina graminicola* qui a l'intérêt d'utiliser les deux stratégies de dispersion. A l'échelle des communautés, je me suis intéressé aux espèces de fourmis des parcs parisiens, habitat très fragmenté, et des forêts proches de Paris, habitat peu fragmenté. Dans le premier chapitre, j'ai montré avec une approche théorique que la distance de dispersion augmente quand la

fragmentation de l'habitat augmente dans un contexte de compromis compétition/colonisation mais que la structuration de l'habitat peut fortement affecter ces résultats avec une diminution de la dispersion quand l'habitat est agrégé. Dans un deuxième chapitre, j'ai mis en évidence l'existence de ce compromis compétition/colonisation chez *M. graminicola* et l'importance de la présence d'ouvrières lors de la fondation d'une nouvelle colonie, leur présence augmentant la survie et la croissance de la colonie. Dans un troisième chapitre, j'ai montré une diminution de la dispersion avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat en milieu urbain chez *M. graminicola*, suggérant que le coût à la dispersion milieu urbain fortement fragmenté sélectionne contre la dispersion. Pour finir, j'ai observé une augmentation de la richesse spécifique, avec des communautés de fourmis très différentes, entre le milieu urbain et forestier et une baisse de la richesse spécifique avec la taille du parc en ville. Il n'y a pas d'effet de la fragmentation en forêt. Cette thèse montre la complexité des réponses à la fragmentation de l'habitat, que ce soit à l'échelle des populations et des communautés, et ouvre la voie à de nouvelles études.

**Mots clés :** Fragmentation de l'habitat, dispersion, fourmis

# Abstract

---

Habitat fragmentation is one of the major threats to biodiversity. The main causes are due to human activity. It is produced by increased urbanisation, agriculture, deforestation, or transport infrastructure. Habitat fragmentation is characterised by a decrease in the amount of favourable habitat and by the isolation of this habitat. The objective of this thesis is to better understand its effect at several scales, from the population level by looking at inter-individual differences linked to different dispersal strategies, to the community and metacommunity level by observing their composition. Several approaches are used: theory, an empirical study and field observations. Dispersal is a key life-history trait for survival in a fragmented habitat as it allows the movement of individuals from one fragment to another and the colonisation of empty fragments. However, several forces have opposing effects on the maintenance of species in a fragmented habitat. Fragmentation increases the costs of dispersal in an unfavourable habitat, increases heterogeneity and competition between relatives. Habitat fragmentation has an impact at the community level by changing the number of species or the composition of communities. Ants are good models to study because they are present in many contrasting environments and have a strong dispersal polymorphism. There are winged queens that disperse alone over long distances, or apterous queens that disperse accompanied by a group of workers over shorter distances. At the population level, I studied the ant *Myrmecina graminicola* which advantageously uses both dispersal strategies. At the community level, I studied ant species in Parisian parks, a highly fragmented habitat, and in forests near Paris, a less fragmented habitat. In the first chapter, I showed with a theoretical approach that the dispersal distance increases when the habitat fragmentation increases in a context of competition/colonisation trade-off. Habitat structure can strongly affect these results with a decrease of the dispersal when the habitat is aggregated. In a second chapter, I highlighted the existence of this competition/colonisation trade-off in *M. graminicola* and the importance of the presence of workers during the foundation of a new colony,

their presence increasing the survival and growth of the colony. In a third chapter, I showed a decrease in dispersal with increased habitat fragmentation in urban environments in *M. graminicola*, suggesting that the cost of dispersing in highly fragmented urban environments selects against dispersal. Finally, I observed an increase in species richness, with very different ant communities, between urban and forest environments and a decrease in species richness with increasing park size in the city. There is no effect of fragmentation in forests. This thesis shows the diversity of responses to habitat fragmentation, both at the population and community levels, and opens the way for further studies.

**Keywords :** Habitat fragmentation, dispersal, ants