



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie Agro Santé

présentée par

Maxime Dahirel

Préparée à l'unité de recherche UMR 6553 Ecobio
« Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution »
UFR SVE – Sciences de la vie et de l'environnement
OSUR – Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

**Déterminants
individuels et
environnementaux de
la dispersion chez
une espèce
hermaphrodite,
l'escargot *Cornu
aspersum***

**Thèse soutenue à Rennes
le 23 octobre 2014**

devant le jury composé de :

Michel BAGUETTE

Professeur, MNHN, UMR 7205 ISYEB / *rapporteur –
président du jury*

Dries BONTE

Professeur, Universiteit Gent, Terrestrial Ecology
Unit / *rapporteur*

Benoit FACON

Chargé de Recherches, INRA, UMR CBGP /
examineur

Jean-François LE GALLIARD

Chargé de Recherches, CNRS, UMR 7618 iEES
Paris / *examineur*

Luc MADEC

Professeur, Université de Rennes 1, UMR 6553
Ecobio / *directeur de thèse*

Armelle ANSART

Maitre de conférences, Université de Rennes 1,
UMR 6553 Ecobio / *co-directeur de thèse*

Déterminants individuels et
environnementaux de la dispersion chez
une espèce hermaphrodite, l'escargot
Cornu aspersum



Individual and environmental drivers of
dispersal in a hermaphrodite species,
the land snail *Cornu aspersum*

“The Road goes ever on and on,
Down from the door where it began.
Now far ahead the Road has gone,
And I must follow, if I can,
Pursuing it with eager feet,
Until it joins some larger way
Where many paths and errands meet.

And whither then? I cannot say”

J.R.R. Tolkien, *The Fellowship of the Ring*

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	11
1 Ecologie évolutive de la dispersion chez les animaux	12
A. Définitions.....	12
B. Déterminants ultimes de la dispersion.....	14
C. Syndromes de dispersion	17
D. Dispersion contexte-dépendante.....	20
E. Dispersion et reproduction : quelques éléments supplémentaires	23
2 Dispersion active chez les Gastéropodes terrestres.....	27
A. Introduction	27
B. Méthodes de suivi	28
C. Amplitude et déterminants de la dispersion : un état des lieux des connaissances	31
D. Perspectives	36
3 Le modèle d'étude : le petit-gris <i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774).....	38
A. Morphologie extérieure	38
B. Répartition	39
C. Ecologie	40
D. Cycle de vie et reproduction	46
4 Objectif et organisation de la thèse	51
DETERMINANTS INDIVIDUELS DE LA DISPERSION	57
Stage- and weather-dependent dispersal in the brown garden snail <i>Cornu aspersum</i>.....	59
Abstract	59
Introduction	60
Material and Methods	63
Collecting and maintenance of snails.....	63
Monitoring of snail dispersal in semi-natural conditions	63
Statistical analyses	66
Results	68
Weather differences between the two years (Table 1)	68
The departure stage: emigration rate between recaptures at the patch level.....	69
The transience stage: maximal dispersal distances.....	70
The transience stage: individual diffusion coefficients during dispersal	72
Discussion	73
Electronic supplementary material.....	80
Movement ability, female allocation and protandric development in the brown garden snail <i>Cornu aspersum</i>: dispersal / reproduction relationships in a simultaneous hermaphrodite	87
Abstract	87
Introduction	88
Material and Methods	90
Origin and rearing of snails	90
Movement characteristics.....	91
Phenotypic traits	93

Statistical analyses	94
Results	97
Development and age at maturity of reproductive organs	97
Phenotypic determinants of movement behaviour and variation with age	97
Discussion	102
Protandrous development in the brown garden snail	102
Phenotypic correlates of movement explain changes in dispersal behaviour through ontogeny	103
DETERMINANTS ENVIRONNEMENTAUX DE LA DISPERSION.....	109
Density-dependence of dispersal in adults and subadults of the hermaphrodite snail <i>Cornu aspersum</i>: a discrete choice modelling approach	111
Abstract	111
Introduction	112
Material and Methods	115
Collecting and maintenance of snails	115
Experimental landscape setup	115
Population setup and monitoring of snail dispersal	117
Statistical analyses	118
Results	120
Discussion	124
Electronic supplementary material	130
Variabilité du domaine de perception olfactive chez l'escargot petit-gris <i>Cornu aspersum</i>	131
Résumé	131
Introduction	132
Matériel et méthodes	133
Collecte et élevage des escargots	133
Protocole expérimental	134
Analyses statistiques	136
Résultats	137
Mesures d'orientation	137
Mouvements tentaculaires	139
Discussion	139
Variation du domaine de perception en fonction du type de stimulus	139
Mouvements tentaculaires et perception	141
Tables supplémentaires	143
Comportement d'exploration et domaine de perception de l'escargot <i>Cornu aspersum</i> le long d'un gradient d'urbanisation	145
Résumé	145
Introduction	146
Matériel et méthodes	148
Matériel biologique et site d'étude	148
Suivis comportementaux	150
Analyses statistiques	151
Résultats	153
Taille à maturité	153
Comportement en bordure d'habitat	154
Domaine de perception	156

Discussion	156
Figures supplémentaires	160
Movement propensity and ability correlate with ecological specialization in European land snails: comparative analysis of a dispersal syndrome	163
Abstract	163
Introduction	164
Material and Methods	167
Snail collecting, identification and maintenance	167
Movement data acquisition.....	169
Habitat specialization	171
Phenotypic traits	172
Molecular data and tree construction.....	172
Statistical analyses	174
Results	175
Phylogenetic tree	175
Phylogenetic effect.....	176
Correlations between movement traits and specialisation	177
Discussion	180
Phylogenetic constraints on body mass influence movement capacities	180
Behavioural and phenotypic traits correlate in a movement/ habitat specialization syndrome	181
Data accessibility	184
Electronic supplementary material.....	185
DISCUSSION GENERALE	191
1 Dispersion et reproduction chez une espèce hermaphrodite	193
A. Compromis entre dispersion et investissement dans la fonction femelle	193
B. Et la fonction mâle ?	194
C. Dispersion âge-dépendante, hermaphroditisme simultanée protandre et évolution des systèmes de reproduction	195
2 Dispersion et persistance en paysages fragmentés et anthropisés	198
A. Dispersion densité-dépendante et dynamique des populations	198
B. Dispersion en environnements fragmentés et coûts du mouvement	201
3 Perspectives et futures directions de recherche.....	203
A. Dispersion et structure de parentèle	203
B. Dispersion et effets transgénérationnels	204
C. Traces de mucus, information sociale et dispersion chez les Gastéropodes terrestres ..	204
D. Compromis entre dispersion et dormance	205
Conclusion : comprendre le rôle des comportements de dispersion dans le succès de <i>Cornu aspersum</i> à l'échelle mondiale	207
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	208
INDEX DES ESPECES	248
REMERCIEMENTS.....	250

Partie 1 :



Introduction générale

- 1. Ecologie évolutive de la dispersion chez les animaux
- 2. Dispersion active chez les Gastéropodes terrestres
- 3. Le modèle d'étude : le petit-gris *Cornu aspersum* (Müller, 1774)
- 4. Objectif et organisation de la thèse

« Tout ce qu'on veut faire ici, c'est étudier le principe général qui cause le mouvement dans les divers êtres, de quelque moyen qu'ils se servent pour l'accomplir; car, les uns se meuvent en volant, d'autres en nageant, ceux-ci en marchant, **ceux-là par tels autres moyens analogues.** »

(..)

« Mais comment se peut-il que l'animal, à la suite de sa pensée, tantôt agisse et tantôt n'agisse pas ? Comment peut-il tantôt se mouvoir et tantôt ne se point mouvoir ? »

Aristote, *Du Mouvement des animaux*, 4^{ème} siècle avant J.C.

(trad. J. Barthélémy Saint-Hilaire, 1847)

1 Ecologie évolutive de la dispersion chez les animaux

A. Définitions

Le mouvement est un paramètre fondamental de l'histoire de vie des animaux ; il leur permet de rechercher des ressources alimentaires, territoriales et/ou sexuelles, d'éviter les prédateurs et les conditions défavorables, et de coloniser de nouveaux espaces. De nombreux naturalistes et scientifiques ont donc cherché à décrire, identifier et expliquer la remarquable diversité des mouvements observés dans la nature (voir Turchin 1998; Clobert *et al.* 2001, 2012; Bullock, Kenward & Hails 2002; Dingle & Drake 2007; Nathan *et al.* 2008; pour quelques exemples de synthèses récentes).

Parmi ces types de mouvement, la dispersion est l'exemple même de l'objet d'étude assez facile à appréhender intuitivement, mais dont la définition rigoureuse est difficile à établir. La définition la plus récente, et la plus communément acceptée actuellement, est celle de Ronce (2007), qui qualifie de mouvement de dispersion « **tout mouvement d'individus ou de propagules ayant des conséquences potentielles sur les flux de gènes dans l'espace** ». Cette définition, comparée à d'autres, qui considèrent la dispersion comme un mouvement éloignant les individus les uns des autres (Turchin 1998; Begon, Townsend & Harper 2006) ou un mouvement entre différentes taches d'habitat (Bowler & Benton 2005), présente plusieurs intérêts conceptuels majeurs. Elle est utilisable quelle que soit la structure spatiale des populations étudiées ou de leur environnement et, en se focalisant sur les flux de gènes (potentiels ou réalisés), elle se place explicitement dans une perspective évolutive.

Les mouvements de dispersion ont des conséquences profondes à la plupart des échelles écologiques et évolutives. On peut citer par exemple l'importance de la dispersion dans la dynamique et la persistance des populations (Benton & Bowler 2012), dans l'assemblage et la productivité des espèces dans les communautés (Loreau, Mouquet & Gonzalez 2003; Venail *et al.* 2008), ou son rôle dans la spéciation (Heinz, Mazzucco & Dieckmann 2009; Claramunt *et al.* 2012). La dispersion est également le processus par lequel les aires

de répartition des organismes changent (Sexton *et al.* 2009; Kubisch *et al.* 2013b), et est donc un élément particulièrement important des invasions biologiques (Phillips, Brown & Shine 2010; Lombaert *et al.* 2014) ou de la réponse des espèces aux changements globaux (Travis *et al.* 2013). Le rôle clé de ce trait explique largement l'intérêt porté par de nombreux scientifiques, provenant de disciplines diverses, aux facteurs déterminant son expression (Clobert *et al.* 2001, 2012; Bowler & Benton 2005).

Chez les animaux, on distingue généralement la dispersion « natale » (*natal dispersal*), ou départ du site de naissance vers le site de première reproduction, de la dispersion « de reproduction » (*breeding dispersal*), qui s'effectue entre deux sites de reproduction successifs (Greenwood 1980). La première peut, selon les espèces, avoir lieu à n'importe quel stade de développement, tandis que la seconde est, par définition, un attribut des adultes. Conceptuellement, la dispersion peut être divisée en 3 étapes : le départ du site/de la population d'origine (ou émigration), le mouvement proprement dit (ou transit) et l'installation dans un nouveau site/une nouvelle population (ou immigration) (par ex. Clobert *et al.* 2009). Les pressions de sélection, les contraintes environnementales et les réponses des individus sont en effet potentiellement différentes à chacune des trois étapes (Matthysen 2012).

Comme pour tous les phénomènes biologiques, on peut répondre de deux manières à la question « Quelles sont les causes de la dispersion ? » (Mayr 1961). On peut, d'un côté, considérer les déterminants ultimes, c'est-à-dire les bénéfices évolutifs (en termes de *fitness*) d'un trait biologique. On peut également s'intéresser aux déterminants proximaux, c'est-à-dire aux mécanismes et signaux déclenchant la mise en place ou l'expression de ce trait chez un individu donné (Starrfelt & Kokko 2012a).

Fitness (valeur
adaptive, aptitude
phénotypique)
Capacité d'un individu ou d'un phénotype à produire des descendants matures, par rapport à la moyenne. La *fitness* globale, inclusive, d'un individu dépend également, de façon pondérée par le coefficient de similarité génétique, du succès des individus apparentés. (Ridley 2004; Danchin, Giraldeau & Cézilly 2005).

B. Déterminants ultimes de la dispersion

A un niveau très général, la dispersion peut être considérée comme une réponse à la variance, dans l'espace et le temps, de la *fitness* attendue (Starrfelt & Kokko 2012a). Cette variation peut être liée aux conséquences des interactions entre apparentés, où à l'hétérogénéité spatio-temporelle dans la qualité de l'habitat. Cette hétérogénéité peut être liée à des causes externes (conditions environnementales) ou internes (démographiques) à la population d'intérêt (Bowler & Benton 2005; Starrfelt & Kokko 2012a; Duputié & Massol 2013). A l'opposé, un certain nombre de coûts associés à la dispersion vont réduire la *fitness* des individus/génotypes disperseurs comparés aux non-disperseurs, ou philopatriques (Bonte *et al.* 2012; [encadré 1](#)). Les patrons de dispersion observés seront le résultat de cet équilibre complexe et changeant entre coûts et bénéfices.

Compétition de parentèle

La sélection de parentèle fournit une explication puissante à l'évolution de la dispersion, malgré ses coûts : en effet, ce comportement permet de limiter la compétition qui surviendrait entre apparentés s'ils restaient sur un même site aux possibilités finies. Hamilton et May (1977) ont été les premiers à formaliser mathématiquement cette hypothèse. Ils ont montré que, dans un environnement stable, un génotype dont au moins une partie des descendants disperse aura toujours une meilleure *fitness* inclusive qu'un autre, ne produisant que des descendants philopatriques, quel que soit le coût de la dispersion. Ces travaux ont été poursuivis et étendus par la suite par de nombreux autres auteurs, avec des modèles plus réalistes intégrant par exemple un environnement variable (Gandon & Michalakis 1999), ou modulant l'intensité de la compétition de parentèle (Bach *et al.* 2006). La compétition de parentèle semble également jouer un rôle important dans l'évolution de la dispersion lors des phases d'expansion d'aire de répartition (Kubisch *et al.* 2013a). Chez le lézard vivipare (*Zootoca vivipara*), une série d'études a montré un lien entre taux de dispersion des jeunes et existence d'une compétition mère/enfants pour les ressources (voir par exemple Le Galliard, Ferrière & Clobert 2003; Cote & Clobert 2010). Chez

Platyscapa awekei, une guêpe pollinisatrice des figuiers, quand tous les mâles émergeant d'une figue sont issus de la même femelle, le taux de dispersion est plus élevé que lorsque la figue a été colonisée par plusieurs femelles (Moore, Loggenberg & Greeff 2006). Dans certains cas, les interactions entre apparentés ont également des effets positifs, au travers des comportements de coopération (Hatchwell, Gullett & Adams 2014). La balance entre coûts et bénéfices des interactions entre apparentés d'un côté, de la dispersion de l'autre joue un rôle important dans l'évolution de la coopération (Peer & Taborsky 2007; Purcell, Brelsford & Avilés 2012).

Evitement de la consanguinité

La dispersion, en favorisant l'éloignement entre apparentés, permet également d'éviter les conséquences délétères de la consanguinité (Perrin & Mazalov 1999; Guillaume & Perrin 2006; Szulkin & Sheldon 2008). Il peut néanmoins être difficile de séparer ce qui relève de l'évitement de la consanguinité de ce qui relève de l'évitement de la compétition entre apparentés (Perrin & Goudet 2001; Ronce 2007). Une étude menée sur l'acarien *Tetranychus urticae*, où compétition de parentèle et consanguinité ont été séparées en créant des populations expérimentales composites à partir de différentes lignées consanguines, constitue une intéressante exception (Bitume *et al.* 2013). Chez cette espèce, le degré de consanguinité n'a qu'un effet limité sur la dispersion, comparé à la compétition entre apparentés ; cependant, les effets délétères de la consanguinité étaient faibles dans les populations étudiées. En pratique, l'existence, chez de nombreux taxons, de stratégies de dispersion différentes entre mâles et femelles (Greenwood 1980; Marentette *et al.* 2011; Dobson 2013; Mabry *et al.* 2013) est souvent citée comme indice d'une dispersion sélectionnée pour éviter la consanguinité (Gros, Hovestadt & Poethke 2008; mais voir Szulkin *et al.* 2013). En effet, le risque de se reproduire avec un apparenté diminue quand, dans une portée, la plupart des individus d'un sexe dispersent tandis que la plupart de ceux du sexe opposé restent philopatriques, comme cela a pu être observé chez l'ours noir *Ursus americanus* (Costello *et al.* 2008).

Hétérogénéité de l'habitat

Le milieu dans lequel vivent et évoluent les populations animales n'est pas fixe : la quantité comme la qualité des habitats disponibles varient dans l'espace et le temps. Cette variabilité peut être indépendante de l'espèce étudiée (facteurs climatiques ou anthropiques, par exemple), ou liée à ses paramètres démographiques, susceptibles de faire varier les ressources disponibles par individu, et donc l'intensité de la compétition intraspécifique (Starrfelt & Kokko 2012a). Lorsque ces variations sont stochastiques et asynchrones entre populations, la dispersion peut être vue comme une forme de *bet-hedging* : en effet, si elle réduit la *fitness* moyenne (en raison des coûts, [Encadré 1](#)), elle permet également de réduire la corrélation entre les succès reproducteurs au sein d'une même lignée, et donc le risque d'extinction (Starrfelt & Kokko 2012b; Matthysen 2012). Friedenber *et al.* (2003) ont montré, dans une expérience d'évolution expérimentale chez le nématode *Caenorhabditis elegans*, que ce type de fluctuations augmente en effet la *fitness* des disperseurs, confirmant également les prédictions de certains modèles (Comins, Hamilton & May 1980; Gandon & Michalakis 1999). La fragmentation des habitats, en augmentant les distances entre habitats favorables et en diminuant la taille, donc la qualité, des habitats disponibles, est une forme de variation susceptible d'augmenter les coûts associés à la dispersion, et donc de contre-sélectionner ce comportement (Bonte, Hovestadt & Poethke 2010). Un large corpus d'observations montre en effet que les populations ayant évolué en paysage fragmenté présentent moins d'individus disperseurs que celles ayant évolué dans des habitats plus continus (Baguette *et al.* 2012), mais ces résultats diffèrent fortement selon les caractéristiques des espèces, populations et environnements étudiés et leurs interactions.

Encadré 1 : coûts de la dispersion

La dispersion est une stratégie risquée, impliquant un certain nombre de coûts, qui jouent un rôle aussi important que les bénéfices dans la stratégie de dispersion retenue (Bonte *et al.* 2012). Ces coûts peuvent être classés en quatre grandes catégories :

- les coûts énergétiques sont parmi les plus fréquemment mentionnés : l'énergie allouée à la dispersion, que ce soit pour le mouvement en tant que tel ou pour le développement de structures favorisant la dispersion (ailes, réserves...), n'est plus disponible pour d'autres traits d'histoire de vie. Cela peut avoir des conséquences sur la fécondité des disperseurs et/ou sur la qualité des descendants (Roff 1977; Guerra 2011) ;
- le risque de mortalité est généralement plus élevé pendant la dispersion, qu'il soit lié à la prédation (Yoder, Marschall & Swanson 2004) ou aux conditions défavorables (nourriture, climat) rencontrées pendant le déplacement (Johnson *et al.* 2009) ;
- le temps consacré à la dispersion est un temps perdu pour d'autres activités, incluant la reproduction; malgré son importance potentielle, cette dimension a été assez peu étudiée jusqu'à présent (Bonte *et al.* 2012) ;
- les coûts d'opportunité sont les coûts liés au choix d'une option parmi plusieurs alternatives, potentiellement meilleures. Quitter un territoire peut par exemple faire perdre le bénéfice de certaines adaptations locales (Tack & Roslin 2009), ou ceux associés à la familiarité avec l'habitat (Brown, Brown & Brazeal 2008).

C. Syndromes de dispersion

Même si cette donnée est généralement ignorée dans les modèles théoriques traitant de l'évolution de la dispersion, les individus disperseurs représentent souvent un échantillon non aléatoire de la population (Clobert *et al.* 2009; Ronce & Clobert 2012). La propension à disperser est en effet souvent corrélée avec une série de caractéristiques morphologiques, comportementales et physiologiques ; ces suites de traits covariants sont qualifiés de « syndromes de dispersion » (Ronce & Clobert 2012). Ces corrélations entre traits, d'origine génétique (Korsten *et al.* 2013) et/ou environnementale (Saastamoinen, Brakefield & Ovaskainen 2012), sont la résultante des compromis existant entre dispersion et autres traits et de la sélection, les traits maximisant le succès reproducteur étant *a priori* différents entre individus disperseurs et sédentaires.

Syndromes morphologiques

Chez plusieurs groupes d'Insectes, il existe un dimorphisme alaire très marqué, avec des formes macroptères capables de disperser et des formes aptères ou brachyptères plus sédentaires (Harrison 1980; Zera & Denno 1997). Un dimorphisme comportemental étant souvent associé à ce dimorphisme alaire (Harrison 1980), cette différence peut se maintenir chez des espèces incapables de voler. Les individus macroptères du gendarme *Pyrrhocoris apterus* ont ainsi une capacité de dispersion supérieure à celle des brachyptères (Socha & Zemek 2003). Chez les pucerons, les organes sensoriels sont également plus développés chez les formes ailées que chez les formes aptères, conférant aux premières de meilleures capacités de détection des plantes hôtes (Braendle *et al.* 2006). La production de formes ailées peut être déclenchée, entre autres facteurs, par les contacts entre individus à haute densité de population, la présence de prédateurs, une baisse de la température et, chez certaines espèces, par une baisse de qualité nutritionnelle de la plante hôte (Sloggett & Weisser 2002; Braendle *et al.* 2006). Cette plasticité lors de la phase parthénogénétique coexiste avec un polymorphisme génétique s'exprimant pendant la phase sexuée ; les liens entre les deux sont encore mal connus (Braendle *et al.* 2006).

Une discontinuité morphologique entre disperseurs et sédentaires existe aussi chez certains Mollusques marins dispersant au stade larvaire, avec des larves benthiques s'installant à proximité immédiate de leur lieu de naissance, et des larves aux capacités de flottaison plus élevées dispersant sur de plus longues distances (on parle de poecilogonie; Krug 2009). Le plus souvent cependant, les traits impliqués et la capacité de dispersion varient de façon plus subtile et continue. Chez certaines espèces d'Insectes volants ou de Vertébrés, la taille des organes locomoteurs est liée aux capacités et/ou à la propension à disperser chez au moins un des deux sexes (Zera & Denno 1997; Phillips *et al.* 2006; Skjelseth *et al.* 2007; Kalarus *et al.* 2013; Rotheray *et al.* 2014). Quand il est nécessaire d'être en bonne condition physique pour émigrer ou immigrer, la sélection tend à associer propension à disperser et bonne condition corporelle (Kisdi, Utz & Gyllenberg 2012). Les individus qui dispersent (plus) sont alors, en moyenne, les plus grands et ceux ayant le plus de réserves (Nunes *et al.* 1999; Delgado *et al.* 2010; Debeffe *et al.* 2012). À l'inverse, quand

la compétition pour la ressource/les partenaires est prédominante, elle est plus intense pour les individus en moins bonne condition qui ont, en réponse, plus tendance à disperser (Kisdi *et al.* 2012; Tarwater 2012).

Syndromes comportementaux

Disperseurs et sédentaires peuvent également différer par d'autres traits comportementaux ; même si des cas inverses existent, les disperseurs présentent souvent un comportement exploratoire plus marqué, sont plus agressifs et/ou moins sociables (Dingemanse *et al.* 2003; Cote & Clobert 2007a; Cote *et al.* 2010b; Quinn *et al.* 2011; Korsten *et al.* 2013). Par exemple, chez la gambusie *Gambusia affinis*, un poisson insectivore invasif dans de nombreuses régions, les individus les plus sociaux (attirés par un banc de conspécifiques) dispersent en moyenne moins loin que les autres (Cote *et al.* 2010b). Un corpus croissant d'études suggère que ces différences comportementales entre individus préexistent à la dispersion et se maintiennent de façon stable tout au long de la vie (on parle alors de "personnalités"; Cote *et al.* 2010a; Wolf & Weissing 2012).

Syndromes physiologiques

Chez les Vertébrés et les Insectes, des différences physiologiques ont également été décrites entre disperseurs et sédentaires. Chez les Vertébrés, les différences comportementales présentées ci-dessus et leurs conséquences en termes de dispersion ont été reliées à des différences dans les niveaux en testostérone et/ou corticostérone (Nunes *et al.* 1999; Vercken *et al.* 2007; Cote *et al.* 2010a). Chez certains Insectes, la macroptérie est associée à de plus hauts niveaux d'hormone juvénile (Zera 2004; Ishikawa *et al.* 2013). Chez le papillon *Melitaea cinxia*, disperseurs et sédentaires diffèrent en termes de capacité métabolique : les femelles porteuses de l'allèle Pgi-f pour l'enzyme phosphoglucose isomérase dispersent plus que celles porteuses des autres allèles, caractérisées par un taux métabolique en vol plus faible (Haag *et al.* 2005; Niitepõld *et al.* 2009).

Toutefois, ces différences entre disperseurs et sédentaires sont des différences moyennes, le comportement de dispersion d'un individu donné étant la résultante d'interactions complexes entre caractéristiques individuelles et conditions environnementales, dont l'intensité et le sens sont susceptibles de varier entre les trois étapes de la dispersion (Matthysen 2012).

D. Dispersion contexte-dépendante

Il existe de nombreuses preuves empiriques que la dispersion n'est pas un comportement fixé pour chaque individu, mais qu'elle dépend, de façon dynamique, des conditions environnementales rencontrées, et ce même parmi les individus présentant des adaptations favorisant la dispersion (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2012). Les modèles montrent en effet que des stratégies de dispersion contexte-dépendantes, ajustées aux conditions environnementales de façon flexible, et informées sur les destinations possibles, évoluent facilement, en particulier lorsque l'acquisition d'informations n'est pas ou peu coûteuse (Clobert *et al.* 2009; Bocedi, Heinonen & Travis 2012; Chaine, Legendre & Clobert 2013; Delgado *et al.* 2014). Ces informations peuvent être utilisées aux trois étapes de la dispersion, même si la disponibilité et l'importance de chaque source d'information varieront entre émigration, mouvement et immigration (Doligez, Danchin & Clobert 2002; Matthysen 2012).

Présence de conspécifiques

La densité de population est un indice fréquemment étudié dans la littérature : chez de nombreux taxons, le taux d'émigration augmente avec la densité de population, en réponse à l'accroissement de la compétition (Moksnes 2004; Bowler & Benton 2005; Enfjäll & Leimar 2005; Matthysen 2005; Mathieu *et al.* 2010; Bitume *et al.* 2013). Chez l'acarien *Tetranychus urticae*, la densité de population subie par les parents (et grand-parents) influence même les décisions de dispersion de leur progéniture (Bitume *et al.* 2014). Une densité de population accrue implique souvent une augmentation de la compétition par exploitation et par interférence (Scharf, Filin & Ovadia 2008). Des manipulations artificielles de la qualité et/ou de la quantité des

ressources disponibles permettent de séparer ces deux effets et montrent que certaines espèces utilisent plutôt la qualité/quantité de ressources (Matter & Roland 2002; Kennedy & Ward 2003; Mathieu *et al.* 2010). Néanmoins, dans de nombreux cas, la propension à rester dans un habitat donné (avant la dispersion ou à l'immigration) dépend bien de la densité de population, indépendamment de la quantité de ressources disponibles par individu. C'est particulièrement vrai chez les espèces où la compétition par interférence est importante, comme le crabe *Carcinus maenas*, chez lequel agression intraspécifique et cannibalisme sont fréquents (Moksnes 2004).

Dans les cas où les individus tirent un bénéfice de la vie en groupe, on peut s'attendre à ce que la dispersion soit négativement corrélée à la densité de population : les individus quittent les habitats peu peuplés pour des habitats à plus forte densité, comme par exemple chez le faucon crécerellette *Falco naumanni* (Serrano & Tella 2003; Serrano *et al.* 2005). Chez cette espèce, le risque de prédation est plus faible au sein des larges colonies, et les mouvements de dispersion d'une petite colonie vers une large colonie sont 2,5 fois plus fréquents que l'inverse (Serrano *et al.* 2005). Même chez les espèces non sociales, la présence de conspécifiques dans un habitat peut signaler sa qualité ou la présence de partenaires potentiels (Stamps 2001).

Variabilité dans l'effet des conspécifiques

Différents individus ne véhiculent pas les mêmes informations sur la qualité d'un habitat donné.

Lorsque les individus sont capables de reconnaissance de parentèle, la décision de disperser peut être par exemple plus sensible à la présence d'apparentés qu'à celle de conspécifiques non apparentés (Le Galliard *et al.* 2003; Moore *et al.* 2006; Cote, Clobert & Fitze 2007).

Le phénotype des individus reflète la qualité de leur habitat d'origine, ce qui en fait une source d'information potentielle sur la qualité de cet habitat (Clobert *et al.* 2009). Cette information peut modifier les décisions d'émigration : chez le lézard *Zootoca vivipara*, les grands individus (les plus compétitifs) émigrent plus quand les immigrants avec lesquels ils interagissent proviennent d'habitats à haute densité de population (Cote & Clobert 2007b; Cote, Boudsocq & Clobert 2008).

Mâles et femelles diffèrent dans leurs interactions : dans un habitat donné, deux individus de sexe opposé sont à la fois des partenaires potentiels et des compétiteurs (et parfois uniquement des partenaires, quand les ressources utilisées sont différentes ; De Meester & Bonte 2010) ; à l’opposé, deux individus du même sexe sont en compétition à la fois pour les ressources et pour les opportunités d’accouplement (Hovestadt, Mitesser & Poethke 2014). La réponse à la densité de population peut donc être modulée par le sex-ratio, le manque de partenaires disponibles déclenchant la dispersion du sexe en surnombre (Moore *et al.* 2006; Steifetten & Dale 2012).

Présence d’ennemis naturels

La présence de prédateurs, parasites, parasitoïdes dans un habitat peut également augmenter la dispersion (Hakkarainen *et al.* 2001; Sloggett & Weisser 2002; McCauley & Rowe 2010; Mestre, Bucher & Entling 2014). Ces effets peuvent être transgénérationnels : chez *Zootoca vivipara*, les individus dont la mère a été exposée à des odeurs de prédateurs dispersent plus que les individus contrôles (Bestion *et al.* 2014). A l’inverse, la détection de prédateurs (ou d’indices de présence) hors des habitats familiers peut limiter la propension à disperser (Kuefler, Avgar & Fryxell 2012). Le sens de la relation entre présence de prédateurs et dispersion dépend de l’autocorrélation spatiale et temporelle dans la répartition des prédateurs (Poethke, Weisser & Hovestadt 2010; Barraquand & Murrell 2012).

Conditions abiotiques

Le comportement de dispersion peut être également affecté par diverses conditions abiotiques, comme les conditions climatiques (Tuda & Shima 2002; Child, Phillips & Shine 2008; Delattre 2010) ou la luminosité (Penteriani *et al.* 2014). Ces éléments affectent en effet la probabilité de succès et les coûts associés à la dispersion : chez le papillon ectotherme *Maniola jurtina*, les vols directs, qui maximisent l’efficacité de la dispersion mais augmentent la température corporelle, sont moins fréquents lorsque la température ambiante est proche des températures critiques supérieures (Delattre 2010) ; les jeunes hiboux grand-duc (*Bubo bubo*) dispersent plus fréquemment pendant les phases de pleine lune, lorsque la luminosité relativement

plus élevée augmente le domaine de perception et la capacité à détecter des habitats favorables (Penteriani *et al.* 2014).

Malgré le grand nombre d'études documentant des exemples de dispersion contexte-dépendante, la façon dont les individus combinent et hiérarchisent les informations provenant de différentes sources pour former une décision de dispersion reste encore largement méconnue (Matthysen 2012). De plus, la nature séquentielle de la dispersion autorise l'apparition d'effets en cascade du contexte environnemental subi à une étape donnée sur les décisions aux étapes suivantes, effets également méconnus (Clobert *et al.* 2009).

E. Dispersion et reproduction : quelques éléments supplémentaires

Cette thèse s'inscrit dans le cadre des relations entre stratégies de dispersion et stratégies de reproduction. Ces relations ont été abondamment étudiées, en particulier parce que les deux traits s'influencent mutuellement, une compréhension complète de l'un nécessitant donc la prise en compte explicite de l'autre (Duputié & Massol 2013).

Compromis entre dispersion et reproduction

La dispersion est un comportement potentiellement coûteux en énergie (Bonte *et al.* 2012) ; on peut donc s'attendre à ce que ces dépenses énergétiques influencent d'autres traits consommateurs d'énergie, comme les traits liés à la reproduction. Roff (1977) a été l'un des premiers à montrer l'existence d'une relation négative entre temps passé en vol et investissement ultérieur dans la reproduction chez le diptère *Drosophila melanogaster*. Depuis, de nombreux travaux ont montré de telles relations chez d'autres groupes, de Vertébrés (par ex. Nevoux *et al.* 2013) comme d'Insectes (par ex. Samietz & Köhler 2012). Les coûts liés à la dispersion peuvent également être payés en amont, pendant le développement. L'énergie alors allouée au développement d'organes locomoteurs le sera au

détriment du développement des organes reproducteurs, l'exemple le plus marquant de ce type de compromis étant celui des Insectes présentant un dimorphisme alaire, déjà présenté plus haut (Zera & Denno 1997; Guerra 2011). Chez ces espèces, l'investissement dans la fonction reproductrice est souvent plus important chez le morphe le moins mobile, et ce même si l'on considère des individus n'ayant pas encore eu l'opportunité de voler (voir Guerra 2011 pour une méta-analyse). Chez les mâles de certaines espèces de Coléoptères, ce compromis d'allocation implique également des structures sexuelles secondaires liées à la compétition sexuelle : les individus investissant le plus dans les organes sexuels et ceux investissant dans le développement de mandibules exagérément développées sont moins mobiles que les autres (Okada *et al.* 2008; Yamane *et al.* 2010). Chez les femelles de l'acarien *Sancassania berlesei*, l'investissement dans la reproduction conduit les femelles à devenir des « machines à pondre » pour lesquelles la dispersion est physiquement difficile (Bowler & Benton 2009). Cependant, cette relation négative n'est pas universelle : des syndromes liant dispersion et fécondité élevée ont également été décrits, comme par exemple chez le papillon *Melitaea cinxia*. Chez cette espèce, les femelles Pgi-f sont à la fois les plus mobiles et les plus fécondes, mais au prix d'une consommation des réserves plus rapide et d'une longévité potentiellement plus faible en environnements pauvres en ressources (Saastamoinen, Ikonen & Hanski 2009; Bonte & Saastamoinen 2012). En raison de la grande diversité d'études démontrant un lien, dans un sens ou dans l'autre, entre fécondité et dispersion, une synthèse générale sur les mécanismes sous-jacents à ce syndrome reste hors d'atteinte (Ronce & Clobert 2012).

Effets des opportunités et des choix de reproduction

Indépendamment des dépenses énergétiques impliquées, les comportements de dispersion et de reproduction peuvent s'influencer mutuellement. Le délai entre dispersion et reproduction joue évidemment un rôle important dans l'efficacité de ce comportement comme mécanisme d'évitement de la consanguinité, mais aussi pour éviter la compétition entre apparentés (Bach *et al.* 2006). Le fait de changer d'habitat et/ou de population va modifier qualitativement et quantitativement les opportunités de reproduction des disperseurs. La

quantification de cet effet sur la *fitness* des disperseurs nécessite de comparer non pas le succès des disperseurs à celui des sédentaires, mais celui d'individus dotés d'un phénotype « disperseur » ayant et n'ayant pas dispersé, ce qui est rarement évident (mais voir Bonte *et al.* 2014). Les choix de partenaire jouent également un rôle important dans l'évolution de la dispersion : contrairement à d'autres traits, les accouplements homotypiques tendent à réduire la diversité des stratégies de dispersion existantes dans un système donné. Les hétérozygotes étant en effet rares dans ce type de système, les allèles associés à un comportement philopatrique ne peuvent pas échapper aux extinctions locales au sein de porteurs hétérozygotes disperseurs (Fronhofer *et al.* 2011).

Biais de dispersion liés au sexe

Un autre élément intéressant dans le contexte des relations entre dispersion et reproduction est l'existence d'asymétries dans la dispersion entre sexes. Des différences entre mâles et femelles en termes de propension à émigrer et de distances de dispersion ont été décrites chez de nombreuses espèces de Vertébrés (Greenwood 1980; Tucker *et al.* 1998; Lawson Handley & Perrin 2007; Marentette *et al.* 2011), incluant *Homo sapiens* (Lawson Handley & Perrin 2007; Fortunato & Jordan 2010), ou d'Insectes (Dubois *et al.* 2010; Kallioniemi *et al.* 2014). Plusieurs hypothèses non exclusives ont été avancées pour expliquer ces différences entre sexes, comme l'évitement de la consanguinité (voir plus haut), ou des différences dans les régimes de compétition pour les ressources ou pour les partenaires (Perrin & Mazalov 2000; Hovestadt *et al.* 2014). Depuis la synthèse classique de Greenwood (1980) sur les biais de dispersion chez les Mammifères et les Oiseaux, la direction de l'asymétrie (quel sexe disperse le plus/le plus loin?) est généralement considérée comme dépendant du système de reproduction : la dispersion est biaisée en faveur des mâles lorsque ceux-ci défendent les femelles/ sont polygynes, et biaisée en faveur des femelles quand les mâles défendent un territoire et des ressources/ en cas de monogamie sociale (Lawson Handley & Perrin 2007; Clutton-Brock & Lukas 2012; Mabry *et al.* 2013). Ces biais de dispersion peuvent avoir des effets dramatiques aux bordures d'aires de répartition, où les différences dans la dispersion des deux sexes peuvent modifier le sex-ratio et

altérer la dynamique de colonisation (Miller *et al.* 2011; Miller & Inouye 2013). Par exemple, chez la bruche *Callosobruchus maculatus* (Chrysomelidae), des expériences de dispersion contrôlée ont montré qu'une invasion se propage plus vite si la dispersion est biaisée en faveur des femelles. Cela est en partie dû au fait que, contrairement aux mâles, les femelles peuvent s'accoupler avant de disperser et produire leurs descendants après, compensant l'absence de partenaires dans les habitats au front d'invasion (Miller & Inouye 2013)

Quid des hermaphrodites ?

Il est à noter que ces éléments n'ont été étudiés explicitement que chez des animaux gonochoriques. Les animaux hermaphrodites constituent pourtant une part non négligeable des espèces animales (5–6%, autour d'un tiers si l'on met de côté les Arthropodes ; Jarne & Auld 2006). L'allocation dans les fonctions mâle et femelle est souvent flexible chez les hermaphrodites, dépendant des conditions environnementales et de la présence de partenaires potentiels ou de compétiteurs (Lorenzi, Schleicherová & Sella 2006; Brauer, Schärer & Michiels 2007; Baeza 2007; Vizoso & Schärer 2007; Hart, Svoboda & Cortez 2011). Comprendre comment les pressions de sélection, les compromis et contraintes évolutives présentés plus haut sont résolus chez des animaux hermaphrodites pourrait nous aider à mieux comprendre les relations entre stratégies de dispersion et stratégies de reproduction, mais aussi les mécanismes sous-tendant l'évolution de stratégies de reproduction complexes. En effet, chez les animaux comme chez les plantes, l'évolution de l'hermaphrodisme et son maintien semblent liés aux capacités de locomotion et/ou de dispersion : les hermaphrodites peuvent se reproduire avec n'importe quel conspécifique, alors que les animaux gonochoriques (ou les gamètes chez les plantes) doivent trouver un membre du sexe opposé. Ce trait avantage théoriquement l'hermaphrodisme chez les espèces sessiles ou celles pour lequel le mouvement est inefficace ou très coûteux (Charnov, Bull & Smith 1976; Puurtinen & Kaitala 2002; Eppley & Jesson 2008; Fromhage & Kokko 2010).

2 Dispersion active chez les Gastéropodes terrestres

A. Introduction

Les Mollusques Gastéropodes Stylommatophores (« escargots » et « limaces ») forment un groupe d'animaux terrestres très diversifié, avec plus de 30000 espèces occupant une grande variété d'habitats et de climats, de la zone équatoriale aux régions subpolaires, en passant par certains déserts (Barker 2001a). De nombreuses espèces sont des ravageurs de cultures (Barker 2002), classées comme espèces invasives (Cowie 2011b), ou sont au contraire menacées d'extinction (Hall, Baker & Hadfield 2010) ; comprendre comment ces espèces se déplacent dans les paysages est donc vital pour pouvoir mener des politiques de gestion et de contrôle adaptées (Aubry *et al.* 2006; Hall *et al.* 2010; Honek & Martinkova 2011).

La dispersion à longue distance des Gastéropodes terrestres est un processus essentiellement passif, principalement assuré par le vent, l'eau et les mouvements humains (Dörge *et al.* 1999). Cependant, colonisations et flux de gènes à des échelles plus locales, plus pertinentes en terme de dynamique des populations, se font de façon active (Aubry *et al.* 2006). La dispersion active a été très peu étudiée, surtout lorsque l'on prend en compte le nombre d'espèces et le nombre de chercheurs s'étant intéressés à ce groupe. Pourtant, étudier ce taxon peut permettre d'accéder à une meilleure compréhension de l'écologie et de l'évolution de la dispersion en général, pour des raisons à la fois techniques et scientifiques.

Vu les courtes distances et les faibles vitesses impliquées chez les Gastéropodes terrestres, la totalité du processus de dispersion peut être suivie et étudiée dans des systèmes de taille réduite. On peut donc facilement connaître le devenir d'un individu donné tout au long de la dispersion, ce qui est indispensable pour comprendre comment les disperseurs intègrent les étapes écoulées dans leur prise de décision à une étape du mouvement (Clobert *et al.* 2009).

Ensuite, ces animaux présentent des traits particuliers, susceptibles de conduire à l'évolution de stratégies de dispersion méconnues.

Les Stylommatophores sont en effet des hermaphrodites simultanés, avec une tendance à la protandrie dans certaines lignées (Barker 2001a). Comme présenté au chapitre précédent, on peut s'attendre à ce que les relations et compromis entre reproduction et dispersion soient modifiés par l'ajout d'une seconde dimension reproductive par individu.

Comme nous l'avons vu plus haut, les coûts de la dispersion jouent un rôle important dans l'évolution de ce comportement (Bonte *et al.* 2012). Le coût énergétique du mouvement est, chez les Gastéropodes terrestres, l'un des plus élevés du règne animal (Denny 1980). A cela s'ajoutent d'importantes pertes en eau pendant le mouvement : le mucus, indispensable à la locomotion, contient plus de 90% d'eau (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001). Chez le Polygyridae *Triodopsis albolabris*, les animaux forcés d'évacuer une partie de leurs réserves en eau (eau palléale) sont moins mobiles et endurants que les animaux contrôles (Smith 1981). La « lenteur » des Mollusques terrestres augmente le temps investi dans la dispersion au détriment d'autres activités, dont la reproduction (coûts temporels ; Bonte *et al.* 2012) ; elle les rend aussi particulièrement vulnérables à la prédation pendant la phase de transit (Barker 2004). Ces éléments font de ce taxon un modèle très intéressant pour étudier les relations entre coûts et bénéfices de la dispersion et la mise en place d'adaptations limitant ces coûts.

Dans les pages qui suivent, nous passerons d'abord en revue les méthodes utilisées dans la littérature pour collecter des données, avant de résumer l'état des connaissances sur la dispersion active des Gastéropodes terrestres, puis d'identifier quelques pistes de recherches.

B. Méthodes de suivi

Dans *Quantitative Analysis of Movement*, Turchin (1998) présentait une synthèse assez complète des méthodes disponibles pour collecter des données sur les mouvements des animaux, dispersion incluse. Depuis, les progrès techniques et la baisse des prix ont permis d'ajouter une large gamme de capteurs électroniques (GPS, accéléromètres...) à cet arsenal, permettant désormais de suivre à très

haute fréquence, et sur des intervalles de temps prolongés, la position des individus étudiés (Nathan *et al.* 2008; mais voir Hebblewhite & Haydon 2010). Cependant, ces nouvelles méthodes sont encore largement hors de portée du chercheur s'intéressant à la dispersion active des escargots et limaces. Malgré la miniaturisation, les capteurs restent en effet trop lourds pour de nombreuses petites espèces (voir Gargominy & Ripken 2011, pour un aperçu des tailles). Pour les espèces capables de supporter ces poids sans problème majeur (Bailey 1989b), comme les Hélicidés, l'ordre de grandeur de la majorité des mouvements (<10 m, voir ci-après) est trop proche de la limite de résolution des GPS pour que ceux-ci soient utiles, en particulier en environnements couverts où le signal est imparfait (Frair *et al.* 2010). Pour les Gastéropodes terrestres, et pour les invertébrés de petite taille en général, la synthèse méthodologique de Turchin est donc toujours d'actualité.

Sur le terrain, la méthode de suivi la plus simple et la moins coûteuse est celle dite du « Petit Poucet », très utilisée pour étudier la dispersion des papillons (ex. Delattre 2010) : il s'agit de suivre en continu un individu, et de marquer sa position, à l'aide de plots, drapeaux..., à intervalles réguliers et/ou à chaque changement de direction. Vu la lenteur proverbiale des escargots et limaces, la plupart des malacologistes ont privilégié d'autres méthodes, moins susceptibles de mettre la patience des observateurs à l'épreuve. Si le suivi direct et détaillé des mouvements est fastidieux sur le terrain, il est grandement facilité en laboratoire par l'utilisation de la vidéo. De nombreux outils informatiques sont disponibles pour extraire les données de ce type de vidéo (Dell *et al.*; Cordelières 2005; Correll *et al.* 2006). Des précautions doivent être prises lors de l'interprétation, car l'arène limite l'amplitude des mouvements observés et le lien entre les conditions dans l'arène et celles vécues *in natura* peut être très difficile à faire (Turchin 1998), en particulier chez les petites espèces pour lesquelles les préférences en terme de microhabitat sont très mal connues ou difficilement reproductibles.

La plupart des études de mouvement en milieu (semi-) naturel chez les Gastéropodes rampants (terrestres et littoraux) utilisent des protocoles de marquage-recapture (Sturm, Pearce & Valdés 2006). La nature des marques est très variable : vernis à ongles, feutres et

peintures de différentes couleurs, pastilles en plastique numérotées, comme celles utilisées pour marquer les abeilles... (Henry & Jarne 2007; Severns 2009). Chez les espèces les plus grosses, on peut également graver un code individuel sur la coquille (Sturm *et al.* 2006). A mi-chemin entre marquage-recapture et télémétrie, l'utilisation de radars harmoniques, qui émettent un signal réfléchi par des balises passives très légères, est une piste prometteuse (Lövei *et al.* 1997; Gilliland 2006; Hall & Hadfield 2009). Chez les limaces, qui n'ont pas de coquille externe à marquer, on peut injecter sous le tégument, au niveau du manteau ou du pied, des encres de diverses couleurs (Müller & Ohnesorge 1985), ou bien des transpondeurs magnétiques lisibles à courte distance et permettant une identification individuelle (Knop *et al.* 2013). Le type de marque dépendra du type d'étude que l'on veut réaliser : s'intéresse-t-on seulement aux patrons généraux de dispersion et de redistribution ou cherche-t-on à comprendre les comportements individuels (approches Eulériennes et Lagrangiennes, respectivement ; Turchin 1998). Dans le second cas, des marques permettant de différencier les individus seront évidemment nécessaires ; dans le second cas, il suffit de pouvoir différencier les populations d'origine. Il dépendra aussi de la durée de l'étude, la facilité d'utilisation et la durée de vie des marques variant selon les méthodes (Henry & Jarne 2007). Bien qu'il n'existe que peu d'évaluations systématiques, la plupart de ces méthodes de marquage ne semblent pas avoir d'effet notable sur la survie, la croissance ou la reproduction des individus suivis (Henry & Jarne 2007). L'estimation des paramètres du mouvement à partir de telles données est néanmoins susceptible d'être biaisée si une part significative de la population étudiée entre en dormance et se réfugie dans des crevasses inaccessibles au chercheur ou dans des trous creusés dans le sol (Baur 1986; Hansson 1991).

On peut aussi, au lieu d'une simple marque, attacher une bobine de fil coloré à la coquille des escargots suivis, qui se déroule ensuite au fur et à mesure du mouvement (Meyer & Cowie 2011). Cette méthode fournit une image très précise de la trajectoire des individus, avec un minimum d'effort ; cependant, à l'exception du point d'origine et du point final, elle ne permet la collecte d'aucune information temporelle, ce qui limite fortement les possibilités d'exploitation et d'analyse. Elle peut néanmoins être utilisée en association avec un

protocole « classique » de marquage-recapture, pour faciliter la détection des individus marqués.

Toutes ces méthodes supposent une manipulation des individus, qui peut les stresser et affecter leur comportement (Turchin 1998; Heidinger *et al.* 2009) ; des précautions doivent donc être prises pour minimiser, ou à défaut quantifier, cet effet. Alternativement, on peut utiliser des méthodes de suivi plus indirectes. Les méthodes permettant d'inférer les caractéristiques de la dispersion (taux d'émigration, distances de dispersion) à partir de données génétiques sont très diversifiées et font l'objet d'une littérature abondante (Broquet & Petit 2009). Malgré un large corpus d'études de génétique de populations chez les escargots et limaces (Backeljau, Baur & Baur 2001), ces méthodes sont assez peu utilisées pour quantifier et étudier la dispersion de ces animaux (Murray & Clarke 1984 étant une exception intéressante). L'observation des traces de mucus laissées par les gastéropodes en mouvement peut aussi potentiellement fournir des informations sur leur comportement (Lush & Baker 2003).

C. Amplitude et déterminants de la dispersion : un état des lieux des connaissances

En utilisant la base de données ISI Web of Science, nous avons été en mesure de retrouver 40 références publiées contenant des données exploitables sur la dispersion active de Gastéropodes terrestres (auxquelles s'ajoutent un nombre inconnu d'études dans des thèses et autres rapports non publiés, comme dans Lazaridou-Dimitriadou 1978). Les espèces étudiées se répartissent sur l'ensemble de la phylogénie des Stylommatophores ([Fig. 1](#)), mais la moitié des articles traite de la dispersion d'Hélicidés et Arionidés, les escargots et limaces parmi les plus gros, les plus communs et les plus étudiés en Europe de l'Ouest. Les genres *Arion*, *Arianta*, *Cepaea*, *Helix* et *Theba* sont surreprésentés, en raison notamment de l'intérêt répété de certains auteurs pour le mouvement de quelques espèces modèles (pour *Arianta*, voir par exemple Baur 1986; Baur & Baur 1990, 1993). La majorité de ces études (22/40) reportent uniquement des taux d'émigration et des distances de dispersion constatés, sans

indication sur de potentielles influences individuelles ou environnementales sur la motivation à disperser.

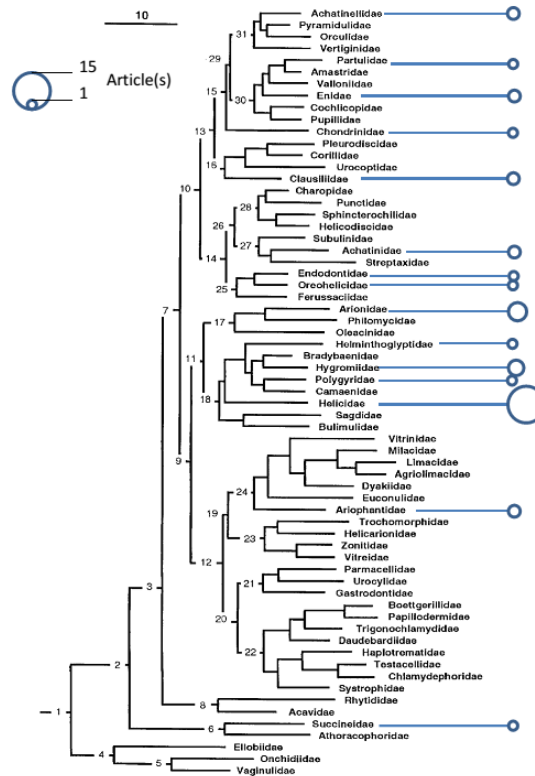


Figure 1. Phylogénie des Gastéropodes Pulmonés terrestres (d'après Barker 2001a), montrant la répartition phylogénétique des études sur la dispersion active et le mouvement (n = 40). Les familles Cerionidae et Orthalicidae (1 étude chacune) ne sont pas représentées sur cet arbre.

Les taux d'émigration constatés sont très variables, entre 3 et 30% par an par exemple chez *Cepaea nemoralis* (Goodhart 1962). Les distributions de distances de dispersion sont généralement très leptokurtiques, avec une majorité d'individus sédentaires ou dispersant sur de très courtes distances, et quelques rares disperseurs se déplaçant sur de longues distances (voir par exemple Hickson 1972; Woodruff & Gould 1980; Giokas & Mylonas 2004).

Corrélates phénotypiques

Il est difficile de compiler ces données, vu la diversité des intervalles de temps considérés (de 1 jour à plusieurs années) et des contextes environnementaux. Au niveau interspécifique cependant, capacités de dispersion et taille corporelle sont positivement corrélées, comme chez de nombreux autres groupes animaux (Sutherland *et al.* 2000; Jenkins *et al.* 2007; Stevens *et al.* 2014). Par exemple, l'escargot géant *Achatina fulica* (10-20 cm) est capable de parcourir jusqu'à 500 mètres en 6 mois (Tomiya & Nakane 1993) ; sur des périodes similaires, le record pour *Xeropicta derbentina* (20 mm) n'est que de 42 m (Aubry *et al.* 2006), et *Chondrina clienta* (7,5 mm) ne parcourt, au plus, que 13 mètres sur 3 ans (Baur & Baur 1995). A l'échelle de la journée d'activité, il existe une corrélation positive entre distance maximale et taille ([Fig. 2](#)).

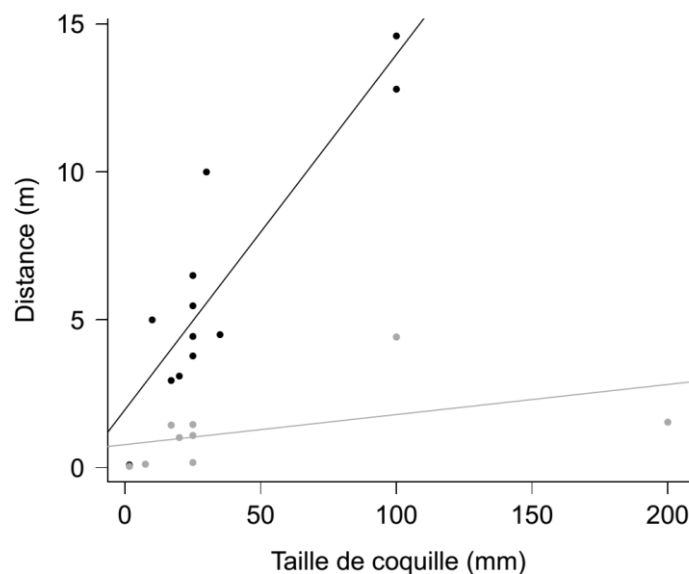


Figure 2. Distances moyennes (gris) et maximales (noir) parcourues par différentes espèces d'escargots au cours d'une nuit, en fonction de leur taille. $N_{(\text{distances moyennes})} = 9$, $R^2 = 0,24$; $N_{(\text{distances maximales})} = 12$; $R^2 = 0,81$ (Régressions classiques ; la phylogénie n'est pas prise en compte).

Taille corporelle et dispersion sont également liées au niveau intraspécifique : les individus les plus grands sont en moyenne plus

mobiles, indépendamment de la taille adulte de l'espèce (Szlavecz 1986; Baur & Baur 1988, 1995; Honek & Martinkova 2011). Chez *Arion ater*, les disperseurs sont en moyenne plus gros, d'environ 20%, que les individus sédentaires (Hamilton & Wellington 1981).

L'investissement dans la fonction reproductrice peut interagir avec la taille d'une façon difficile à prédire. Chez l'escargot protandre *Achatina fulica*, les subadultes, plus petits et mâles, dispersent plus et plus loin que les adultes hermaphrodites (Tomiyama & Nakane 1993). Chez l'escargot *Monadenia hillebrandi* (Helmintoglyptidae), la variabilité plus élevée des distances parcourues chez les grands individus pourrait masquer un patron similaire : les adultes semblent en effet moins mobiles que les juvéniles de même taille (Szlavecz 1986). Chez la limace invasive *Arion lusitanicus*, les individus en phase mâle sont en revanche les moins mobiles, comparés aux juvéniles non sexuellement matures et aux « vieux » individus à dominante femelle (Grimm & Paill 2001).

Conditions climatiques

Comme toutes les composantes de l'activité, la dispersion est très fortement contrainte par les conditions météorologiques chez les Gastéropodes terrestres (Cook 2001). Par exemple, chez *Arianta arbustorum* et *Cepaea nemoralis*, les distances moyennes parcourues augmentent avec la température et en cas de pluie (Baur 1986; Gilliland 2006). De nombreuses autres espèces présentent une saisonnalité dans la dispersion, qui peut assez facilement être reliée aux variations de température et d'humidité générale (voir par exemple Aubry *et al.* 2006).

Densité de population

Pour échapper à des conditions météorologiques défavorables, les Gastéropodes terrestres se regroupent fréquemment dans des abris, où de très hautes densités de population peuvent occasionnellement se rencontrer (Cook 2001). Ces hautes densités peuvent avoir des effets délétères sur la croissance, la survie et la reproduction des escargots, en raison d'un accroissement de la compétition par interférence et de la diminution de la quantité de ressources disponibles par individu (Cameron & Carter 1979; Hamilton & Wellington 1981; Dan & Bailey 1982; Baur 1991). Il est donc logique que plusieurs

malacologistes se soient intéressés aux effets de la densité de population sur la dispersion. La limace *Arion ater* par exemple, émigre plus souvent des habitats à forte densité que des habitats moins peuplés (Hamilton & Wellington 1981). C'est également le cas chez les escargots *Cepaea nemoralis* (Cain & Currey 1968; Oosterhoff 1977) et *Brephulopsis bidens* (Livshits 1985). Dans d'autres cas, parfois chez les mêmes espèces, la densité de population n'a aucun effet sur la dispersion (Hamilton & Wellington 1981; Baur & Baur 1988; Baker 1988; Baur 1993a), voire un effet négatif (Cain & Currey 1968; Oosterhoff 1977). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ces différences. Tout d'abord, chez les espèces très inféodées à leurs abris, une haute densité est aussi le signe d'un abri de bonne qualité, qu'il pourrait être coûteux de quitter (Baur & Baur 1991). Chez la limace *Ariolimax columbianus*, l'absence de lien entre dispersion et densité pourrait s'expliquer par un recours privilégié à la dormance comme stratégie d'évitement de la compétition (Hamilton & Wellington 1981). En outre, si le principal mécanisme reliant densité et dispersion est la compétition par interférence liée au mucus, cet effet ne peut se manifester que dans des habitats utilisés depuis un certain temps, recouverts de quantités suffisantes de mucus. Or, la plupart des études sont réalisées sur des durées courtes, dans des environnements « neufs » et avec des individus transplantés. Enfin, les effets de la densité de population en tant que telle (interférence) et de la diminution des ressources disponibles par individu (exploitation) peuvent être difficiles à démêler et générer des résultats contradictoires (Baur 1993a).

Qualité et variabilité de l'habitat

A densité de population égale, les patrons de dispersion varient selon les habitats considérés. La quantité et la qualité des ressources, ainsi que le microclimat, dépendent en effet entre autres du couvert végétal. Chez *Theba pisana* et *Cepaea nemoralis*, les taux de dispersion sont plus élevés au départ des habitats ouverts, par rapport à des milieux plus fermés ou plus riches en plantes favorables (Cain & Currey 1968; Baker 1988). Après un ouragan, l'escargot arboricole *Liguus fasciatus* disperse plus fréquemment hors des arbres détruits (Bennetts, Sparks & Jansen 2000). En plus du type d'habitat en tant

que tel, la structure spatiale du milieu affecte les comportements de dispersion des Gastéropodes. Plusieurs espèces modifient leur comportement de façon marquée à la bordure entre deux habitats, ce qui conduit à un évitement des routes et autres chemins (Baur & Baur 1990, 1993; Meadows 2002). Chez *Oreohelix peripherica*, ce changement de comportement a pu être relié au type de substrat : cet escargot évite les sols sans litière, quel que soit le substrat sous-jacent (Meadows 2002). Cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre comment ces effets affectent la propagation dans le paysage et l'usage de corridors potentiels par les escargots et limaces (mais voir Baur & Baur 1993; Le Mitouard *et al.* 2009).

D. Perspectives

À ce jour, les travaux s'intéressant à la dispersion chez les escargots et limaces sont relativement peu nombreux et principalement empiriques, avec peu de prise en compte des connaissances issues de l'étude d'autres taxons. En particulier, la dispersion y est rarement vue comme un processus complexe et composite incluant des prises de décision à l'émigration, pendant le transit et à l'immigration. Néanmoins, les études existantes montrent que, comme pour d'autres taxons, les décisions de dispersion sont influencées à la fois par le phénotype des individus et les conditions environnementales.

Même si beaucoup d'espèces de Gastéropodes terrestres ont été, et continuent à être introduites dans de nouveaux habitats (Cowie 2011b), le rôle des capacités de dispersion active dans ces processus de colonisation est virtuellement inconnu (mais voir Aubry *et al.* 2006; Örstan, Sparks & Pearce 2011).

De plus, les traits distinguant spécialement les escargots et limaces des autres animaux ont été globalement ignorés. Seules deux études se sont intéressées, indirectement, à l'effet de l'hermaphrodisme sur la dispersion (Tomiyama & Nakane 1993; Grimm & Paill 2001), sans en développer les conséquences potentielles en terme éco-évolutifs. Comparer des lignées d'écologie similaire mais différant en termes de reproduction pourrait s'avérer très instructif en ce sens : si les Stylommatophores sont largement majoritaires en nombre d'espèces, la terrestrialité a été acquise dans une dizaine de lignées de

Gastéropodes, certaines hermaphrodites, d'autres gonochoriques (Barker 2001a). Aucune étude ne s'est intéressée au rôle potentiel sur la dispersion des traces de mucus laissées pendant le mouvement, alors qu'elles peuvent potentiellement véhiculer des informations sur la direction et la qualité des autres habitats, diminuant les coûts de la dispersion liés aux prospections (Ng *et al.* 2013). Le lien entre dispersion active et passive a été aussi négligé : les deux traits se facilitent-ils, s'inhibent-ils, ou sont-ils indépendants ? Chez *Xeropicta derbentina*, la dispersion passive semble être liée à des individus entrant en dormance sur des supports mobiles (animaux, voitures ; Aubry *et al.* 2006) ; on rejoint ici le cadre théorique plus large des compromis entre dispersion et dormance (Buoro & Carlson 2014).

Le manque d'intérêt pour la dispersion des escargots et limaces affecte également notre compréhension de l'écologie d'autres espèces. Par exemple, plusieurs études récentes montrent que ces animaux jouent un rôle majeur dans la dispersion de graines et propagules végétales, y compris d'espèces que l'on considérerait plutôt comme myrmécochores (Gervais, Traveset & Willson 2009; Türke *et al.* 2010, 2012; Blattmann *et al.* 2013).

Si les méthodes de localisation par satellite resteront probablement inutilisables, compte tenu des faibles distances parcourues, d'autres méthodes permettront enfin d'obtenir des données en continu et *in situ* du mouvement des gastéropodes, ce qui aidera à mieux comprendre les mécanismes gouvernant la dispersion de ces animaux majoritairement nocturnes. Par exemple, l'association de transpondeurs passifs RFID et de détecteurs fixés sur le terrain couvrant une zone prédéfinie, de l'ordre du m², semble très prometteuse (Ousterhout & Semlitsch 2014).

3 Le modèle d'étude : le petit-gris *Cornu aspersum* (Müller, 1774)

Le petit-gris *Cornu aspersum* est l'un des escargots les plus largement répandus en Europe (Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012), et l'un des plus étudiés (voir les références dans Barker 2001b). Etant d'un intérêt économique non négligeable, en particulier en France (héliciculture), de nombreux travaux se sont intéressés à sa croissance et sa reproduction (Daguzan *et al.* 1981, 1982, 1985; Dupont-Nivet *et al.* 2000; González *et al.* 2008, parmi de nombreux autres). Nous bénéficions ainsi d'informations abondantes sur de nombreux points de son histoire naturelle. Cependant, certains pans entiers de sa biologie sont toujours méconnus. Avant de détailler en quoi cette espèce peut s'avérer intéressante pour l'étude de la dispersion, nous présenterons quelques aspects généraux de sa biologie et de son écologie.

	« Petit-gris » <i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774) « garden snail »
Embranchement	Mollusca
Classe	Gastropoda
Clade	Eupulmonata
Clade	Stylommatophora
Super famille	Helicoidea
Famille	Helicidae
Sous-famille	Helicinae

A. Morphologie extérieure

Les petits-gris sont des escargots à la coquille globuleuse, atteignant 25-40mm à maturité, selon les régions et les conditions environnementales (Chevallier 1977; Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012). Le corps est de couleur grise plus ou moins foncée, et la coquille généralement brun-roux à rayures sombres interrompues (de nombreuses variations ont été décrites; Chevallier 1977). Les coquilles des individus adultes ont 4.5-5 tours de spire et présentent un péristome (le rebord de l'ouverture de la coquille) réfléchi; on parle de « bordaison » (voir Figs. 3 & 7). L'ombilic est entièrement recouvert (d'où le nom alternatif *Cryptomphalus*, voir [encadré 2](#)). Comparé aux escargots du genre *Cepaea* (résumé dans Le Mitouard *et al.* 2009), le déterminisme (génétique et environnemental) de la couleur de coquille a été assez peu étudié chez le petit-gris

(Albuquerque de Matos 1984). Cependant, les phénotypes clairs sont dominants le long du littoral méditerranéen, alors que les populations de milieux plus froids et humides sont généralement plus foncées, indiquant une relation probable entre température et mélanisation (Chevallier 1977; Lecompte, Madec & Daguzan 1998).



Figure 3. Subadulte (gauche) et adulte (droite) de *Cornu aspersum*. Le repli de la coquille présent chez les adultes (« bordaison ») est absent chez le premier. Paul J. Morris, via Flickr ; Zachi Evenor, via Wikimedia Commons.

B. Répartition

De nos jours, le petit-gris est présent à travers le monde, majoritairement sous des climats méditerranéens et tempérés (océanique et semi-continentale), mais également subtropicaux (Jørgensen & Sørensen 2008; Ansart, Madec & Guiller 2009 ; [Fig. 4](#)). Cette répartition très large cache en fait une histoire complexe, fondée sur de nombreuses introductions (Guiller & Madec 2010; Guiller *et al.* 2012). L'origine nord-africaine du petit-gris est aujourd'hui acquise (Guiller & Madec 2010). Les populations de l'ouest du Maghreb sont très différenciées génétiquement des populations plus orientales, une séparation probablement due à une succession d'événements géomorphologiques et climatiques dans la région (Guiller & Madec 2010). La quasi-totalité des populations hors d'Afrique du Nord descendent de la lignée dite « occidentale » de *Cornu aspersum*, qui a colonisé l'Europe depuis cette zone après le dernier maximum glaciaire (Guiller & Madec 2010; Guiller *et al.* 2012).

Dans le reste du monde, l'espèce a été introduite à partir du 17^{ème} siècle, souvent volontairement comme source de nourriture, parfois involontairement avec d'autres marchandises (Ansart *et al.* 2009). Guiller *et al.* (2012) ont montré que l'introduction en Californie a joué un rôle de « tête de pont » pour de multiples introductions dans les Amériques et au-delà, et que certaines populations invasives, comme en Nouvelle-Zélande, étaient issues de plusieurs événements d'introduction successifs. Dans de nombreuses régions où le petit-gris a été introduit et s'est répandu, il est considéré comme une espèce invasive et un redoutable ravageur de cultures (Ansart *et al.* 2009). C'est le cas en Californie, où il colonise les vergers d'agrumes (Sakovitch 2002), ainsi qu'en Afrique du Sud, Australie et Nouvelle-Zélande, où il prolifère aux dépens des vignes locales (Ansart *et al.* 2009; Cowie 2011b).

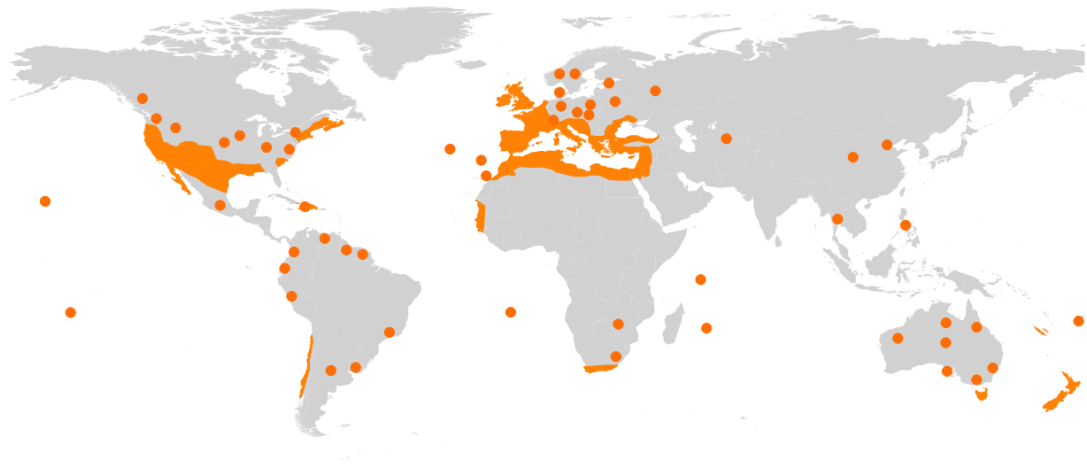


Figure 4. Distribution de *Cornu aspersum* (d'après Madec 1989; Jørgensen & Sørensen 2008; Ansart *et al.* 2009).

C. Ecologie

C'est en Europe de l'Ouest et du Nord-Ouest, c'est-à-dire ses aires d'introduction ancienne, que l'écologie de *Cornu aspersum* est la mieux connue.

Choix d'habitat

Dans ces régions, le petit-gris est une espèce très généraliste et commune, pouvant être trouvée dans tous types de milieux terrestres, à l'exception peut-être des zones humides (Falkner *et al.* 2001). On peut néanmoins noter une certaine préférence pour les buissons/fourrés, les milieux rocheux, les haies et les bois décidus (Kerney & Cameron 1999; Falkner *et al.* 2001; Welter-Schultes 2012). Cependant, il s'agit avant tout d'une espèce très anthropophile, que l'on trouve dans tous les milieux perturbés par l'homme, jusqu'au cœur des villes, pour peu que la végétation soit suffisante (Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012; observations personnelles). Dans ces milieux, les petits-gris choisissent des microhabitats complexes d'un point de vue structurel (Perea *et al.* 2007), c'est-à-dire riches en crevasses, recoins et anfractuosités, qu'ils peuvent potentiellement utiliser comme abris (Fig. 5).

Bien qu'il soit indispensable à la formation de la coquille, la présence de calcium n'est pas le facteur le plus limitant pour *Cornu aspersum*, car ces escargots semblent pouvoir extraire suffisamment de calcium du sol ou de la végétation, et ce même en milieu relativement acide (au prix de coquilles plus fragiles, et donc d'une vulnérabilité aux prédateurs et à la dessiccation probablement accrue ; Crowell 1973; Ligaszewski, Surówka & Stekla 2009).



Figure 5. Groupe de petit-gris s'abritant dans un creux dans un mur. (Edward Baker, via Flickr)

Régime alimentaire

Les petits-gris sont des phytophages généralistes et largement opportunistes, occasionnellement saprophages et mycophages (Falkner *et al.* 2001). Ce large spectre de ressources ne veut pas dire que les choix alimentaires sont inexistants : certaines plantes riches en métabolites secondaires sont évitées (Chevalier *et al.* 2000), et les escargots manifestent des préférences marquées pour d'autres espèces riches en protéines et/ou en calcium (comme l'ortie *Urtica dioica* L.; Iglesias & Castillejo 1999). Bien que les petits-gris soient également capables de se nourrir de graminées (Chevalier *et al.* 2001), ils les évitent en général (Iglesias & Castillejo 1999). Des études de conditionnement en laboratoire ont montré que les Hélicidés étaient capables de reconnaître à distance, par olfaction, et de s'orienter vers des stimuli alimentaires familiers, y compris après plusieurs jours, voire semaines, sans contact (Teyke 1995; Ungless 2001). En élevage, ils sont généralement nourris avec une poudre de céréales enrichie en calcium et vitamines (voir par exemple Nicolai *et al.* 2012).

Préférendum climatique

Cornu aspersum est plutôt eurytherme : actifs entre 7 et 27°C, les petits-gris peuvent supporter des températures plus extrêmes (froides ou chaudes) pendant des intervalles de temps prolongés (jusqu'à plusieurs mois), en entrant en dormance (Falkner *et al.* 2001). Leur métabolisme est alors profondément réduit (Biannic 1995). Ils sont néanmoins vulnérables en cas de gel (Ansart, Vernon & Daguzan 2002), ou si la température monte au-delà de 35°C (Gaitán-Espitia *et al.* 2013; observations personnelles). La sortie de dormance peut être rapide, en moins de 24h si les conditions sont favorables (Biannic 1995; observations personnelles). Le petit-gris est en revanche plus exigeant en termes d'humidité, et est inactif en dessous de 60-65% d'humidité (Biannic 1995). Un taux d'humidité trop élevé, d'un autre côté, semble avoir des effets délétères (Klein-Rollais 1993). A des niveaux d'humidité relative supérieurs à 95%, les petits-gris deviennent incapables de réguler correctement leur balance hydrique. Cela se traduit par une hyperhydratation, affectant l'équilibre osmotique de l'animal, ou un gonflement du pied empêchant sa rentrée dans la coquille et limitant la locomotion. Si ces conditions

persistent, cela peut mener à une rupture du muscle columellaire rattachant l'animal à sa coquille et à un très fort accroissement du taux de mortalité (dans l'expérience citée, de 4,7% à 100% sur deux mois). Ces préférences climatiques, en particulier thermiques, influencent les choix d'habitats de *Cornu aspersum* : les petits-gris se trouvent plus fréquemment dans des milieux ouverts en environnements humides et frais, alors que dans des régions chaudes et sèches, on les rencontrera plus souvent dans des milieux ombragés, tels les maquis (Madec 1989).

Rythmes circadiens

Les petits-gris sont surtout actifs de nuit, quand température et humidité sont plus favorables (Biannic, Coillot & Daguzan 1995). On observe généralement deux pics d'activité, le premier ayant lieu peu après le crépuscule (Lorvelec 1988). Quand le temps est particulièrement humide et/ou pluvieux, cette cyclicité est masquée et l'on peut observer des escargots actifs tout au long de la journée (Biannic *et al.* 1995). Pendant leurs phases inactives, les petits-gris se réfugient dans des abris dans la végétation ou dans des trous, où les conditions climatiques sont plus tamponnées (Cook 2001). Ils tendent à revisiter les mêmes abris, phénomène qualifié de « retour au gîte » ou *homing* (Lorvelec 1990). L'étendue de ce *homing* en conditions naturelles ainsi que ses mécanismes sous-jacents font encore l'objet de débats (Cook 2001).

Densité de population

De façon surprenante, les données sur son abondance sont rares ; les quelques valeurs citées vont de 1 à 20 individus/m², avec des pics à quelques dizaines d'individus/m² à proximité d'abris ou plantes particulièrement favorables (Selander & Kaufman 1975; Dan 1978; L. Madec & A. Ansart, comm. pers.; observations personnelles). Dans tous les cas, ces densités contrastent fortement avec celles utilisées en élevage intensif, qui peuvent dépasser 300 escargots/m² (Dupont-Nivet *et al.* 2000). En conditions de densité moyenne, les petits-gris exploitent un habitat de taille relativement limitée autour de leur abri, de l'ordre du m² (Dan 1978; Bailey 1989a).

Encadré 2 : quatre noms pour une espèce

L'escargot petit-gris est un cas assez intéressant pour quiconque s'intéresse à la façon dont les noms scientifiques d'espèce sont attribués, aux procédures à suivre et aux problèmes qui peuvent survenir lorsqu'il s'agit de les changer.

En 1774, le naturaliste danois Otto Friedrich Müller décrit le petit-gris sous le nom d'*Helix aspersa* (littéralement « l'hélice (escargot) tachetée »). À l'époque, et pendant très longtemps encore (Germain 1930), tous les escargots globuleux étaient nommés *Helix*. La première espèce décrite sous ce nom de genre est *Helix pomatia* Linnaeus 1758, ce qui sera important pour la suite.



Quatre ans après, Ignaz von Born décrit un escargot qu'il nomme *Cornu copiae*, soit « la corne d'abondance » (Born 1778, image de gauche). Il est clair maintenant que ce que Born a décrit est un spécimen tératologique (scalariforme) du petit-gris. Ce qui est moins clair, et cela constitue le nœud du problème, sont ses intentions : Born savait-il qu'il décrivait un individu tératologique, ou pensait-il décrire une nouvelle espèce ?

En 1837, Jean de Charpentier, dans son "Catalogue des mollusques terrestres et fluviatiles de la Suisse", produit une autre description du petit-gris, cette fois sous le nom de *Cryptomphalus* (« ombilic caché ») *aspersus*.

À l'heure actuelle, un élément met tout le monde d'accord (ou presque, Welter-Schultes 2012) : *Helix aspersa* Müller 1774, bien que bénéficiant de l'antériorité, n'est plus, d'un point de vue taxonomique moderne, un nom correct pour désigner le petit-gris. En effet, de nombreux éléments morphologiques (Neubert & Bank 2006) et génétiques (Manganelli, Salomone & Giusti 2005; Koene & Schulenburg 2005; Wade *et al.* 2007) indiquent que le petit-gris n'est pas étroitement apparenté avec les autres escargots du genre *Helix* (en particulier *Helix pomatia*, le type du genre). Dès lors, une question se pose : quel synonyme postérieur utiliser ?

On peut distinguer trois grandes écoles :

- Se basant des critères anatomiques, Giusti *et al.* (1996), dans leur livre « The non-marine molluscs of the Maltese Islands », considèrent que le petit-gris et l'hélice édule *Cantareus apertus* doivent être placés dans le même genre. Considérant explicitement que le nom *Cornu* ne doit pas être utilisé, car le spécimen décrit par Born était tératologique, ils rangent les deux espèces dans le genre *Cantareus* Risso 1826. Les auteurs en accord avec cette interprétation (ex. Manganelli *et al.* 2005) utilisent donc le nom *Cantareus aspersus* pour désigner le petit-gris.
- D'autres (ex. Sysoev & Schileyko 2009; Altaba 2011), ne considèrent pas le petit-gris et *Cantareus apertus* comme suffisamment apparentés pour les classer dans un même genre, mais refusent également de considérer le nom *Cornu* comme valide. Par conséquent, ces auteurs utilisent le synonyme le plus récent, *Cryptomphalus aspersus*.
- Un autre point de vue, majoritaire dans la littérature récente (si l'on enlève les auteurs qui continuent d'utiliser *Helix aspersa*, Welter-Schultes & Audibert 2012), considère que le nom *Cornu* est parfaitement valide et utilisable pour décrire le petit-gris. L'article 1.3.2 du Code de nomenclature zoologique exclut, en effet, les noms donnés à « des spécimens tératologiques nommés comme tels » (ICZN 1999). Les auteurs qui considèrent le nom de genre *Cornu* Born 1778 comme disponible et utilisable (ex. Cowie 2011a; Kadolsky 2011), affirment que rien, dans les écrits de von Born, n'indique qu'il savait avoir affaire à un spécimen tératologique et que par conséquent, il semble qu'il pensait décrire une nouvelle espèce. Ils considèrent donc que l'article 1.3.2 du Code ne s'applique pas dans ce cas précis, et que *Cornu aspersum*, par antériorité, est le nom scientifique valide du petit-gris.

Dans ce contexte, le malacologiste Robert H. Cowie, lui-même en faveur du nom *Cornu aspersum*, a demandé à l'ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), garante de l'application correcte du Code, de trancher (cas n°3518, Cowie 2011a). Cette demande a donné lieu à plusieurs commentaires en faveur (Kadolsky 2011, 2012; Bank 2012) comme en défaveur (Altaba 2011; Welter-Schultes & Audibert 2012; Welter-Schultes, Altaba & Audibert 2013) de la disponibilité du nom *Cornu*. En attendant l'avis définitif de la Commission, nous suivrons la position adoptée par Gargominy *et al.* (2011) dans leur liste de référence des mollusques de France, et utiliserons le nom *Cornu aspersum* dans le cadre de cette thèse.

D. Cycle de vie et reproduction

Cornu aspersum, comme tous les Gastéropodes Stylommatophores, est un hermaphrodite simultané : les adultes présentent à la fois des organes mâles et des organes femelles fonctionnels (Gómez 2001 ; [Fig. 6](#)), mais sont incapables de s'auto-fertiliser (Falkner *et al.* 2001). Lors d'un accouplement, qui dure entre 4 et 12 heures (Madec 1989; Fearnley 1993; observations personnelles), les deux partenaires agissent simultanément comme mâle et comme femelle. Il y a donc généralement échange réciproque de sperme, transféré par l'intermédiaire d'un spermatophore synthétisé par l'épiphallus et déposé dans le diverticulum (Koene & Chase 1998).

L'immense majorité des spermatozoïdes transférés seront digérés, avec le spermatophore, par des enzymes sécrétées par la bourse copulatrice du receveur. La fraction survivante atteindra l'oviducte puis la spermathèque, où elle pourra être stockée pendant des semaines avant la fécondation (Gómez 2001). La spermathèque comporte différentes chambres et il est possible qu'un individu soit capable de trier parmi des spermatozoïdes provenant de plusieurs partenaires (choix femelle cryptique ; Evanno & Madec 2007; mais voir Chase & Darbyson 2008).

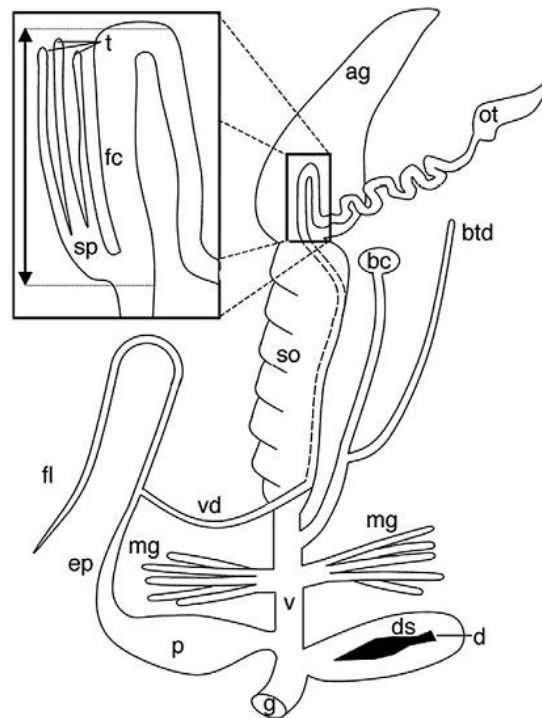


Figure 6. Représentation schématique des genitalia de *Cornu aspersum* (tiré de Evanno & Madec 2007). Ag : glande à albumine; bc : bourse copulatrice; btd : diverticulum de la bourse copulatrice; d : dard; ds : sac du dard; ep : épiphallus; fc : chambre de fertilisation; fl : flagellum; g : pore génital; mg : glandes multifides; ot : ovotestis; p : pénis ; so : spermoviducte; sp : spermathèque ; t : tubules de la spermathèque; v : vagin; vd : canal déférent.

En raison de cette combinaison fécondation interne + accouplements multiples + stockage des spermatozoïdes, on peut s'attendre à une forte compétition spermatique, et à l'évolution de traits augmentant le succès de paternité de leurs porteurs (Chase & Blanchard 2006; Schärer 2009). La longueur du spermatophore, et plus spécialement le ratio longueur du spermatophore/longueur du diverticulum du receveur, influence la probabilité que les spermatozoïdes échappent à cette digestion (Garefalaki *et al.* 2010). De façon bien plus impressionnante, au cours de l'accouplement, les escargots essaient d'enfoncer un dard calcaire, couvert du mucus synthétisé par les glandes multifides, dans le corps du partenaire. Ce comportement étrange et violent (des cas de dard transperçant la tête du partenaire ont été décrits; Chase & Blanchard 2006; [Fig. 7](#)), a longtemps intrigué les chercheurs (Pomiankowski & Reguera 2001). Il semble aujourd'hui qu'il permet d'introduire dans l'hémolymphe du

partenaire des allohormones synthétisées par les glandes multifides, modifiant la conformation de son appareil reproducteur femelle (Koene & Chase 1998). Ces modifications diminuent la probabilité de digestion du sperme du « tireur » du dard, et augmentent ses chances de paternité (Chase & Blanchard 2006). Au cours du développement, le premier dard se forme après la première tentative d'accouplement (Chung 1986).

Environ deux à trois semaines après l'accouplement, les œufs sont pondus dans des trous creusés dans un sol humide, puis recouverts de terre (Ansart *et al.* 2009 ; [Fig. 7](#)). Ils sont riches en galactogène, synthétisé par la glande à albumine, et sont enveloppés d'une membrane calcifiée lors de leur passage par l'oviducte (Gómez 2001). Une même ponte peut contenir des œufs fécondés par plusieurs individus différents (Evanno, Madec & Arnaud 2005). Les individus adultes pondent de 70-80 à 200-220 œufs par ponte, avec une moyenne autour de 100-120, et peuvent pondre 2-3 fois par saison de reproduction (Ansart *et al.* 2009; Welter-Schultes 2012; Kramarenko 2013). L'éclosion survient au bout d'environ deux semaines (Daguzan *et al.* 1981). Les œufs éclosent de façon asynchrone, sur une période de quelques jours, et le cannibalisme de ponte est fréquent (Desbuquois, Chevalier & Madec 2000). Les individus cannibales bénéficient généralement d'une survie bien supérieure et d'une croissance plus rapide (Desbuquois 1997) ; il est possible que ces bénéfices contribuent au maintien de cette asynchronie d'éclosion (Baur 1994). Les juvéniles nouvellement éclos (taille de coquille 3-5 mm) présentent une coquille transparente et fragile, qui commence à se colorer et à s'épaissir après 1 mois de croissance ([Fig. 8](#)). En France, les héliciculteurs séparent généralement les individus non matures en 2 classes (Daguzan *et al.* 1982) : les juvéniles « 1^{er} âge » (appelés « juvéniles » dans le cadre de cette thèse) ont une coquille de diamètre <20-22mm ; les juvéniles « 2nd âge » (dénommés « subadultes » dans cette thèse) ont une coquille de diamètre supérieur.



Figure 7. Reproduction chez *Cornu aspersum*. Haut : petits-gris adultes en accouplement. Le repli de la coquille (« bordaison ») est bien visible sur les deux individus. (Ian Dunster, via Wikimedia Commons). Bas, à gauche : petit gris transpercé par un dard pendant un accouplement. (Ronald Chase, via Scholarpedia (Chase 2007)). Bas, à droite : ponte chez *Cornu aspersum* (Ronald Chase, via Scholarpedia (Chase 2007)).



Figure 8. Petits-gris juvéniles en élevage (âge : environ 1 mois, diamètre : environ 10 mm). La coquille commence à s'épaissir et à se colorer.

En conditions naturelles, le petit-gris atteint sa maturité sexuelle et sa taille adulte (entre 20 et 40 mm) en 2 à 3 ans (Ansart *et al.* 2009;

Welter-Schultes 2012). Chez cette espèce à croissance déterminée, la « bordaison » marque la fin de la croissance somatique et la maturité sexuelle (Gomot & Enée 1980). La vitesse de croissance et le développement reproducteur sont très sensibles aux conditions environnementales, biotiques comme abiotiques (Gomot de Vaufléury 2001). Par exemple, la croissance est ralentie, voire inhibée, à haute densité de population, probablement à cause des effets délétères de l'accumulation de mucus et/ou de fèces (Dan & Bailey 1982). Dans les régions de climat méditerranéen humide et subtropical, où les escargots n'hibernent pas ou peu, la maturité est atteinte au bout d'un an (Barker & Watts 2002). En élevage, où les conditions thermo-hygrométriques et l'alimentation sont optimisées, la taille adulte peut être atteinte dès 3 mois (ex. Nicolai *et al.* 2012) ; cependant, contrairement à ce qui est observé en conditions naturelles, la bordaison n'est alors pas synchronisée avec la maturité sexuelle hermaphrodite, qui arrive généralement plus tard (Ansart *et al.* 2009).

Le développement des organes reproducteurs a été également très étudié (Gomot & Enée 1980; Gomot de Vaufléury 2001; Schulhof & Lindberg 2013). Il est possible que les genitalia mâles soient fonctionnelles avant les genitalia femelles, comme chez l'escargot géant *Achatina fulica* (Tomiyama 1996). On parle alors d'hermaphrodisme simultané protandre, un système de reproduction décrit chez quelques espèces d'annélides et de crustacés, où les individus passent par une phase mâle plus ou moins longue avant d'atteindre le stade adulte hermaphrodite (Baeza 2007). A l'appui de cette hypothèse, on peut noter que les sécrétions des tentacules céphaliques favorisent la spermatogenèse et inhibent le développement de la glande à albumine (Gomot de Vaufléury 2001). De plus, il semblerait que le développement des organes femelles soit inhibé par l'hormone de croissance (Wijdenes *et al.* 1987).

Nous ne disposons pas de données détaillées sur l'espérance de vie du petit-gris. La longévité moyenne se situerait entre 3 et 5 ans (Heller 1990; Welter-Schultes 2012), mais quelques observations indiquent une espérance de vie maximale égale ou supérieure à 10 ans (Ansart *et al.* 2009).

4 Objectif et organisation de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le contexte des relations entre stratégies de dispersion et stratégies de reproduction, décrites plus haut. Comme nous venons de le voir, parmi les Gastéropodes terrestres, *Cornu aspersum* est l'une des espèces les mieux connues et étudiées. En particulier, sa reproduction est bien décrite, à la fois pour des raisons économiques, et parce qu'il présente une série de traits reproducteurs très particuliers qui ont fortement intéressé les chercheurs (hermaphrodisme avec protandrie potentielle, fécondation multiple, dard...). Ces traits sont susceptibles de générer des relations entre dispersion et reproduction encore largement inexplorées, malgré les modèles reliant l'évolution et le maintien de l'hermaphrodisme aux coûts de la recherche de partenaire. Dans le cadre de cette thèse, élucider ces relations est l'un des objectifs principaux ; nous nous sommes particulièrement intéressés aux compromis entre dispersion et reproduction femelle.

Comme présenté plus haut, le petit-gris est notable pour sa capacité à coloniser et à se maintenir dans une grande diversité de milieux, y compris des habitats très perturbés par l'homme. Malgré l'importance potentielle de ses capacités de dispersion dans ce succès, elles n'ont pratiquement pas été étudiées, contrairement à d'autres espèces voisines, pourtant moins anthropophiles. Un autre objectif de cette thèse est donc d'étudier comment, chez *Cornu aspersum*, les individus interagissent avec leur environnement, biotique et abiotique, et comment cela affecte leurs décisions de dispersion.

Cette thèse se divise donc en deux grandes parties, la première traitant plutôt des corrélats phénotypiques, en particulier reproducteurs, de la dispersion chez cet escargot hermaphrodite, l'autre des conditions environnementales favorisant ou non ce comportement.

Déterminants individuels de la dispersion :

- Comme nous l'avons vu plus haut (« 2. Dispersion active chez les Gastéropodes terrestres »), le lien entre stade reproducteur, stade de

croissance et dispersion est complexe chez les Gastéropodes terrestres, et plusieurs résultats contradictoires existent dans la littérature. Dans une première étude, nous avons comparé les mouvements de dispersion d'adultes et de subadultes du petit-gris, dans différents contextes météorologiques. Les différences observées sont interprétées au travers des notions d'évitement de la consanguinité, de compétition intraspécifique et d'hermaphrodisme simultané protandre ([Partie 2, Article 1](#)).

- Utilisant des suivis de mouvements en conditions contrôlées en laboratoire, nous avons cherché à aller au-delà de cette distinction subadulte/adulte (l'un des seuls traits mesurables *in natura*), afin d'identifier plus en détail les corrélats phénotypiques de la dispersion chez le petit-gris. Nous nous sommes en particulier intéressés au lien entre dispersion et investissement dans les fonctions mâle et femelle. Dans le même temps, nous avons étudié comment ces investissements se mettent en place au cours du développement, pour évaluer l'importance de la protandrie chez *Cornu aspersum* et ses conséquences potentielles sur les stratégies de dispersion. Nous avons également cherché à savoir si des individus différant en termes de mobilité différaient aussi en termes de condition corporelle ou d'aptitude compétitive, ou bien présentaient des organes locomoteurs plus développés ([Partie 2, Article 2](#)).

Déterminants environnementaux de la dispersion :

- Les relations entre compétition et dispersion étant mal comprises chez les Gastéropodes terrestres, nous avons étudié la densité-dépendance de la dispersion chez *Cornu aspersum*, en nous intéressant simultanément à l'ensemble du processus de dispersion (émigration → mouvement → immigration) en conditions semi-naturelles. Nous avons également cherché à déterminer si subadultes et adultes, qui diffèrent en termes d'aptitude compétitive, réagissaient de façon différente à une augmentation de densité. Nous avons analysé ces données dans un contexte de prise de décision, en utilisant un nouveau type de modèle de choix discret. Ces modèles ont permis, en particulier, d'examiner l'effet des conditions de départ sur les prises de décision aux étapes ultérieures de la dispersion ([Partie 3, Article 3](#)).

- Dans ce contexte de prise de décision informée, nous avons étudié le domaine de perception olfactif du petit-gris, pour comprendre quel type d'information (odeurs de plantes hôtes et/ou de conspécifiques) les individus peuvent utiliser pour s'orienter efficacement vers des sites favorables pendant la dispersion, et s'ils sont capables d'éviter activement l'exploration d'habitats contenant des plantes défavorables ([Partie 3, Article 4](#)).
- La dispersion est souvent contre-sélectionnée en paysage fragmenté, en particulier quand les capacités de dispersion sont faibles, comme chez les Gastéropodes terrestres. L'escargot petit-gris est une espèce très anthropophile, capable de coloniser des habitats très fragmentés et perturbés par l'homme. Pour mieux comprendre cet apparent paradoxe, nous avons étudié, en conditions naturelles, le comportement d'exploration spatiale et le domaine de perception d'individus prélevés le long d'un gradient de fragmentation et d'urbanisation ([Partie 3, Article 5](#)).
- Pour replacer les résultats obtenus chez le petit-gris dans un contexte évolutif plus large, nous avons utilisé des outils d'analyse comparative phylogénétique pour étudier en conditions contrôlées les capacités de mouvement de 20 espèces d'escargots, incluant *C. aspersum*. Nous nous sommes intéressés au lien entre traits liés à la dispersion et spécialisation écologique, deux éléments importants pour le maintien des populations et espèces en environnements changeants ([Partie 3, Article 6](#)).

Encadré 3 : Notes sur les méthodes utilisées (Suivi des mouvements par marquage-recapture)

Les suivis de la dispersion en conditions semi-naturelles ont été réalisés dans des paysages expérimentaux installés dans le parc de l'Evenière, sur le campus universitaire de Beaulieu à Rennes (01°38'05" O, 48°06'51" N, [Fig. 9](#)). La première itération du dispositif (2011-2012) était composée de quatre taches d'habitat de 9 m² et de quatre corridors (7 et 43 m de long), délimités par des murs en parpaings, l'ensemble étant recouvert de filets cloués au sol pour limiter les échappées d'escargots ([Article 1](#)). Les animaux lâchés dans ce dispositif étaient marqués en collant sur la coquille à la colle cyanoacrylate deux pastilles en plastique colorées et numérotées (Henry & Jarne 2007). Cependant, cette méthode de marquage était grande consommatrice de temps (entre 5 et 10 minutes/individu, selon l'état de la coquille), et les marques se décollaient assez facilement lorsque les escargots se frottaient aux bords du dispositif ou aux murs de leurs abris. De plus, malgré les filets (resserrés en 2012), de nombreux escargots réussissaient à s'échapper en passant dans des trous entre filets ou en forçant le passage entre les murs de parpaings et les filets ([Article 1](#)). Enfin, le faible nombre de taches d'habitat limitait les possibilités expérimentales.

Par conséquent, en 2013, la méthode de marquage et le dispositif expérimental ont été tous les deux repensés. Pour cette session, les escargots ont été marqués en utilisant des feutres à peinture de qualité industrielle (Henry & Jarne 2007), qui permettent un marquage très rapide, facilement réactualisable sur le terrain s'il commence à s'effacer. Le nouveau dispositif expérimental comprenait 9 taches d'habitat centrales de diamètre 1m, au sein d'une matrice (11 x 45m) de graminées tondues rases, et de 6 abris périphériques destinés à collecter les individus s'échappant du dispositif ([Article 3](#), [Fig. 9](#)). Malgré l'absence de filets, les escargots étaient moins nombreux à s'échapper de ce dispositif (347/660 dans le premier cas contre un maximum de 171/630 dans le second cas, [articles 1 & 3](#)).



Figure 9. Photos des paysages semi-naturels utilisés en 2011-2012 (gauche ; haut : intérieur d'un patch montrant les abris ; bas : extérieur d'un patch montrant les corridors connectant les habitats entre eux) et 2013 (droite). Voir articles [1](#) & [3](#) pour les détails et les plans des dispositifs expérimentaux.

Partie 2 :



Déterminants individuels de la dispersion

- Article 1. Stage- and weather-dependent dispersal in the brown garden snail *Cornu aspersum*
- Article 2. Movement ability, female allocation and protandric development in the brown garden snail *Cornu aspersum*: dispersal/reproduction relationships in a simultaneous hermaphrodite

En résumé :

- Les escargots petits-gris disperseurs peuvent parcourir jusqu'à 50 m en un mois et 10 m en une nuit d'activité.
- Les subadultes dispersent plus et plus rapidement que les adultes.
- Des individus d'un même âge élevés dans les mêmes conditions, peuvent différer grandement en termes de taille, de développement reproducteur et de condition corporelle. Ces différences affectent la propension à explorer et la vitesse de déplacement.
- Les individus les plus "femelles" sont moins enclins à explorer un habitat inconnu.
- *Cornu aspersum* est un hermaphrodite simultané protandre : les organes mâles atteignent leur masse adulte en moyenne 60 jours avant les organes femelles. La propension à explorer est donc maximale en fin de croissance, pendant le stade subadulte, avant de décroître au fur et à mesure du développement des organes femelles.

Stage- and weather-dependent dispersal in the brown garden snail *Cornu aspersum*

Maxime Dahirel · Armelle Ansart · Luc Madec (2014)

Population Ecology 56(1), 227-237

DOI: 10.1007/s10144-013-0407-0

Abstract

Dispersal decisions are often condition-dependent, influenced by the interaction of individual phenotype and environmental conditions. Terrestrial Gastropods are simultaneous hermaphrodites, a reproductive system rarely studied in the context of dispersal. Moreover, the energetic cost of their movement is one of the highest among animals. Despite these features, which make them valuable models to understand the trade-offs between dispersal and other life-history traits, their dispersal strategies have been barely explored. We studied the movements of subadults and adults of the brown garden snail *Cornu aspersum* in a semi-natural 4-patch network, for two months in 2011 (a dry year) and one month in 2012 (a wet year). We assessed the effects of life-history stage (subadult/adult) and weather conditions on dispersal propensity and dispersal speed. Snails were more mobile under humid and warm weather, but nearly all individuals left patches when the relative humidity was close to 100 % in 2012. Because such humidity levels are potentially lethal to *C. aspersum*, we argue these extreme emigration rates might be an emergency escape response to harmful conditions. Despite a theoretically higher cost of movement, we found that subadults emigrated more, and dispersed faster and further, than adults. Thus, and contrary to what was expected, direct costs of movement do not play the main role in shaping dispersal in *C. aspersum*. Observed differences between

subadults and adults in dispersal behaviour are discussed in the context of intraspecific competition, inbreeding avoidance and relative costs of male and female reproduction.

Keywords: dispersal distances · *Helix aspersa* · life-history strategies · natal dispersal · phenotype-dependent dispersal

Introduction

Dispersal, defined as “any movement of individuals or propagules with potential consequences for gene flow across space” (Ronce 2007), plays a key role in many ecological and evolutionary processes (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2012). Benefits of dispersal include reduced kin competition, inbreeding avoidance, and coping with environmental stochasticity (Starrfelt & Kokko 2012b). It is now widely acknowledged that dispersal is not a species-fixed trait, but can be highly variable both within and among populations (Clobert *et al.* 2012). One reason is that benefits and costs of dispersal vary across environments, between sexes and between different age classes, leading to context-, sex- or age-related differences in dispersal propensity and dispersal distances (Bowler & Benton 2005; Bitume *et al.* 2013). Moreover, the effect of environmental conditions is likely to differ between sexes or life-history stages, leading to potentially complex interactions (Bowler & Benton 2009). These aspects have been mostly studied in arthropods, vertebrates, and plants, leading to a strong taxonomic bias in our understanding of dispersal. Thus, consistent information about dispersal is still lacking for a wide part of the range of existing life histories, including some otherwise well-studied groups.

Land snails and slugs (Stylommatophoran gastropods) form a highly diverse group of molluscs, with more than 30,000 species distributed all around the world in a great variety of ecosystems (Barker 2001b). Many species are important crop pests in and outside their native range (Barker 2002), and some introduced species have colonized natural habitats, with negative impacts on native biodiversity (Cowie 2011b). Thus, knowledge of their dispersal capacities is of conservation and economic interest (Aubry *et al.* 2006; Honek & Martinkova 2011). In terrestrial gastropods, long-distance dispersal and introductions across regions are passive

processes, mainly mediated by wind, water and human transport (Dörge *et al.* 1999; Aubry *et al.* 2006). However, expansion and gene flow at local scales seem to depend mostly on active dispersal (Aubry *et al.* 2006). Despite that, to date, studies of the active movement capacity of land snails and slugs are rare, and mainly descriptive (see Baur 1993a; b; or Aubry *et al.* 2006, for notable exceptions). We nonetheless believe that a better understanding of dispersal in land snails and slugs can shed new light on some general questions about the ecology and evolution of dispersal. Indeed, their peculiar life histories may have led to original, yet unstudied, dispersal strategies.

Stylommatophoran gastropods are simultaneous hermaphrodites, with a tendency for protandry in at least some lineages (Barker 2001a). The presence of both male and female reproductive organs in a single individual adds a dimension to dispersal/reproduction trade-offs, which play a key role in the evolution of dispersal (Ims & Hjermann 2001; Danchin & Cam 2002). In gonochoric animals, sex-biased dispersal can be selected as a means to avoid inbreeding, by increasing the distance between opposite-sex siblings (Perrin & Goudet 2001; Costello *et al.* 2008). Sex-biased dispersal can have profound effects on metapopulation dynamics, for instance by altering the speed of colonisation processes (Miller & Inouye 2013). It can also increase the extinction probability of small populations, by increasing the mismatch between the male and female spatial distributions, thus decreasing the chances to find a mate for both the dispersing and the philopatric sex (Dale 2001; Miller & Inouye 2013). Under similar selective pressures, we can expect that hermaphroditic animals would evolve quite different dispersal solutions, with potentially different consequences on population dynamics.

Costs of dispersal have been repeatedly shown to be instrumental in the evolution of this behaviour (Bonte *et al.* 2012). Costs are of different types (e.g., energetic, mortality or time costs) and can be incurred at all stages of the dispersal process (before emigration, at departure, during transience, and at settlement). These costs usually lead to trade-offs between dispersal and other life-history traits. For instance, in winged insects, increased resource allocation to wings and muscles is typically done at the expense of fecundity (Guerra 2011). Moreover, actively dispersing individuals are expected to adjust their decisions to settle or continue based on currently perceived costs, affecting the distribution of dispersal distances (Bonte *et al.* 2012; Bitume *et al.* 2013). The energetic

cost of movement in snails and slugs is one of the highest among animals; they spend about 10 times more energy per meter moved than any other terrestrial animal of similar weight (Denny 1980). Moreover, because of their relative slowness, dispersing snails and slugs might be subject to a higher predation risk compared to more mobile animals, increasing the mortality cost of dispersal. However, land snails also carry a protective shell of variable thickness, which limits predation by non-specialists (Barker 2004), as well as decreases the risks associated with body water evaporation under unfavourable conditions (Klein-Rollais 1993). These characteristics make this taxon an interesting model to understand how dispersal costs, in particular costs during transience, interact with each other and affect the trade-offs between dispersal and other life-history traits.

Here we investigate the potential changes in dispersal capacity between life-history stages in the brown garden snail *Cornu aspersum* (Müller) (fam. Helicidae; syn. *Helix aspersa* Müller). Native of the Mediterranean area, this relatively large land snail (shell diameter at maturity: 25 to 40 mm) has been spread throughout the world by humans, either voluntarily, for food purposes, or accidentally (Guiller *et al.* 2012). This species is now considered invasive and is an agricultural pest in many regions outside its native range (Barker 2002; Guiller *et al.* 2012). Despite being one of the most studied land snail species (see references in Barker 2001b), there is no available information about its active dispersal in the literature. However, in *C. aspersum* and some related species, the level of locomotor activity has been shown to vary between life-history stages (Oosterhoff 1977; Fearnley 1993). Even though dispersal was not measured in these studies, they suggest the existence of stage-dependent dispersal in helcid land snails. In this context, we studied how the first two phases of dispersal (i.e., departure and transience) differed between subadults and adults of *C. aspersum*, using individually marked snails in a closed semi-natural system. As snail activity is highly weather-dependent (Bailey 1975), we included rainfall, temperature and humidity as covariates in our analyses. Because of the high energetic cost of movement in terrestrial molluscs (Denny 1980), we expected adults to disperse more frequently and/or faster and further. Indeed, when dispersal is particularly costly, larger individuals are more likely to disperse, because they have the energy reserves to cope with these costs, and because they are more likely to successfully immigrate in a new, competitive patch (Bowler & Benton 2005).

Material and Methods

Collecting and maintenance of snails

All individuals were collected at the end of the hibernation season (March 2011 and April 2012) in wild populations from north-western France. Only individuals whose shell diameter was higher than 22 mm (i.e., stage II juveniles and adults, Klein-Rollais 1993) were used. Individuals which had ended their somatic growth (“adults”) were distinguished from stage II juveniles (hereafter named “subadults”) by the presence of a reflected lip around the shell aperture (Klein-Rollais 1993). Subadults were on average smaller than adults ($F_{1,658} = 440.8$, $P < 0.001$; mean shell diameter $\pm$ standard error in subadults: 26.5 ± 0.2 mm, $n_{2011+2012} = 329$; in adults: 30.4 ± 0.1 mm, $n_{2011+2012} = 331$). Snails were kept in controlled conditions (20 °C, 80 % R.H., 16L 8D photoperiod) for at least two weeks before release. They were housed in polythene boxes (30 × 45 × 8 cm) covered with a plastic mesh (30 individuals per box). To provide a moist substrate and a source of water for the snails, the bottom of each box was lined with synthetic foam kept saturated in water. Snails were fed *ad libitum* with a composite snail food (cereal powder supplemented with calcium; Ets Berton, France).

Monitoring of snail dispersal in semi-natural conditions

To study the effect of life-history stage and weather on dispersal movements, an experimental network was built in a meadow, on the Beaulieu university campus, Rennes (Brittany, France; 01°38'05" W, 48°06'51" N). This 13 x 50 m network included four 9 m² square patches of vegetation connected by four corridors, fenced with 15 cm high concrete block walls (Fig. 1). To limit snail evasion and bird predation, the network was covered by mesh (mesh size: 18 mm in 2011, 12 mm in 2012). Two corridors were 1.2 m wide, while the others were 0.8 m wide.

The ground was homogeneously covered by red fescue (*Festuca rubra* L.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), and was gridded to ease the

recording of snail coordinates. Wood and brick shelters were placed in each patch, big enough to shelter about 150 individuals per patch. Nettle (*Urtica dioica* L.) and ivy (*Hedera helix* L.) spots were planted (2 spots of each species per patch). Nettle leaves are particularly palatable to *C. aspersum* (Iglesias & Castillejo 1999) and ivy is one of its main host plants in the wild (Stratton 1964). In 2011, drought impeded nettle and ivy growth, requiring the supplementation of food resources for this year; thus, 100 g of composite snail food per patch were added in plastic plates near the shelters. Two climatic probes (Log32 datalogger, Dostmann, Reicholzheim, Germany) were installed at the western and eastern extremities of the network to record ground-level temperature and relative humidity at hourly intervals. As snails started to use northern and southern corridors in 2012, two supplementary probes were installed near the middle of these corridors (Fig. 1). Daily rainfall data were obtained from the Météo-France station of Rennes-St Jacques.

On 1st April 2011, 300 snails were released in the network. They were divided into four groups: two composed of 50 individuals (in the north-eastern and the south-western patches) and two composed of 100 individuals (in the north-western and the south-eastern patches). We initially chose different group sizes to determine if density affected dispersal. No significant effect of these density levels on dispersal metrics in 2011 was found (Generalized Linear Mixed Model with the emigration rate as a response variable and with weather and life-history stage as covariates, $z = -0.223$, $P = 0.82$). Thus, this distinction was abandoned for the 2012 session and the density effect not included in the complete analyses. After monitoring, the network was cleared of all remaining snails. On 4th June 2012, 360 new snails were released, divided into four equal groups of 90 individuals. To avoid an increase of dispersal due to translocation stress (Turchin 1998), release took place during the inactivity period (day), and snails were placed in or at the immediate proximity of the shelters. One hour after release, only a few individuals were outside the shelters (between 1 and 3, depending of the patch). Each released snail was marked with two numbered and coloured plastic marks commonly used for honeybees, glued with cyanoacrylate (Henry & Jarne 2007). Adults and subadults were in equal numbers in each population. Bonferroni-corrected Kolmogorov-Smirnov tests were used to ensure that shell size distributions of adults and subadults did not differ significantly between populations and between years.

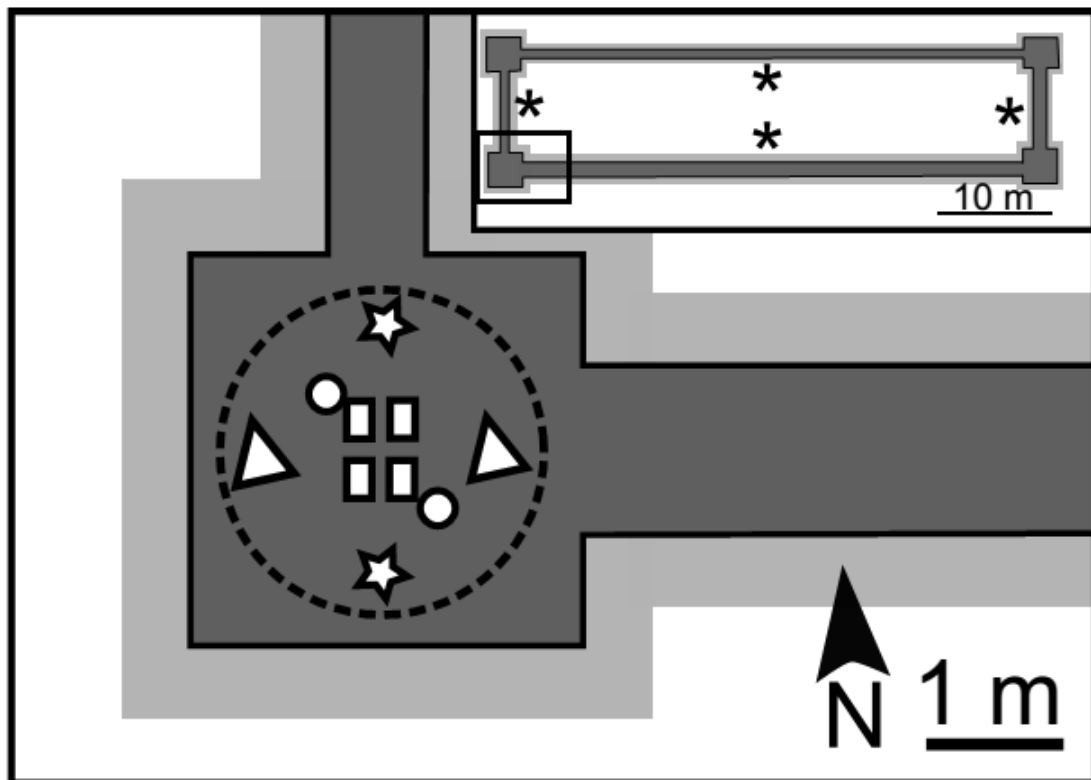


Figure 1. Schematic representation of a patch in the experimental network (dark grey), showing the disposition of corridors and the buffer zone (light grey) where any individual found was put back in the network. The resources available to snails inside patches are also represented: rectangles = shelters; triangles = nettle spots; stars = ivy spots; circles = composite snail food in plastic plates (in 2011 only). The dotted circle marks the limit beyond which snails were considered dispersers. Inset: a representation of the entire network. The asterisks mark the location of the climatic probes.

Individual locations were recorded twice a week for 52 days in 2011 and 25 days in 2012, with a week of interruption in 2012. Monitoring was prematurely interrupted in 2012 because of a high escape rate (see Results for a possible explanation): based on a Cormack-Jolly-Seber model with lost individuals considered “dead”, only 36.1 % of the released individuals in 2012 were still in the network after 25 days in 2012 (130 snails of 360; 95 % confidence interval: 100 – 168) against 73.0 % after 52 days in 2011 (219 snails of 300; 95 % CI: 208 – 231). Snails were searched for in the experimental network itself and in a 50 cm wide buffer zone around it ([Fig. 1](#)). When a marked snail was found in the buffer zone,

it was placed, after its coordinates were noted, at the nearest point inside the experimental network.

Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using R (version 2.14; R Development Core Team 2014).

In this study, we considered as “resident” any snail found inside a circle of radius 1.20 m including its original shelter, nettle and ivy spots ([Fig. 1](#)). Indeed, *C. aspersum* snails do not usually forage that far when food is available near shelters (Bailey 1989a). We assumed that recapture probability of residents was equal to 1. To avoid counting short explorations as dispersal, only snails that were not resident on at least two successive recapture occasions were considered “dispersers”. We considered the same patch, observed two consecutive years, as two different patches in analyses.

To study the first step of dispersal, i.e., departure, we analysed the emigration probability between two successive recaptures as a function of life-history stage and weather using Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with the binomial error family and a logit link function. For each patch, emigration was analysed at the group level, as the proportion of individuals of a given life-history stage which dispersed between recaptures. Three weather variables with potential effect on snail activity were considered: mean daily rainfall, mean temperature and mean relative humidity. As the correlation between daily rainfall and mean relative humidity was weak ($R^2 = 0.11$), both variables were conserved in analyses. Because all recaptures were not separated by the same amount of time, we added an effect of interval duration. A year effect (factor with 2 levels) was also added. Finally, to test for differing responses to life-history stage and weather between years, interactions between these variables and year were added. The patch of origin was included as a random effect, to account for both spatial correlations (between subadults and adults from a same patch) and repeated measures.

To study the second step of dispersal, i.e., transience, we analysed two variables: the maximal dispersal distances observed and individual dispersal speeds. Maximal dispersal distances were analysed using linear

models as a function of time since release and year, intercept being forced to zero. Dispersal speed is the speed at which an individual moves away from its original patch, calculated between the last recapture within the release patch and the last recapture as a disperser. Because, under the assumption of (correlated) random walk, the expected linear distance travelled does not increase linearly with time (Turchin 1998), and because dispersal duration differed between individuals, the ratio distance travelled/time is a biased measure of dispersal speed. To correct for this, we calculated for each individual its diffusion coefficient $D = MSD / 4t$ (in m²/day), where MSD is the Mean Squared Displacement, i.e., the mean squared distance between recaptures, and t is the mean time between recaptures (Turchin 1998). Excluding dispersers lost before they could be recaptured, this dataset contained 170 dispersing individuals (74 subadults, 96 adults). The distribution of diffusion coefficients was skewed, so we analysed the effect of weather and life-history stage using Gaussian GLMMs with a log link function. As for emigration, mean daily rainfall, mean temperature and mean relative humidity (at the nearest probe) were included as weather covariates. We considered both the patch of origin and the corridor used to disperse as random effects, to account for spatial correlations. Here, no year effect was included, as most models with such an effect failed to converge.

For both emigration rates and diffusion, a set of models was derived from the full models outlined above. These GLMMs were fitted using the lme4 R package (Bates *et al.* 2014). This gave a set of 275 possible models for emigration and 16 possible models for diffusion. Selection among these candidate models was realized in an information-theoretic framework, using the Akaike Information Criterion (AIC; Burnham & Anderson 2002). For each set, models were ranked by AIC, the model with the lowest AIC being considered the best and models with $\Delta AIC = AIC_{\text{model}} - AIC_{\text{best model}} \leq 4$ considered “good models”. As each set contained more than one “good model”, Akaike weights (summing to 1) were calculated and inferences were done by model averaging over the complete set of models (Burnham & Anderson 2002), using the MuMIn R package (Bartoń 2012). Averaging was done with shrinkage (predictors were averaged over all models, with their parameter values set to zero when they are absent from a given model).

Results

Weather differences between the two years ([Table 1](#))

The 2012 session was significantly wetter than the 2011 session: wet days were more frequent in 2012 (χ^2 test, $\chi^2 = 4.84$, $df = 1$, $P = 0.03$), mean daily rainfall was also higher (Mann-Whitney-Wilcoxon two-sample test, $n_{2011} = 52$, $n_{2012} = 25$, $U = 363$, $P < 0.001$), as well as relative humidity (ANOVA, $F_{1, 1868} = 254$, $P < 0.001$). Mean temperature, however, was not significantly different between years ($F_{1, 1868} = 1.81$, $P = 0.18$).

Table 1. Weather differences between the two field sessions (2011 and 2012).

	2011	2012	<i>P</i>
Proportion of wet days (rainfall > 1 mm)	11.5 % (6/52)	40.0 % (10/25)	***
Mean daily rainfall (mm)	0.4 ± 0.2	2.9 ± 1.1	***
Mean relative humidity (%)	70.0 ± 0.7	83.1 ± 0.5	***
Mean temperature (°C)	16.1 ± 0.2	16.5 ± 0.2	> 0.05

Mean values are presented ± SE. Mean values for temperature and humidity are those recorded at the eastern probe. Values from other probes are not significantly different ($P > 0.05$ for all variables). ***: $P < 0.001$; see text for details of tests.

The departure stage: emigration rate between recaptures at the patch level

The cumulated proportion of dispersers increased over time in both years (Fig. 2). In 2012, a proportion higher than 90 % was attained between 2 and 14 days after release and more than 30 % of snails emigrated as soon as the first day post release. In 2011, this 30 % proportion was not attained before 31 days post release.

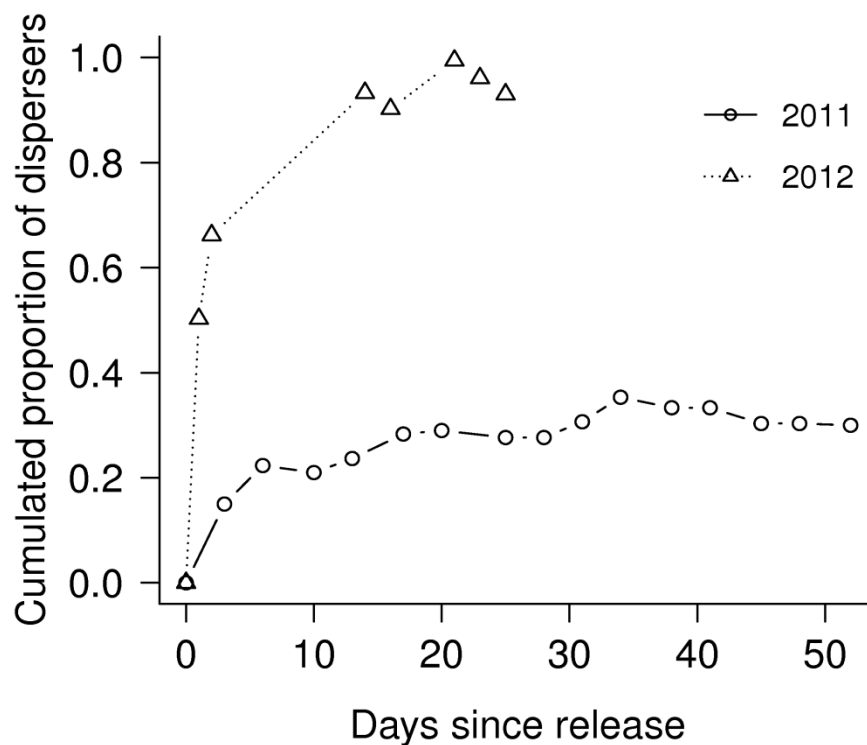


Figure 2. Cumulated proportion of dispersing snails as a function of time since release and year. For each year, data from the 4 patches are pooled; $n_{2011} = 300$, $n_{2012} = 360$.

During the two monitoring sessions, 423 snails (90 in 2011, 333 in 2012) moved more than 1.20 m away from the release point and were considered dispersers. Among these dispersers, 59.8 % (253 of 423 snails) were never recaptured outside the patch, indicating a probable escape from the network as soon as dispersal occurred. Despite numerous precautions to ensure that the network boundaries were as hermetic as

possible, snails were several times observed to use small openings (sometimes initially smaller than their shell) to crawl between the mesh and the soil and/or concrete blocks. Overall, 82.3 % of dispersers (347 of 423 snails, both years combined) escaped from the network during the dispersal process (including both never recaptured snails and individuals lost during dispersal; [Fig. S1 in Electronic Supplementary Material \(ESM\)](#)). This proportion was independent of year and days since release ([Fig. S1 in ESM](#)), which would indicate the number of escapees depended only on the number of dispersers, the perimeter/surface ratio of the network, and the number of hidden openings.

Among the 275 models tested for the probability of dispersing between recaptures, 22 were considered “good” ($\Delta AIC \leq 4$; [Table S1 in ESM](#)). Thus, inferences on emigration were based on average coefficients, calculated over all models ([Table 2](#)). Among the three weather variables, the humidity effect was the only one different from zero, based on 95 % confidence intervals, and the only one to gather substantial support from data (evidence weight = 1, [Table 2](#)). Emigration was on average positively correlated with mean humidity levels. There was an interaction between year and humidity: the increase of emigration in response to humidity was stronger in 2012 than in 2011 ([Table 2](#), [Fig. 3](#)). Near saturation, the daily emigration rate was much higher than at intermediate levels of humidity (82.3 % of individuals leaving their patch per day of R.H. ≥ 90 %) ([Fig. 3](#)). Finally, emigration was stage-dependent, with subadults emigrating more than adults (evidence weight = 0.93, [Table 2](#)). Using the fact that, in GLMs and GLMMs with a logit link, the parameter value is the logarithm of the odds, we calculated that subadults were on average 1.16 times ($\exp(0.15)$) more likely to emigrate than adults (95 % CI = [1.03; 1.31]).

The transience stage: maximal dispersal distances

Maximal dispersal distances observed increased with days since release ([Fig. 4](#)). This increase was, on average, 9.6 times faster in 2012 than in 2011. Distances of 10 m (i.e., the distance between the centres of two adjacent patches) were attained in 31 days in 2011 and 2 days in 2012. In 2012, the 10 fastest snails travelled the 45 m separating the western and eastern extremities of the network in 23 days, with the fastest observed snail completing the distance in 15 days.

Table 2. Averaged model parameters for the emigration probability between successive recaptures. Parameter values are averaged over the complete set of models with shrinkage (see [Table S1 in ESM](#)).

	Average effect $\pm$ SE	Parameter weight
Subadult	$0.15 \pm 0.06^*$	0.93
Interval duration	$0.04 \pm 0.01^*$	1.00
R.H.	$0.20 \pm 0.03^*$	1.00
Year	$-22.93 \pm 7.51^*$	1.00
Year $\times$ R.H.	$0.31 \pm 0.09^*$	1.00
(Intercept)	$-16.27 \pm 3.23^*$	1.00
Temp.	-0.07 ± 0.08	0.43
Rain	-0.02 ± 0.09	0.71
Year $\times$ Subadult	0.02 ± 0.14	0.23
Year $\times$ Interval duration	-0.02 ± 0.02	0.34
Year $\times$ Temp.	0.11 ± 0.29	0.12
Year $\times$ Rain	-0.23 ± 0.13	0.44

Parameter weight: the sum of the AIC weights of all models in which the parameter appears. Subadult: effect of the life-history stage being "subadult", compared to adults; Interval duration: time between successive recaptures; R.H.: mean relative humidity; Temp.: mean temperature; Rain: mean daily rainfall. Interactions between the year effect and other variables are denoted by a "x" sign. *: average parameter value different from 0, based on 95 % confidence intervals.

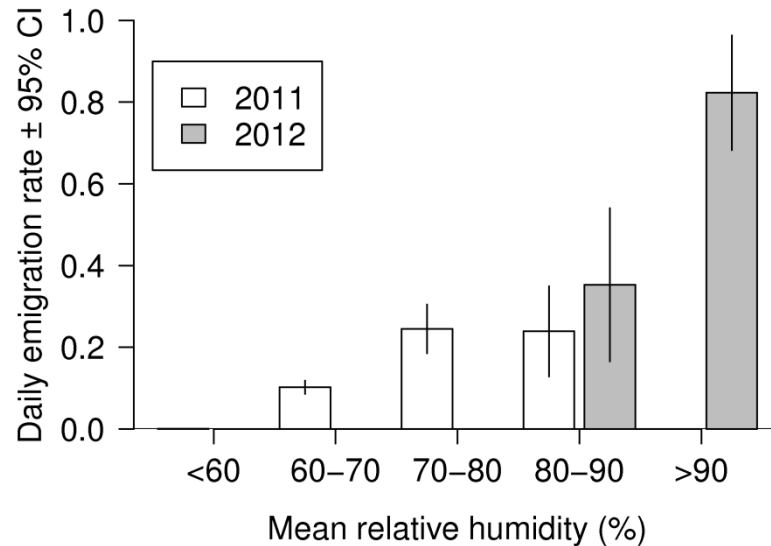


Figure 3. Mean ($\pm$ 95 % confidence intervals) daily emigration rates observed for five 10 % wide classes of relative humidity, depending of the year. When intervals between recaptures were longer than one day, daily emigration rates were estimated as $1 - (\text{proportion of non-dispersing snails between recaptures})^{1 / \text{days between recaptures}}$. 95 % confidence intervals are ± 1.96 SE.

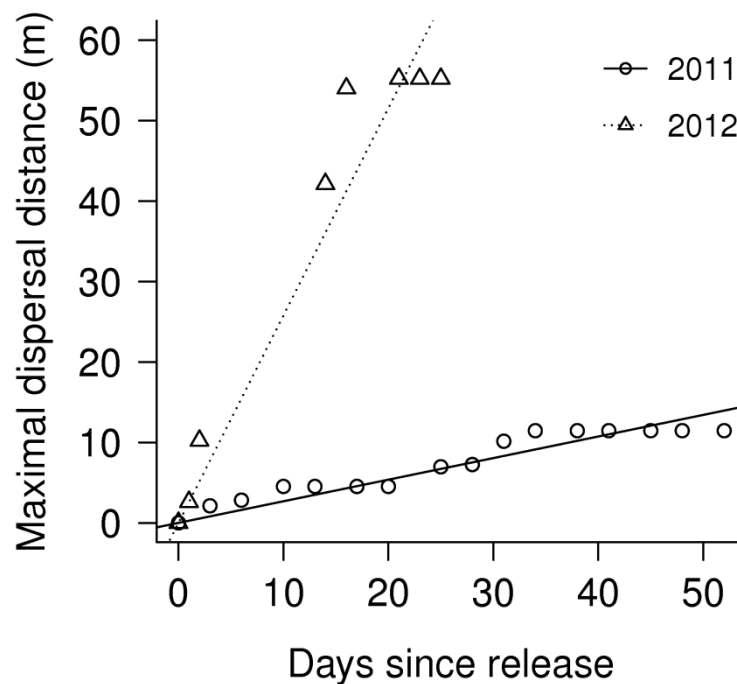


Figure 4. Maximal dispersal distances observed within the experimental network, as a function of year and time since release. Predicted values (lines) are based on a linear model with days as covariate and year as a factor ($n = 23$, $R^2 = 0.97$). $y_{2011} = 0.268 x$, $y_{2012} = 2.576 x$, the intercept values being set to zero by construction.

The transience stage: individual diffusion coefficients during dispersal

Observed diffusion coefficients ranged between 0.06 and 28.92 m²/day in adults, and between 0.29 and 53.38 m²/day in subadults (mean_{adults} ± SE = 5.84 ± 0.70 m²/day; mean_{subadults} ± SE = 8.84 ± 1.21 m²/day). Among the 16 models analysed, four were considered “good” ($\Delta AIC \leq 4$; [Table S2 in ESM](#)), including the full model. Thus, inferences on diffusion coefficients were based on average coefficients, calculated over all models ([Table 3](#)). Dispersal speed was on average positively correlated with all three weather variables: mean rainfall, mean relative humidity and mean temperature between successive recaptures ([Table 3](#)). However, the mean

rainfall effect was the only one different from zero, based on 95 % confidence intervals ([Table 3](#)). Furthermore, the mean rainfall effect was the only one to gather substantial support from data, with an evidence weight of 0.93 (evidence weights are 0.46 and 0.37 for the relative humidity and the temperature effect, respectively). Independently of weather conditions, subadults were on average faster than adults, with an evidence weight of 0.91 for this effect of life-history stage ([Table 3](#), [Fig. 5](#)).

Table 3. Averaged model parameters for the individual diffusion coefficients of dispersing *Cornu aspersum* snails. Parameter values are averaged over the complete set of models with shrinkage (see [Table S2 in ESM](#)).

	Average effect $\pm$ SE	Parameter weight
Subadult	0.42 ± 0.08 *	0.91
Rain	0.27 ± 0.06 *	0.92
Temp.	0.05 ± 0.07	0.37
R.H.	0.02 ± 0.02	0.46
(Intercept)	0.92 ± 2.50	1.00

Parameter weight: the sum of the AIC weights of all models in which the parameter appears. Subadult: effect of the life-history stage being "subadult", compared to adults; Rain: mean daily rainfall; Temp.: mean temperature; R.H.: mean relative humidity. *: average parameter value different from 0, based on 95 % confidence intervals.

Discussion

Compared to adults, subadults of the brown garden snail *Cornu aspersum* emigrated more and moved faster and further during transience. Furthermore, we also found that humidity levels and rainfall were the main weather variables affecting both emigration and transience. If the effects of life-history stage and weather (temperature and humidity) on the initiation of dispersal are relatively well-studied (e.g., Tuda & Shima 2002; Bowler & Benton 2009), their effects during the transience phase have been much less investigated (with the exception of wind in flying insects and passively dispersing organisms; e.g., Reynolds, Bohan & Bell 2007). Here, overall effects of life-history stage and weather were similar between emigration and transience. This would indicate the existence of an integrated dispersal strategy, maximizing general dispersal ability

(both emigration propensity and dispersal speed) at the life-history stage where benefits of dispersal are maximal (and/or costs minimal).

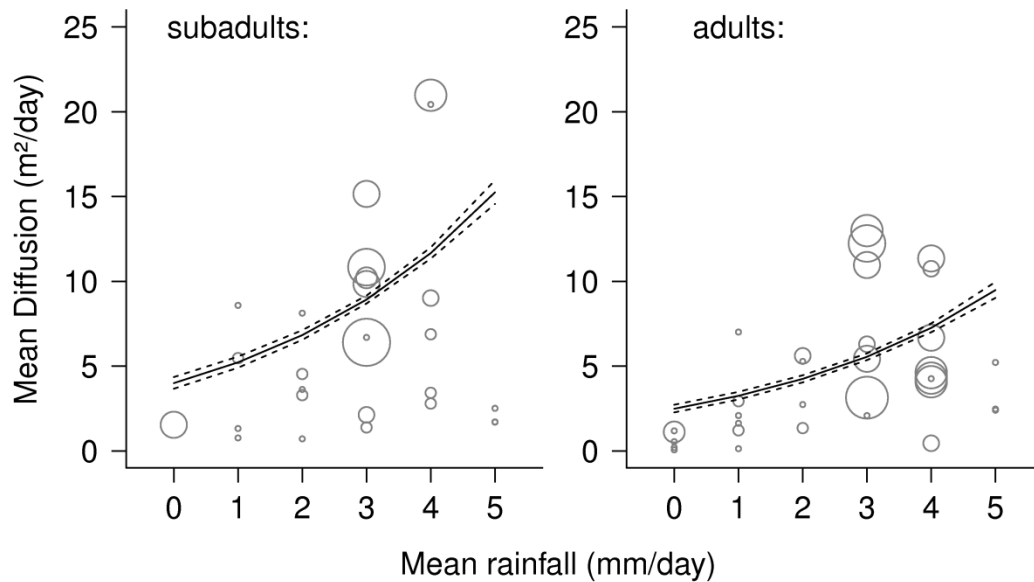


Figure 5. Observed (circles) and predicted (lines) mean diffusion coefficients of dispersing subadults ($n = 74$, left) and adults ($n = 90$, right) of *Cornu aspersum*, as a function of mean daily rainfall during dispersal. For ease of reading, each circle represent the mean observed diffusion coefficient of a group (individuals from the same patch, dispersing *via* the same corridor, see Materials and Methods), for a given mean rainfall level (rounded to the nearest mm). The size of each circle is proportional to the number of individuals. Predictions from the best GLMM ([Table 3](#)), based on fixed effects only, are plotted (solid lines) with their 95 % confidence intervals (broken lines).

Weather conditions have a major influence on ectotherms' metabolism and activity; thus, they are usually expected to influence dispersal in similar ways (Delattre 2010). Here, wet weather increased both emigration probability and dispersal speed of land snails. Moreover, in 2012, maximal dispersal distances were close to what is observed in other snails and slugs of similar size (Aubry *et al.* 2006; Honek & Martinkova 2011), but they were much lower in 2011, which was a dry year. Because land snails and slugs can experience significant water loss through their integument and through mucus secretion, they generally slow down their activity, or even enter a state of dormancy under dry conditions (Cook 2001). The present study logically extends this well-documented weather-

dependence of general activity to dispersal movements. However, the average model for the emigration rate also contains a strong humidity $\times$ year interaction, with an effect of humidity much stronger in 2012 ([Table 2](#)). As humidity ranges in both years did not overlap much ([Fig. 3](#)), it is difficult to tell whether this reflects a real difference between years or a non-linear effect of humidity, independent of the year. Prior to release, snails were fed with a composed food. In 2011 only, this resource was added in patches, to compensate for the drought-induced low growth of host plants. *Cornu aspersum* can acquire a strong preference toward a given food resource after conditioning (e.g., Peschel, Straub & Teyke 1996). It is possible that the absence of this familiar food in 2012 rendered the patches less attractive, encouraging emigration. During the 2012 session, wetter conditions also led to an increase in vegetation height and cover in corridors. As a consequence, the contrast between patches and corridors was less marked, compared to 2011. The perception of such contrasts is one of the main proximate mechanisms limiting movement of animals within patches of favourable resources (Haynes & Cronin 2006). When there is no clear boundary between patches and matrix (as in 2012), dispersal can occur as a succession of routine movements (Baguette & Van Dyck 2007). Alternatively, there are indications that high humidity levels have deleterious effects in *C. aspersum* (Klein-Rollais 1993). When maintained at humidity levels above 90 %, snails become unable to regulate correctly their water balance and hyperhydrate. Daily activity rhythms are disturbed, some individuals lose their shell after their columellar muscle break, and mortality increases to up to 20 times the level observed in optimal conditions (100 % against 4.7 % in 2 months, Klein-Rollais 1993). Thus, it is possible that the observed non-linear response to humidity was independent of the year; in this context, the very high emigration rates observed at high humidity levels could be an emergency response to potentially lethal conditions. Non-linear weather effects and differences in patch quality are both known to influence dispersal (e.g., Delattre 2010 for the former; Mathieu *et al.* 2010 for the latter). Experiments in strongly contrasted natural or semi-natural landscapes, covering more completely the range of weather conditions experienced by *C. aspersum*, would help to correctly disentangle the respective effects of these environmental conditions in its dispersal.

The existence of a specific dispersing life-history stage, and its nature, depend on the selective pressures on dispersal and/or movement

constraints, and how they vary with age or size (Bowler & Benton 2005, 2009). Dispersal is a risky behaviour, entailing many costs (Bonte *et al.* 2012). When costs are high, larger individuals are expected to be better dispersers (Benard & McCauley 2008). In several mammal species for instance, there is a threshold body mass below which individuals do not disperse (e.g., Debeffe *et al.* 2012). Based on this and the high energetic cost of movement in land snails (Denny 1980), we hypothesized that adults, which are larger, would be more likely to emigrate and would be faster dispersers than subadults. Indeed, in the invasive slug *Arion lusitanicus*, larger individuals emigrate more and are the fastest dispersers (Honek & Martinkova 2011). Here, the relationship between life-history stage and dispersal in *Cornu aspersum* shows the opposite pattern: subadults are more likely to emigrate and are faster than adults during transience. This is especially surprising for transience: because they have a thinner shell, subadults of *C. aspersum* tend to lose water faster than adults (Klein-Rollais 1993), which would make them more vulnerable to desiccation during prolonged movement. This suggests direct costs of locomotion are not the main driving force acting on dispersal. Indeed, the fastest observed snails dispersed 10 m in 2 days or less, and 45 m in up to 23 days, which is only about half the speed of some walking insects (e.g., Schooley & Wiens 2004), when energetic costs of movement are theoretically much higher (Denny 1980). Altogether, this hints at the existence of other, non-energy related, stage- or size-dependent benefits and costs of dispersal.

Negative size-dependent dispersal, where smaller individuals disperse more, has been associated with intraspecific competition (Bowler & Benton 2005). When the cost of competition is higher than the cost of dispersal, inferior competitors are expected to be more prone to emigrate. This could be the case in *Cornu aspersum*, as subadults do suffer from interference competition when placed with adults (Dan & Bailey 1982). Intraspecific competition can also affect dispersal distances. When the cost of moving further is lower than the cost of settling in, or close to, a highly competitive patch, actively dispersing animals should pass over this patch and continue to disperse, as recently demonstrated in the two-spotted mite (Bitume *et al.* 2013). In this context, less competitive individuals would move further, as observed in our setup. However, we did not observe an effect of density on dispersal in 2011 (see [Material and Methods](#)), which would be expected if dispersal was driven by intraspecific competition. It should be noted that the initial densities we

used were in the higher range of natural population densities, and closer to those observed in extensive snail farms (Dan 1978; González *et al.* 2008). Using densities closer to those observed in natural populations should help to evaluate this possible effect of competition on dispersal rates and dispersal distances.

Dispersal prior to sexual maturation can also be selected as a means to avoid inbreeding, especially when individuals are unable to recognize kin (Bowler & Benton 2005). Helicid snails seem unable to discriminate between siblings and non-siblings when it comes to mate choices (Baur & Baur 1997) or egg cannibalism (Baur 1990). In this context, avoiding matings between relatives is likely to be one of the main drivers of subadult dispersal in *C. aspersum*, which is moreover a species extremely sensitive to the deleterious effects of inbreeding (Albuquerque de Matos & Serra 1984). Thus, subadult dispersal in the brown garden snail could be seen, as in many other groups, as a case of natal dispersal, i.e., the movement from the site of birth to the site of first reproduction (Clobert *et al.* 2012). However, interpreting the subadult dispersal patterns observed here as natal dispersal *stricto sensu* is difficult for at least two reasons. First, pre-capture dispersal and reproductive histories of the individuals tested here are unknown. Then, in helicid land snails, subadults are able to mate, produce sperm and lay eggs, albeit with less success than adults (Fearnley 1993; Kupfernagel & Baur 2011), making it difficult to equal subadult/adult with pre-breeding/post-breeding. Laboratory experiments, where the age and the reproductive history of individuals can be known easily, are needed to determine whether subadult dispersal in *C. aspersum* really corresponds to natal dispersal. Tomiyama and Nakane (1993) proposed an alternative hypothesis to explain similar dispersal patterns in the giant snail *Achatina fulica*. *Achatina fulica* is one of the few animal species known to present a protandric simultaneous hermaphroditism, i.e., a mixed sex allocation pattern in which individuals mature and reproduce initially as males, and later become functional simultaneous hermaphrodites (Baeza 2007). Male subadults can mate with many snails without having to pay the cost of egg creation, when adults must pay these costs, and thus have less energy to invest in movement. In these conditions, according to Tomiyama and Nakane (1993), natural selection should favour high dispersal and multiple matings in male subadults, and sedentarity in fully hermaphroditic adults. This hypothesis focuses on the energetic costs of reproduction, but such a dispersal strategy would also lead to reduced inbreeding by scattering related snails before their full

sexual maturity. This has yet to be fully tested, but there is indication that *C. aspersum* might be a protandric simultaneous hermaphroditic species, with subadults being functionally male (Bride & Gomot 1991; Fearnley 1993).

Dispersal is a complex process, under multiple, simultaneous and sometimes contradictory selective pressures (Clobert *et al.* 2012). Thus, it is possible, and even likely, that the three mechanisms proposed here (namely competition avoidance, natal dispersal linked to inbreeding avoidance and differences in costs between “males” and hermaphrodites if there is protandric simultaneous hermaphroditism), simultaneously influence, to varying degrees, *C. aspersum* dispersal. Their relative importance could have profound impacts on metapopulation dynamics and the persistence of local populations. For instance, if subadult dispersal is mainly linked to mate search, as in Tomiyama and Nakane’s (1993) hypothesis, immigration should be higher in high-density patches. This would increase the extinction risk of small populations, as dispersers settle in already large populations and empty patches are not recolonized (Sæther, Engen & Lande 1999). On the other hand, when dispersal is mainly a response to competition, dispersers tend to settle more in low-density patches, increasing the local growth rate and decreasing the local extinction risk (demographic rescue effect; Sæther *et al.* 1999; Hanski 2012). Moreover, dispersal before reproductive maturity and the arrival of unrelated individuals would decrease inbreeding depression and its deleterious effects, especially in low-density patches (genetic rescue effect; Saccheri & Brakefield 2002; Hanski 2012). In order to better understand the relative importance of these mechanisms, the effect of inter-individual variation in size, age and reproductive development on all steps of dispersal (including immigration) should be investigated. Overall, our results highlight the necessity of studying more diverse reproductive systems regarding dispersal, as a similar pattern might be caused by different underlying strategies in hermaphrodites than in gonochoric animals. Such “alternative” dispersal strategies could have many interesting, yet unstudied, consequences in terms of life-history evolution, sexual selection and population dynamics.

Acknowledgements

We thank Eric Petit and four anonymous referees for their very helpful comments on previous versions of the manuscript, which greatly improved the quality of this article. We are grateful to Thierry Fontaine and Fouad Nassur for their precious help in building and (in 2012) repairing the experimental network. We also thank the University of Rennes 1 for allowing us to use part of the Evenière park and for technical support.

Electronic supplementary material

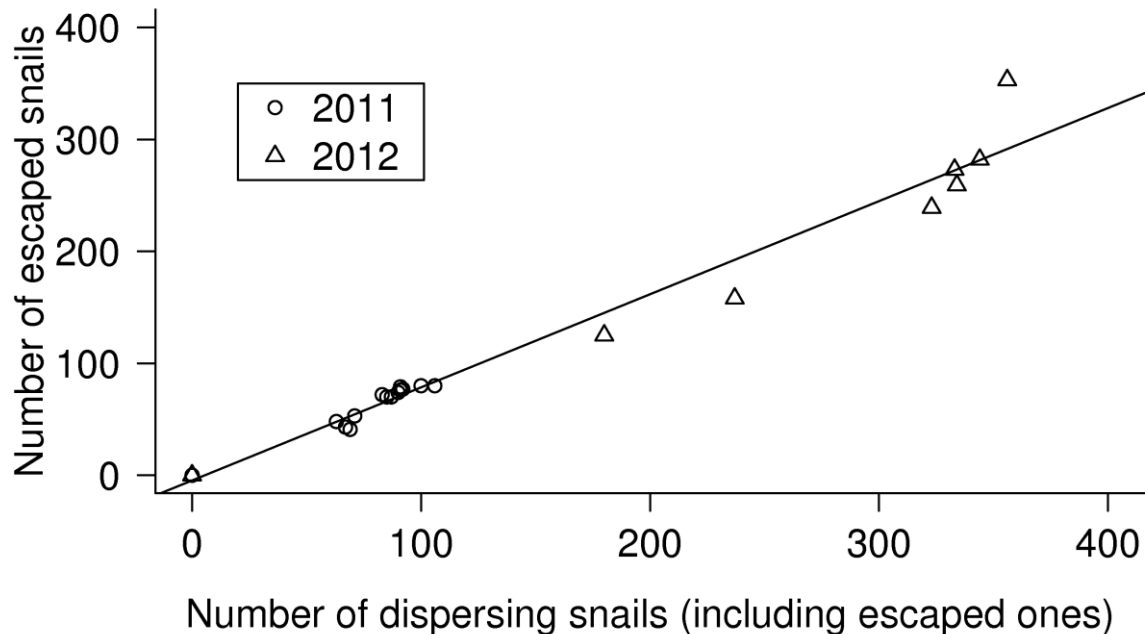


Figure S1. Relationship between the number of dispersing individuals and the number of escaped individuals. Each point corresponds to a recapture occasion. Individuals are considered escaped on a given recapture occasion if they were not found in subsequent recapture sessions; dispersing snails are individuals found outside the circle of radius 1.2 m centred on their release point (see Materials and Methods), plus the escaped snails. The equation for the linear regression is $y = 0.811x$, $R^2 = 0.98$

Table S1 (starts next page). Set of models for the emigration probability between successive recaptures. Models are GLMMs with binomial errors and logit links, ranked by increasing AIC. Only the first 50 models, cumulating 99.5 % of AIC weights, are presented. (Int.): Intercept; R.H.: mean relative humidity; Duration: time between successive recaptures; Rain: mean daily rainfall; Subad.: effect of the life-history stage being "subadult", compared to adults ; Temp.: mean temperature; *df*: degrees of freedom; logLik: maximized log-likelihood; w_i : Akaike weights; $\text{cum}(w_i)$: cumulated Akaike weights. Interactions between the year effect and other variables are denoted by a "x" sign..

(Int.)	R.H.	Duration	Rain	Subad.	Year × R.H.	Year × Rain	Temp.	Year × Duration	Year × Subadult	Year × Temp.	df	logLik	AIC	ΔAIC	w _i	cum(w _i)
-17.21	0.20	0.04	0.00	0.15	-24.25	0.33	-0.20				9	-160.20	339.38	0.00	0.10	0.10
-17.39	0.21	0.04	-0.09	0.15	-19.39	0.27					8	-161.59	339.97	0.59	0.08	0.18
-13.73	0.18	0.04	0.05	0.15	-27.33	0.37	-0.26			-0.10	10	-159.39	339.99	0.60	0.08	0.26
-17.10	0.20	0.04		0.16	-16.67	0.23					7	-162.77	340.14	0.76	0.07	0.33
-17.75	0.21	0.04	0.00	0.15	-28.75	0.39	-0.21	-0.02			10	-159.64	340.50	1.11	0.06	0.39
-14.59	0.18	0.04		0.16	-18.20	0.25	-0.07				8	-162.12	341.02	1.64	0.05	0.44
-17.98	0.21	0.04	-0.09	0.15	-21.98	0.30		-0.02			9	-161.07	341.12	1.74	0.04	0.48
-17.74	0.21	0.04		0.16	-18.85	0.26		-0.01			8	-162.20	341.19	1.80	0.04	0.52
-17.21	0.20	0.04	0.00	0.15	-24.27	0.33	-0.20		0.02		10	-160.19	341.60	2.22	0.03	0.56
-15.78	0.20	0.04	-0.07	0.15	-19.96	0.28	-0.05				9	-161.37	341.74	2.35	0.03	0.59
-14.75	0.19	0.04	0.04	0.15	-29.91	0.41	-0.26	-0.01			11	-159.19	341.85	2.47	0.03	0.62

Table S1 (continued)

(Int.)	R.H.	Duration	Rain	Subad.	Year × R.H.	Year × Rain	Temp.	Year × Duration	Subadult Temp.	Year × Temp.	df	logLik	AIC	ΔAIC	w _i	cum(w _i)
-17.39	0.21	0.04	-0.09	0.15	-19.41	0.27			0.02		9	-161.59	342.16	2.78	0.03	0.64
-13.73	0.18	0.04	0.05	0.15	-27.34	0.37	-0.10		0.01		11	-159.38	342.23	2.84	0.03	0.67
-13.63	0.18	0.04	0.05	0.15	-27.49	0.37	-0.10			0.01	11	-159.38	342.23	2.85	0.03	0.70
-17.10	0.20	0.04		0.15	-16.69	0.23			0.02		8	-162.76	342.30	2.92	0.02	0.72
-17.74	0.21	0.04	0.00	0.15	-28.76	0.39	-0.21	-0.02	0.01		11	-159.64	342.74	3.35	0.02	0.74
-15.67	0.20	0.04		0.16	-19.32	0.27	-0.06	-0.01			9	-161.90	342.78	3.40	0.02	0.76
-14.59	0.18	0.04		0.15	-18.21	0.25	-0.07		0.02		9	-162.11	343.21	3.83	0.02	0.77
-14.58	0.18	0.04		0.16	-18.20	0.25	-0.07			0.00	9	-162.12	343.22	3.84	0.02	0.79
-17.19	0.21	0.04	-0.08	0.15	-21.92	0.30	-0.02	-0.01			10	-161.03	343.28	3.89	0.01	0.80
-17.98	0.21	0.04	-0.09	0.15	-21.99	0.30		-0.02	0.02		10	-161.06	343.34	3.95	0.01	0.82
-17.73	0.21	0.04		0.15	-18.87	0.26		-0.01	0.02		9	-162.19	343.38	3.99	0.01	0.83
-14.07	0.18	0.04	0.05	0.15	-36.55	0.44	-0.25	-0.03		0.27	12	-158.86	343.47	4.09	0.01	0.85
-15.02	0.19	0.04		0.16	-29.35	0.33	-0.07	-0.04		0.34	10	-161.34	343.89	4.50	0.01	0.86
-16.15	0.20	0.04	-0.08	0.15	-19.28	0.27	-0.04			-0.04	10	-161.35	343.92	4.54	0.01	0.87
-15.77	0.20	0.04	-0.07	0.15	-19.97	0.28	-0.05		0.02		10	-161.37	343.95	4.57	0.01	0.88

Table S1 (continued)

(Int.)	R.H.	Duration	Rain	Subad.	Year × R.H.	Year × Rain	Year × Duration	Year × Subadult	Year × Temp.	df	logLik	AIC	ΔAIC	w _i	cum(w _i)
-17.12	0.20	0.04	0.00		-24.24	0.33	-0.20			8	-163.64	344.06	4.68	0.01	0.89
-14.75	0.19	0.04	0.04	0.15	-29.92	0.41	-0.26	-0.08	-0.01	12	-159.19	344.12	4.73	0.01	0.90
-13.63	0.18	0.04	0.05	0.15	-27.50	0.37	-0.26	-0.10	0.01	12	-159.38	344.50	5.12	0.01	0.91
-13.64	0.18	0.04	0.05		-27.32	0.37	-0.26	-0.10		9	-162.82	344.64	5.25	0.01	0.91
-17.30	0.21	0.04	-0.09		-19.38	0.27				7	-165.03	344.68	5.29	0.01	0.92
-16.48	0.20	0.04	-0.07	0.15	-29.71	0.35	-0.04	-0.03	0.28	11	-160.66	344.80	5.41	0.01	0.93
-17.01	0.20	0.04			-16.65	0.23				6	-166.21	344.88	5.49	0.01	0.93
-15.67	0.20	0.04		0.15	-19.33	0.27	-0.06	-0.01	0.02	10	-161.89	345.00	5.61	0.01	0.94
-17.66	0.21	0.04	0.00		-28.74	0.39	-0.21	-0.02		9	-163.08	345.15	5.77	0.01	0.95
-14.58	0.18	0.04		0.15	-18.22	0.25	-0.07		0.00	10	-162.11	345.44	6.05	0.01	0.95
-17.19	0.21	0.04	-0.08	0.15	-21.93	0.30	-0.02	-0.01	0.02	11	-161.02	345.51	6.13	0.00	0.96
-14.50	0.18	0.04			-18.18	0.25	-0.07			7	-165.56	345.73	6.35	0.00	0.96
-14.06	0.18	0.04	0.05	0.15	-36.56	0.44	-0.25	-0.10	0.27	13	-158.86	345.76	6.38	0.00	0.96
-17.89	0.21	0.04	-0.09		-21.96	0.30		-0.02		8	-164.51	345.81	6.42	0.00	0.97

Table S1 (end)

(Int.)	R.H.	Duration	Rain	Subad.	Year × R.H.	Year × Rain	Temp.	Duration	Year × Duration	Subadult	Year × Temp.	df	logLik	AIC	ΔAIC	w _i	cum(w _i)
-17.65	0.21	0.04			-18.83	0.26			-0.01			7	-165.65	345.90	6.52	0.00	0.97
-15.02	0.19	0.04		0.15	-29.37	0.33	-0.07		-0.04	0.02	0.34	11	-161.33	346.13	6.74	0.00	0.98
-16.15	0.20	0.04	-0.08	0.15	-19.29	0.27	-0.04			0.02	-0.04	11	-161.35	346.16	6.78	0.00	0.98
-15.69	0.19	0.04	-0.07		-19.95	0.28	-0.05					8	-164.82	346.42	7.04	0.00	0.98
-14.66	0.19	0.04	0.04		-29.90	0.41	-0.08	-0.01				10	-162.63	346.48	7.09	0.00	0.99
-13.54	0.18	0.04	0.05		-27.48	0.37	-0.10				0.01	10	-162.82	346.86	7.48	0.00	0.99
-16.48	0.20	0.04	-0.07	0.15	-29.72	0.35	-0.04	-0.03		0.02	0.28	12	-160.66	347.06	7.68	0.00	0.99
-15.58	0.20	0.04			-19.30	0.27	-0.06	-0.01				8	-165.34	347.47	8.09	0.00	0.99
-14.49	0.18	0.04			-18.18	0.25	-0.07				0.00	8	-165.56	347.91	8.53	0.00	0.99

Table S2. Set of models for the individual diffusion coefficients of dispersing snails. Models are GLMMs with Gaussian errors and log links, ranked by increasing AIC. (Int.): Intercept; Subad.: effect of the life-history stage being "subadult", compared to adults; Rain: mean daily rainfall; R.H.: mean relative humidity, Temp.: mean temperature; *df*: degrees of freedom; logLik: maximized log-likelihood; w_i : Akaike weights; cum(w_i): cumulated Akaike weights.

(Int.)	Subad.	Rain	R.H.	Temp.	<i>df</i>	logLik	AIC	Δ AIC	w_i	cum(w_i)
0.91	0.48	0.27			5	-601.27	1212.53	0.00	0.31	0.31
-2.19	0.44	0.22	0.04		6	-600.61	1213.22	0.69	0.22	0.53
-1.75	0.47	0.35		0.15	6	-600.74	1213.48	0.95	0.19	0.72
-4.84	0.44	0.31	0.04	0.13	7	-600.15	1214.29	1.76	0.13	0.85
-3.57	0.36		0.07		5	-603.35	1216.71	4.18	0.04	0.89
-2.74		0.17	0.05		5	-603.81	1217.61	5.08	0.02	0.92
1.25		0.24			4	-605.02	1218.04	5.50	0.02	0.94
-2.78	0.37		0.06	-0.04	6	-603.22	1218.43	5.90	0.02	0.95
-5.53		0.26	0.06	0.13	6	-603.35	1218.70	6.17	0.01	0.97
-3.68			0.07		4	-605.48	1218.95	6.42	0.01	0.98
-1.33		0.32		0.15	5	-604.52	1219.04	6.50	0.01	0.99
-3.22			0.07	-0.02	5	-605.44	1220.87	8.34	0.00	1.00
1.76	0.42				4	-607.04	1222.07	9.54	0.00	1.00
1.97					3	-609.58	1225.17	12.63	0.00	1.00
3.32	0.44			-0.13	5	-611.53	1233.06	20.53	0.00	1.00
2.94				-0.10	4	-615.58	1239.17	26.63	0.00	1.00

Article 2

Movement ability, female allocation and protandric development in the brown garden snail *Cornu aspersum*: dispersal / reproduction relationships in a simultaneous hermaphrodite

Maxime Dahirel · Armelle Ansart · Luc Madec (in preparation)

Abstract

Dispersal, by modifying the distribution of individuals in space and interacting with other life-history traits, plays a key role in many ecological and evolutionary processes. Terrestrial gastropods (land snails and slugs) are simultaneous hermaphrodites and have an extremely high cost of locomotion, a combination of traits making them very valuable to investigate the links between dispersal and other life-history traits, especially the trade-offs between dispersal and reproduction. In this study, we tried to disentangle the complex relationships and potential trade-offs between movement behaviour, age, size, male and female sexual organ development, in order to explain a previously described subadult dispersal pattern in the brown garden snail *Cornu aspersum*. We found elements confirming that this snail is not strictly a simultaneous hermaphrodite, but presents a protandric phase of varying duration before reaching adulthood and hermaphroditism. We also found that movement propensity peaked during this subadult stage, and female investment, which could represent more than 30% of soft tissues dry mass, was negatively correlated to patch-leaving propensity. Movement was also positively correlated with water reserves and negatively with a proxy of competitive ability, indicating that different dimensions of body condition may have contradictory effects on dispersal. We discuss the interesting

consequences the existence of a syndrome linking dispersal with protandry in a hermaphroditic species could have in terms of sexual selection or life history evolution.

Keywords: body condition · dispersal syndromes · *Helix aspersa* · mixed sex allocation patterns · natal dispersal · terrestrial gastropods

Introduction

Understanding the evolutionary and ecological pressures shaping dispersal movements, i.e. movements leading to gene flow in space, is paramount to understand how populations and species persist in ever changing environments (Clobert *et al.* 2009, 2012; Stevens *et al.* 2014). Dispersal reduces interactions between kin, limiting both inbreeding and kin competition (Perrin & Goudet 2001; Szulkin & Sheldon 2008; Bitume *et al.* 2013); it is a form of bet-hedging, limiting the negative effects of spatio-temporal variability on expected fitness (Starrfelt & Kokko 2012b). Conditional dispersal decisions also allow organisms to rapidly react to locally unfavourable contexts (e.g., Bitume *et al.* 2013; Debeffe *et al.* 2014). However, dispersal also has to be set up against costs incurred at all stages of the dispersal process (Bonte *et al.* 2012). It is now widely recognized that dispersing individuals are not a random subset of the populations, but present a suite of morphological, physiological, behavioural and/or life-history traits (“dispersal syndromes”; Ronce & Clobert 2012), which may contribute to offset these costs.

The relationship between dispersal and fecundity is one of the most studied dispersal syndromes (Roff 1977; Guerra 2011; Bonte *et al.* 2012; Ronce & Clobert 2012; Stevens *et al.* 2014). Intuitively, as dispersal is energetically costly, these costs are expected to be paid at the detriment of other costly functions, including reproduction, leading to a negative correlation between dispersal and fecundity. This trade-off has been largely analysed in wing dimorphic insects, in which the contrast between long-winged, mobile and short-winged, more fecund individuals is especially striking (Guerra 2011). In many species though, differences between dispersers and residents are quantitative rather than discrete: in a walking wing-monomorphic grasshopper, for instance, egg-laying rate decreases as mobility increases (Samietz & Köhler 2012). However, other

examples and models show that the actual relationship between fecundity and dispersal is not so straightforward and may depend on environmental conditions and on the scale (spatial or temporal) at which the syndrome is examined (Travis *et al.* 2012; Ronce & Clobert 2012). Additionally, most studies on dispersal/reproduction syndromes, and animal dispersal in general, are based on gonochoric species (see Bowler & Benton 2005; Bonte *et al.* 2012; Clobert *et al.* 2012; or Stevens *et al.* 2014). In hermaphrodites, reproductive allocation to the male or female function is not fixed, and can depend in complex ways on the reproductive prospects and the quality of the environment (Brauer *et al.* 2007; Vizoso & Schärer 2007). How this affects dispersal/reproduction trade-offs remains virtually unknown, despite the potential importance of dispersal for the evolution of hermaphroditism to/ from gonochorism (Puurtilinen & Kaitala 2002; Fromhage & Kokko 2010).

Among simultaneous hermaphrodite animals, terrestrial gastropods (land snails and slugs) are a widespread and diverse group, widely studied in ecology and evolution (Barker 2001b). As a consequence of their peculiar mode of locomotion, which involve crawling on a water-rich viscous mucus they secrete, their movement is one of the more costly in animals (Denny 1980). They are nonetheless mobile animals, performing regular excursions outside their shelters, and often dispersing actively (Cook 2001; [Article 1](#)). Furthermore, protandric simultaneous hermaphroditism, a sex allocation pattern where individuals pass through a male phase before maturing into simultaneous hermaphrodites (Baeza 2006), has been demonstrated or suspected in several snail or slug species (Tompa 1984; Tomiyama 1996; Kupfernagel & Baur 2011). The potential effect of these traits on dispersal strategies, and its further consequences for population dynamics and persistence, remain poorly known to date, despite numerous slug or snail species being invasive, crop pests, or endangered species (Civeyrel & Simberloff 1996; Barker 2002; Edworthy *et al.* 2012). For instance, the brown garden snail *Cornu aspersum* (Müller) has successfully colonised a wide variety of anthropogenic habitats over the world (Guiller *et al.* 2012). Despite being one of the most studied gastropod species (see references in Barker 2001b), some aspects of its reproductive biology have been overlooked, and its dispersal ecology, of importance to understand its persistence in highly fragmented and disturbed habitats, remains largely unknown. In a previous study, we demonstrated that brown garden snails disperse more and further during the subadult stage compared to adults, a pattern resembling the natal

dispersal pattern classically observed in many other groups ([Article 1](#)). However, because subadult snails might be protandric and able to mate, albeit with lower egg-laying success (Fearnley 1993), we proposed that subadult dispersal might be explained not only by avoidance of the high costs associated with inbreeding (Albuquerque de Matos & Serra 1984) or intraspecific competition (Dan & Bailey 1982; Lucarz & Gomot 1985), but also by differences in reproductive costs between male subadults and hermaphrodite adults (Tomiyama & Nakane 1993). Indeed, the latter, needing to invest energy in eggs, would have less energy to allocate to movement, compared to the former. However, contrary to some other animals (e.g., Schärer, Sandner & Michiels 2005), the investment in male and female reproductive organs cannot easily be evaluated in live *C. aspersum* snails, making it difficult to disentangle the effects of age, reproductive development or body size on dispersal in natural populations.

In this study, to circumvent these constraints, we analysed the movement propensity and ability of *Cornu aspersum* snails raised in controlled conditions, in order to link it to several phenotypic traits related to male and female reproduction, competitive ability or locomotor power. In particular, we tried to determine whether brown garden snails exhibited protandric simultaneous hermaphroditism, and to which extent this could affect their dispersal strategies and explain the subadult dispersal patterns observed in natural conditions.

Material and Methods

Origin and rearing of snails

Parent snails (mean shell diameter $\pm$ SE: 34.8 ± 0.2 mm) were collected in autumn 2012, before the onset of hibernation, in an extensive snail farm in Melesse, near Rennes (French Brittany, $48^{\circ} 11' 16''$ N, $01^{\circ} 42' 26''$ W). They were maintained under overwintering conditions (6°C , 8:16 L:D photoperiod, neither food nor water provided) until January 2013, when they were progressively put back under abiotic conditions favourable to snail activity (18°C , 80% R.H., 16:8 L:D photoperiod). Twenty randomly

chosen couples were isolated in transparent polythene boxes ($8.5 \times 15 \times 12$ cm), and boxes were scanned every day for matings and ovipositions. The bottom of each box was lined with synthetic foam kept saturated in water, and snails were fed *ad libitum* with a composite snail food (cereal powder supplemented with calcium; Ets Berton, France). After mating, pottery pots filled with sterilized compost were put in each box for oviposition. The first clutch laid in each box was collected, weighed to the nearest 0.1 mg (CP224S balance, Sartorius, Germany), and the eggs counted. These clutches were maintained in closed Petri dishes lined with wet paper towel until hatching, 15 to 21 days after oviposition. Ten clutches were randomly selected for the experiments. Neonate snails were housed by groups of 5 siblings in polythene boxes (at least 10 boxes per family, $8.5 \times 6 \times 5$ cm up to 30 days old, $8.5 \times 15 \times 12$ cm after 80 days, and $8.5 \times 12 \times 5$ in between), with food and water available *ad libitum* (see above); boxes were cleaned, and the lining changed, once a week.

Movement characteristics

Movement characteristics were recorded in 15 days-old juveniles, roughly every 15 days from 75 to 150 days post-hatching (expected reproductive development period; Gomot & Enée 1980; Bride & Gomot 1991), and at 209 and 220 days post-hatching, ages at which the majority of snails were expected to be reproductively mature (Bride & Gomot 1991). For each age class, one box was randomly chosen per family, for a total of 412 individuals (some families could not be tested at 209 and 220 days, and some boxes contained less than 5 individuals, due to lower clutch sizes and/or higher mortality). Snail movements were recorded by time-lapse photography in an empty arena (25×25 cm for snails 15 days old, 60×60 cm afterwards) lined with synthetic foam saturated in water ([Fig. 1](#)).

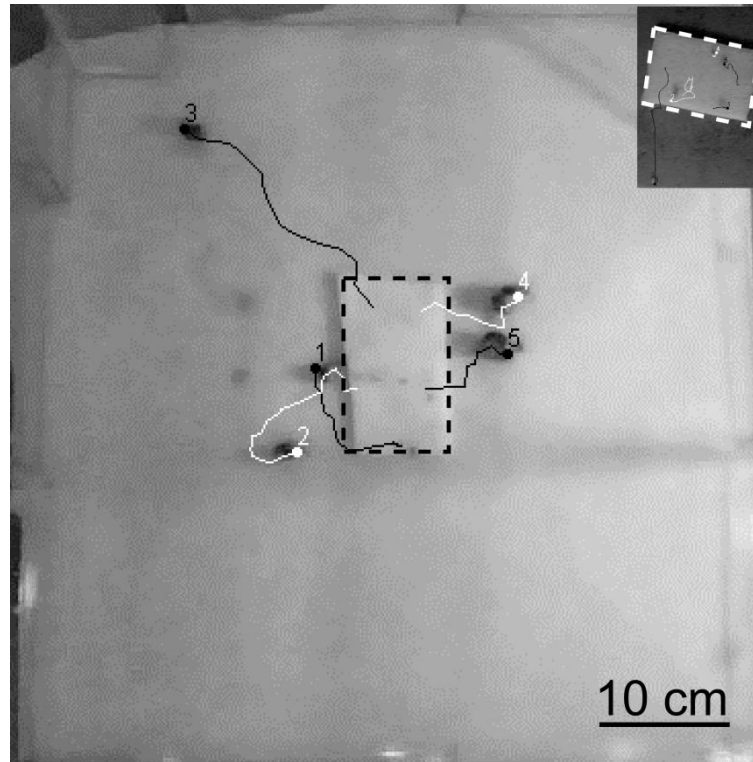


Figure 1. Capture from a video tracking session (time = 17 minutes after release, Age=106 days after hatching), showing individual snail tracks and the familiar “patch” (dotted lines). Inset: patch used by younger snails (here, 15 days after hatching), on the same scale.

This lining was changed, and the room ventilated, between experimental sessions, to limit the influence of mucus trails and odours on activity (Dan & Bailey 1982). Images were captured under red light (as *Cornu aspersum* is nocturnal, Bailey 1975), with an USB camera fixed to the ceiling (Hercules® 640 × 480 camera, Carentoir, France). In each experimental session, five siblings held within a same box were tested simultaneously. These snails were individually marked 24 h before, using industrial felt-tip pens (Henry & Jarne 2007). Both the snails and the synthetic lining (hereafter termed the “patch”) were taken out of their box and put at the centre of the arena. Thus, the arena was separated in two areas ([Fig. 1](#)): the patch, where snails began the monitoring and where mucous trails and other familiar odours were present, and the unfamiliar zone (i.e., the rest of the arena), with the same physical substrate but no indices of snail presence. The boundary between the patch and the unfamiliar area was marked by a small step (3 mm high), and both zones were deprived of food. Snails were then photographed 3 times per minute during one hour or until they moved out of the arena. Individual

coordinates over time were extracted using the ImageJ Manual Tracking plugin (Abramoff, Magelhaes & Ram 2004; Cordelières 2005), and the R package adehabitatLT (Calenge, Dray & Royer-Carenzi 2009) was used to transform these coordinates into analysable trajectories and to extract information on patch leaving times, movement speed and turn angles.

Phenotypic traits

For each tracked snail, several phenotypic traits were measured, either before or after movement monitoring. Before movement monitoring, during the marking process, snails were weighted and their greater shell diameter measured to the nearest 0.1 mm using a Vernier calliper. After movement monitoring, they were killed by freezing at -20°C for at least 48 h. After thawing, soft tissues were removed from the shell, and the foot separated from the rest of the somatic part by cutting the body from below the mouth to the mantle cavity. Genitalia were then removed, and several male and female organs isolated, when they were differentiated (Fig. 2). The mass of the penis/epiphallus/flagellum complex, involved in spermatophore production and transmission, was used as a measure of male reproductive investment (Garefalaki *et al.* 2010). We used the mass of the albumen gland as a measure of investment in the female function; indeed, this organ, which provide eggs with energetic reserves, is considered to be the main determinant of the number and mass of eggs one snail can produce at a given time (Tompa 1984). We also isolated the dart-sac, the male organ synthetizing “love-darts” snails try to shoot into their partner during mating to increase their chances of paternity (Chase & Blanchard 2006), and the spermoviduct, an organ with both female and male functions, but mainly involved in egg membrane formation and egg calcification (Gómez 2001). Soft tissues and shell were dried at 40°C for 3 days before being weighted. Water mass was calculated indirectly, by subtracting the total mass of dry elements (dried soft tissues and shell) from the total mass measured before monitoring.

Within a single box, snails of a same age coming from a same family often differed wildly in terms of body size. This variability has been observed by numerous authors (e.g., Daguzan *et al.* 1982, 1985; Lucarz & Gomot 1985) and is generally considered to be a consequence of intraspecific competition, as the accumulation of

mucus and faeces by larger snails is known to inhibit the growth and activity of smaller individuals (Dan & Bailey 1982; Garcia *et al.* 2006). Therefore, the ratio of a given snail's size on the mean snail size within its box (hereafter termed “relative size”), was used as an indirect measure of perceived competition intensity.

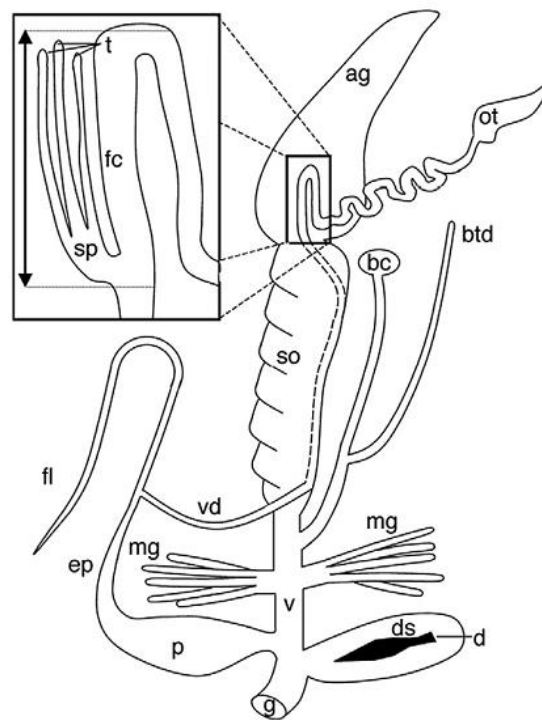


Figure 2. Genitalia of *Cornu aspersum* (after Evanno & Madec 2007). Ag: albumen gland; bc: bursa copulatrix; btd: diverticulum; d: dart; ds: dart sac; ep: epiphallus; fc: fertilisation chamber; fl: flagellum; g: genital atrium; mg: digitiform glands; ot: ovotestis; p: penis ; so: spermoviduct; sp : spermatheca ; t: spermathecal tubules; v: vagina; vd: vas deferens.

Statistical analyses

All analyses were performed using R, version 3.0.3 (R Development Core Team 2014).

First, to determine the extent of protandry in brown garden snails, non-linear mixed models were used to analyse the relative growth of male and female organs (penis/epiphallus complex, dart sac, spermoviduct and

albumen gland). We used the following logistic equation: $organ\ mass/soft\ tissues\ dry\ mass = \frac{a}{1+e^{\frac{b-Age}{c}}}$, where a is the asymptotic relative organ mass, and b and c parameters such that 95% of the relative mass a is attained, on average, after $b+3c$ days (Börger & Fryxell 2012). Models were fitted using the nlme package (Pinheiro *et al.* 2014), with the observed mean adult organ relative mass in each family used as the empirical asymptote a . Adults were defined as individuals having ended their growth (identifiable through the presence of a reflected lip on their shell; Gomot & Enée 1980), and having fully developed genitalia, based on previous descriptive studies of genitalia development (Gomot & Enée 1980). To account for within-family correlations, family random effects were included for b and c . Ages at 95% maturity of male and female organs were then compared to the age needed to reach 95% of the mean adult shell size, calculated using the same equation.

Second, to understand how movement propensity and capacity change during development, and to which extent these changes were linked to variations in reproductive traits, three movement variables were analysed: we analysed patch leaving latency as a measure of movement propensity, as well as movement speed and turn angle dispersion after patch leaving as measures of movement capacity and efficiency. Angular dispersion (AD) is a measure of turn angle concentration around the mean and is equal to $\sqrt{C^2 + S^2}$, where C and S are equal to the mean cosine and sine of turning angles, respectively (Estevez & Christman 2006). AD values can be interpreted as an indicator of movement tortuosity; they range from 0 (turn angles are drawn from a uniform distribution) to 1 (straight movement without any changes in direction).

These three movement variables were analysed using mixed models, with family as a random intercept, and were modelled as a function of several phenotypic traits thought to contribute to within- and between-age classes' variation in movement propensity and capacity. To clarify the effect of body size on snail movement, models included an effect of shell diameter: larger individuals are generally expected to be more mobile (Bowler & Benton 2005; Benard & McCauley 2008), but subadults were found to be faster than adults (which are bigger), in a previous study of *Cornu aspersum* dispersal ([Article 1](#)). Because snails have been shown to be very sensitive to interference competition during development (e.g.,

Dan & Bailey 1982), and because competition is one of the main drivers of dispersal behaviour (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009), the relative size of individuals was included as a proxy of perceived competition. To determine if the onset of dispersal was linked to male and/or female reproductive development, measures of male and female relative investment were included (penis/epiphallus complex and albumen gland dry mass, in % of soft tissue dry mass, as well as the presence/absence of a dart). We included a measure of relative foot mass, as we expected individuals with bigger locomotor organs relative to their size to be more mobile. To compare the relative foot mass between individuals differing wildly in size and developmental stage, we used the Scaled Mass Index (SMI, Peig & Green 2010). Simply put, the SMI of an organ, calculated using a standardized major axis regression of the organ mass on a measurement of length (here shell diameter), is the mass this organ would have if all individuals were scaled up or down to a standardized size, here the mean population value. Finally, we calculated the SMI of fresh soft tissues mass (minus the foot and reproductive organs), as a measure of general body condition. Indeed, individuals in better condition are expected to have better chances to survive dispersal, as they have more energy or water reserves (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009). By comparing this measure to SMIs calculated on water mass and dry mass, we determined that variation in water content explained 78 % of the variation in general body condition (ANOVA; $p < 0.001$ in both cases). The full models, including all variables, could be read as:

Movement trait ~ Shell size + Relative size + Relative penis mass + Relative albumen gland mass + Presence of a dart + Foot relative mass + Body condition + random(family).

Patch-leaving tendency was analysed using Cox proportional hazard models, a type of model traditionally applied to survival data, but usable with any “time to event” data, including patch-leaving latencies (Wajnberg, Fauvergue & Pons 2000; Bennetts *et al.* 2001; Martinussen & Scheike 2006). The mixed-effect version of Cox models was implemented using the *coxme* package (Therneau 2012). Movement speed and angular dispersion data were analysed using linear mixed models (*lme4* package; Bates *et al.* 2014). In all three models, numerical variables were centered prior to modelling to facilitate interpretation (Schielezeth 2010).

For each movement trait, we used an all-subsets approach to derive sets of 128 possible models from the full model presented above, with each variable present in 64 models. Models were ranked using the corrected version of the Akaike Information Criterion (AICc; Burnham & Anderson 2002), the model with the lowest AICc being considered the best. Inferences were done by averaging all models in a given set based on their Akaike weights (summing up to 1 for a given model set; Burnham & Anderson 2002). Averaging was done with shrinkage (predictors were averaged over all models, with their parameter values set to zero when they are absent from a given model) using the MuMIn R package (Bartoń 2012).

Results

Development and age at maturity of reproductive organs

The average age needed to reach 95% of the adult shell size was 160.3 days (fixed effects SE = 4.2 days; [Fig. 3a](#)). Ages at 95% maturity for male organs were significantly lower (123.0 ± 3.9 and 133.3 ± 4.0 days for the penis complex and the dart sac, respectively). The albumen gland took significantly more time to mature than male organs: 95% maturity was reached after 180.0 ± 5.8 days. The age at 95% maturity of the spermoviduct was intermediate between those of male organs on one hand, and albumen gland on the other hand (160.3 ± 4.6 days; [Fig. 3](#)).

Phenotypic determinants of movement behaviour and variation with age

Based on the averaged mixed Cox model, patch leaving propensity appeared to be size-dependent: an increase of 1mm in shell size was expected to increase the risk of patch leaving by 9% ($e^{0.09} = 1.09$), with an evidence weight of 1, meaning that models without a size effect were unsupported by data ([Table 1](#)). Patch-leaving risk was also negatively correlated with investment in the female function: all else being equal, snails with relatively bigger albumen gland were less likely to explore

(evidence weight = 0.93). Finally, patch-leaving risk was body condition-dependent, with snails in better condition being more likely to leave (evidence weight = 0.98). All other effects were both poorly supported by data (evidence weight ≤ 0.34) and on average not different from zero ([Table 1](#)).

Mean speed during exploration was also size dependent, with larger snails being faster (evidence weight = 1). Snails with bigger feet, relative to their size, were also faster (evidence weight = 0.94), as well as snails smaller than their box average (evidence weight = 0.93). There was no supported effect of reproductive traits on movement speed of explorers (evidence weight ≤ 0.31).

Plotting predicted values based on phenotypic traits as a function of age shows that both patch-leaving propensity and movement speed increased until 89 days post hatching; afterwards, while patch-leaving decreased with age, movement speed stayed stable ([Fig. 4a, b](#)). These changes coincide in time with the inflexion of somatic growth ([Fig. 3a](#)) and the beginning of albumen gland growth ([Fig. 3b](#)).

Finally, there were no supported effects of phenotypic traits on turn angle dispersion in the averaged model, based on 95% confidence intervals ([Table 1](#)). Consequently, observed values of angular dispersion did not appear to vary significantly with age ([Fig. 4c](#)).

Table 1. Model-averaged coefficients for the effects of phenotypic traits on movement parameters. All combinations of variables were tested; each model set contains $2^7 = 128$ models, each variable appears in 64 models per set. Model averaging was based on AICc; the "evidence weight" of a variable is the sum of the AICc weights of all models in which this variable appeared. Model-averaged coefficients were estimated with shrinkage: parameters absent from a model were given the value 0 before averaging. Numerical variables were centered prior to modelling to facilitate interpretation (Schielzeth 2010). N=412 snails for the Cox model, 351 for the other two models.

	Patch- leaving tendency			Mean speed during exploration			Angular dispersion during exploration		
	Estimate $\pm$ SE	Hazard ratio = exp (Estimate)	Evidence weight	Estimate $\pm$ SE	Evidence weight		Estimate $\pm$ SE	Evidence weight	
(Intercept)	--	--	--	2,18 $\pm$ 0,09***	1		0,74 $\pm$ 0,02***	1	
Shell size	0,09 $\pm$ 0,01***	1,09	1	0,061 $\pm$ 0,0133***	1		-0,00 $\pm$ 0,00	0,81	
Relative size	-0,13 $\pm$ 0,30	0,88	0,34	-1,04 $\pm$ 0,49*	0,93		0,13 $\pm$ 0,08	0,88	
Relative mass of albumen gland	-0,02 $\pm$ 0,01*	0,99	0,93	0,00 $\pm$ 0,00	0,27		0,00 $\pm$ 0,00	0,70	
Relative mass of penis + epiphallus	-0,01 $\pm$ 0,05	0,99	0,3	0,01 $\pm$ 0,05	0,28		-0,00 $\pm$ 0,01	0,31	
Presence of a dart	-0,02 $\pm$ 0,10	0,99	0,27	0,04 $\pm$ 0,12	0,31		0,01 $\pm$ 0,02	0,36	
Body condition (SMI)	0,52 $\pm$ 0,17**	1,68	0,98	0,34 $\pm$ 0,22	0,83		0,01 $\pm$ 0,02	0,45	
Relative foot mass (SMI)	-0,49 $\pm$ 2,54	0,61	0,29	12,78 $\pm$ 5,71*	0,94		0,85 $\pm$ 0,75	0,71	

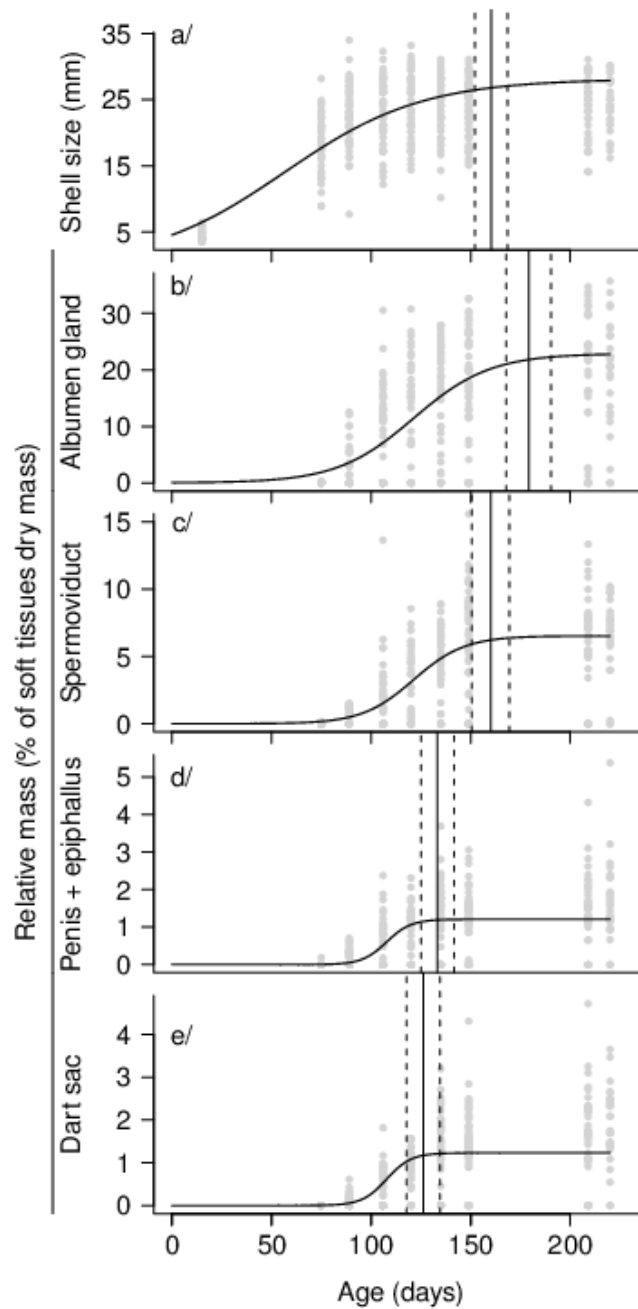


Figure 3. Evolution of body size (a) and relative mass of reproductive organs (b to e) with age. Grey points are observed individual values, black curves the values obtained by fitting non-linear (logistic) mixed models, with the asymptotic values being the traits values in adults (see Material and Methods for details). Vertical lines represent ages at 95% maturity for each trait, based on the non-linear mixed models (full lines: predicted values; dotted lines: 95% confidence intervals, based on fixed effects only).

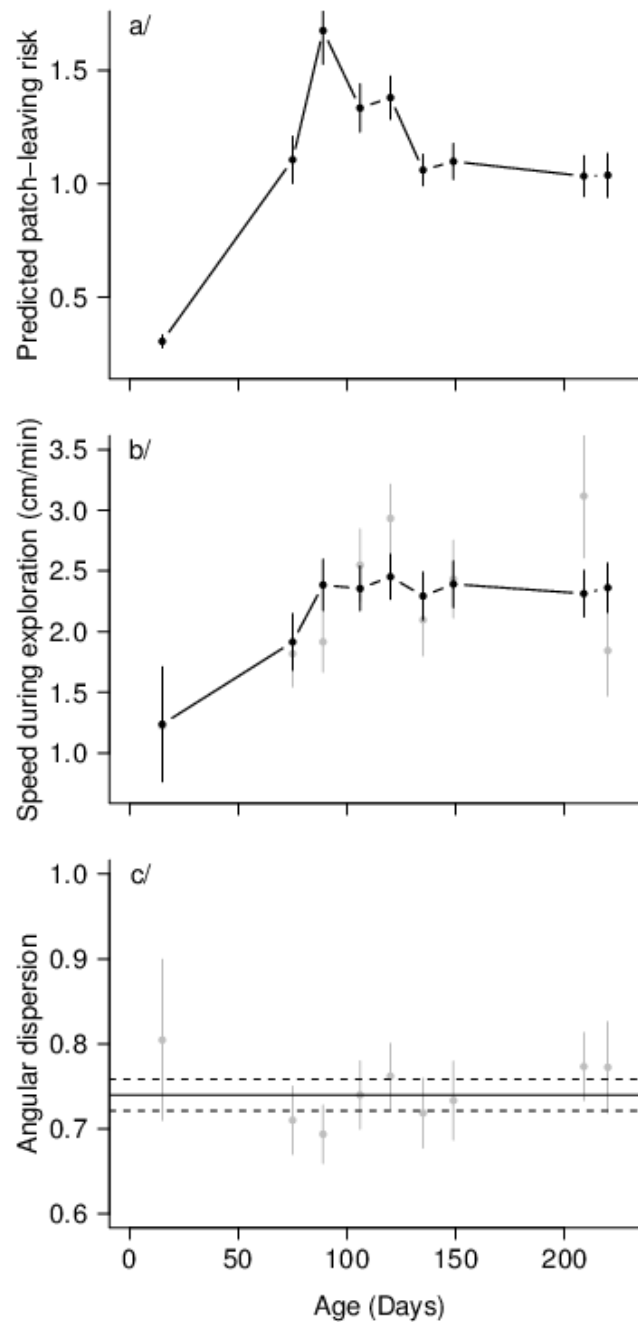


Figure 4. Evolution of movement traits with age. Observed values are in grey, predicted values ($\pm$ 95% confidence intervals) in black. Predicted values are based on the averaged models presented [Table 1](#). (a) Predicted patch-leaving risk (hazard ratio); (b) observed and predicted mean speed during exploration; (c) observed and predicted mean angular dispersion during exploration. Predicted values and 95% confidence intervals (based on fixed effects only) are calculated using the mean phenotypic state of each age class (a,b) or the mean phenotypic state of the complete dataset (c).

Discussion

Protandrous development in the brown garden snail

For a given age, the investment in both male and female functions was highly variable between individuals (Fig. 3). On average, however, the estimated age at maturity of the main female organ, the albumen gland, is higher, by about 50-60 days, than the age at maturity of male organs (Fig. 3). The latter reach their relative adult mass before snails end their growth in size. Interestingly, the spermooviduct, an organ with both male and female functions, becomes mature at an intermediate age. While we were unable to follow the entire reproductive development of a given individual, it appears that *Cornu aspersum* snails go through a male phase of varying length before becoming fully hermaphrodites. This resembles “protandric simultaneous hermaphroditism”, a mixed sex allocation pattern thought to be relatively widespread in hermaphrodites, but only described in a few annelids, crustaceans and gastropods to date (Baeza 2006). Among gastropods, it has been confirmed in the giant snail *Achatina fulica* (Tomiyama 1996), and strongly suspected in a few slug and snail species, including *Cornu aspersum* (Tompa 1984; Bride & Gomot 1991; Fearnley 1993; Kupfernagel & Baur 2011). In *Cornu aspersum*, observations of matings between large adults and small subadults, where subadults only lay a small number of eggs, are relatively common, and have been previously interpreted as the result of protandric simultaneous hermaphroditism (Fearnley 1993). Furthermore, studies on the endocrine control of growth and reproduction in helicid land snails showed that cephalic tentacles secretions promote spermatogenesis and inhibit the development of the albumen gland (Gomot de Vaufleury 2001), and suggested that the female function might be inhibited by the growth hormone secreting organ (Wijdenes *et al.* 1987; Gomot de Vaufleury 2001), providing a putative physiological basis for the observed protandry. This study is the first, however, to provide quantifiable evidence for this sex allocation pattern in the brown garden snail. However, the albumen gland is an highly variable organ, even in fully developed adults (Tompa 1984), and some snails, suffering from stunted growth due to competition in the confined experimental

environment might have, in more natural contexts, dispersed toward more favourable environments where their somatic and reproductive development would be faster (Daguzan *et al.* 1982; see below). Therefore, further work is needed to determine how long the protandric phase lasts in more natural conditions, and how the duration of this phase varies depending on environmental and/or genetic factors (while we analysed data coming from different families, these families came from farm-reared populations, and were then reared in standardized conditions). For instance, in the shrimp *Lysmata wurdemanni*, the duration of the protandrous phase is dependent of the density of population, and in particular the density of potential mates (Baeza 2007), elements that may affect, and/or be affected by dispersal events (Hovestadt *et al.* 2014; [Article 3](#)).

Phenotypic correlates of movement explain changes in dispersal behaviour through ontogeny

We found that movement propensity and capacity of brown garden snails changed with age: both patch-leaving risk and movement speed increased with age up to 89 days after hatching; afterwards the increase in movement speed stopped, and older snails were less likely to leave the familiar patch. We were able to link these patterns to changes in phenotypic traits, in particular body size and female reproductive investment. This approach allowed us to explain not only the variability in movement behaviour between, but also within age classes. For instance, independently of age, snails with relatively bigger feet were also faster during exploration. This was unsurprising, as movement speed has been linked to locomotor organ mass/size in numerous taxa, representing different modes of locomotion, including for instance butterflies (Berwaerts, Van Dyck & Aerts 2002), or anurans (Gomes *et al.* 2009). Turn angle dispersion, on the other hand, did not depend on phenotypic traits and stayed at high values, indicative of high directionality, independently of age. Thus, all snails explored the unfamiliar environment in relatively, but not completely, straight trajectories, a strategy known to allow for efficient exploration of unknown surroundings while minimizing costs, including energetic costs incurred by the mere fact of turning (Zollner & Lima 1999; Wilson *et al.* 2013).

Body condition, measured by the Scaled Mass Index of fresh soft tissue mass (minus the foot and reproductive organs), was positively correlated with patch-leaving tendency. The link between dispersal and body condition is a complex one, and empirical examples of both negative and positive relationships exist in the literature (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009). On one side, individuals in better condition may be expected to be philopatric, as, among other things, being in good condition indicates a current habitat of good quality; on the other side, individuals in good condition should be more successful in coping with various dispersal-related costs (Kisdi *et al.* 2012). Snails and slugs move by crawling on a water-rich mucous trail they secrete (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001), and in the present study, variation in water content explained most of the variation in general body condition. In the snail *Triodopsis albolabris*, individuals forced to expel part of their water reserves (the pallial fluid) were mobile for shorter periods than control snails (Smith 1981). Additionally, terrestrial gastropods are able to assess their water content by detecting changes in their hemolymph osmolality, and alter their behaviour in consequence (reviewed by Cook 2001). Altogether, this suggests snails are able to use their current water content as an indicator of their expected locomotor endurance, and adjust their patch-leaving decisions in consequence. All else being equal, including size, a snail moved faster (i.e., potentially further) during exploration if it was smaller than the box-level average. Such within-box differences in body size have been previously linked to competition in land snails (Daguzan *et al.* 1982, 1985; Dan & Bailey 1982; Lucarz & Gomot 1985). As competition increases, relatively weaker/smaller individuals might feel it more strongly and disperse more/further in response (e.g., Hardouin *et al.* 2012). Our results show that different measures of body condition, here water content and relative size, may have simultaneous and contradictory effects on movement, which may explain why the direction of the body condition/ dispersal relationships varies between studies (Ims & Hjermann 2001; Bowler & Benton 2005; Kisdi *et al.* 2012). However, snails can easily absorb substrate water through their foot, and changes in water content are generally rapid and reversible (within a few hours, Cook 2001), contrary to differences in relative size (Daguzan *et al.* 1982); thus, the latter are likely to have the most prolonged impact on movement and dispersal.

All else being equal, larger individuals were more mobile: they were more prone to leave familiar patches, and were also faster during

explorations. This is in line with previous results on the link between size and dispersal, both at the interspecific (Jenkins *et al.* 2007; Stevens *et al.* 2014) and intraspecific level (Benard & McCauley 2008), including other gastropods (Honek & Martinkova 2011). This can be explained, among other things, by a decrease of the energetic cost of movement per distance unit with increasing body mass (Schmidt-Nielsen 1972). Additionally, small snails are more sensitive to dehydration (Klein-Rollais 1993), and might be more vulnerable to predation (Potts 1975), making dispersal before reaching a threshold size extremely risky (Debeffe *et al.* 2012). Patch leaving propensity was also linked to female reproductive investment: snails with higher albumen gland relative mass were less likely to leave the familiar patch. In *Cornu aspersum*, albumen gland can constitute up to 34.7% of soft tissues dry mass (Fig. 3), mostly galactogen reserves (Bride & Gomot 1991). Dispersal is a costly behaviour, especially in crawling animals such as snails (Denny 1980; Bonte *et al.* 2012). In this context, trade-offs between dispersal-related traits and other life-history traits, especially fecundity traits, can be expected (Roff 1977; Guerra 2011; Bonte *et al.* 2012; Samietz & Köhler 2012). Investment in the male function, on the other hand, had no such effect: neither the presence of a dart or the mass of the penis/epiphallus complex had an effect on movement traits. This might be because male investment is much less costly: in the related helicid snail *Arianta arbustorum*, male investment represents less than 5% of the total reproductive energy allocation (Locher & Baur 2000). In wing dimorphic insects, evidence for dispersal/ reproduction investment trade-offs seem to be much weaker in males than in females (Guerra 2011). If the relationship between albumen gland mass and patch-leaving propensity is mediated by energy allocation trade-offs, one might wonder why no effect of female investment on movement speed was detected. It might be because snails placed in unfamiliar environments with no resources seek to find more favourable habitat as fast as possible, independently of their energetic state. Alternatively, snails differing in albumen gland size might differ not in average movement speed, but in locomotor endurance (Llewelyn *et al.* 2010). In that case, snails investing little energy in the female function would be expected to disperse further, and over longer time periods. Effects of body size and female reproductive investment, however, cannot be considered independently, as both traits increase with age (Fig. 3). We found that, after the onset of albumen gland maturation, older snails are, on average, less likely to explore, despite the positive effect of body size

on movement ([Fig. 4](#)). Therefore, the pattern of primarily subadult dispersal observed in a few land snail species, including *Cornu aspersum* (Tomiyama & Nakane 1993; [Article 1](#)) seems to be linked to a shift of allocation towards the energetically demanding female function as snails mature, limiting the energy available to movement. Additionally, the high variability in dispersal observed even within life-history stages ([Article 1](#), [Article 3](#)), might be explained, in part, by the substantial variation in female investment existing between snails of a given age ([Fig. 3](#)). This relationship between the variation in female reproductive investment and movement propensity, associated with the existence of protandry, may have profound consequences for life history, population dynamics or mate selection of hermaphrodite land snails. In particular, given the important effect of female investment on movement, any change in the duration of the protandric phase might affect the overall “lifetime dispersal potential” of an individual; thus, variation in protandry under natural conditions need to be studied, in order to understand whether pressures favouring dispersal, such as population density, have an effect on the length on the protandric phase and the overall investment in the female function (Baeza 2007; Fromhage & Kokko 2010). Given that the most mobile snails seem to be large, male-biased individuals, this also raises questions on the maintenance of hermaphroditism in environments where high dispersal is favoured. Moreover, one might expect not only dispersers to be male-biased before and during movement, but also to be less able to synthesize albumen after immigration, given the high costs associated with mobility (e.g., Samietz & Köhler 2012). Altogether, this should make mating with immigrants less attractive for sedentary individuals. On the other hand, received sperm can be stored for long durations in helicid land snails (Gómez 2001), and there is often a first-mate sperm precedence effect in paternity success (Evanno & Madec 2007), which might make mating with (immigrant) subadults advantageous. Indications that snails choose their mate based on its size/reproductive state are scarce and contradictory (Baur 1992; Tomiyama 1996; Dillen *et al.* 2010), but in the brown garden snail, Bride and Gomot (1991) observed that large adults seem to mate preferentially with subadults. Altogether, our results illustrate how various phenotypic traits can act in complex, simultaneous and contradictory directions to influence mobility and dispersal, and confirm that studying the whole range of existing reproductive systems is needed to fully understand the complex relationships and trade-offs between dispersal strategies and reproductive strategies.

Acknowledgements

We are particularly grateful to Stéphanie Llopis, for her invaluable help in rearing and maintaining several hundred snails during the 200+ days of the experiment. We are thankful to Jean-Claude and Marie-Laure Bizette, who allowed us to collect individuals in their snail farm. Finally, we would like to thank Thomas Broquet, Marie-Agnès Coutellec, Blandine Doligez, Annie Guiller, Laurence Henry and Eric Petit, for their constructive comments on the experimental protocol, as well as Anne Lizé for her comments on a previous version of the manuscript.

Partie 3 :



Déterminants environnementaux de la dispersion

- [Article 3.](#) Density-dependence of dispersal in adults and subadults of the hermaphrodite snail *Cornu aspersum*: a discrete choice modelling approach
- [Article 4.](#) Variabilité du domaine de perception olfactive chez l'escargot petit-gris *Cornu aspersum*
- [Article 5.](#) Comportement d'exploration et domaine de perception de l'escargot *Cornu aspersum* le long d'un gradient d'urbanisation
- [Article 6.](#) Movement propensity and ability correlate with ecological specialization in European land snails: comparative analysis of a dispersal syndrome

En résumé :

- Les escargots émigrent plus fréquemment hors des habitats à haute densité de population.
- Les décisions d'immigration sont également densité-dépendantes. Cela indique que les petits-gris sont capables d'explorer et d'échantillonner plusieurs habitats potentiels, et/ou de collecter de l'information à distance.
- Les subadultes, plus sensibles à la compétition par interférence, sont plus affectés par la densité de population à l'émigration comme à l'immigration.
- L'étendue du domaine de perception olfactive du petit-gris est limitée, de l'ordre du mètre. La perception d'une ressource alimentaire dépend des autres espèces végétales présentes.
- Les petits-gris provenant de milieu urbanisés et fragmentés sont plus mobiles que ceux provenant d'habitats ruraux plus continus.
- En utilisant des méthodes phylogénétiques comparatives, nous avons mis en évidence, à l'échelle interspécifique, un lien entre spécialisation écologique et mouvement chez les escargots Helicoidea. Les espèces généralistes, dont *Cornu aspersum*, sont globalement plus mobiles que les spécialistes.

Article 3

Density-dependence of dispersal in adults and subadults of the hermaphrodite snail *Cornu aspersum*: a discrete choice modelling approach

Maxime Dahirel · Michalis Vardakis* · Armelle Ansart · Luc Madec (in preparation)

*University of Antwerp, Evolutionary Ecology Group, Antwerp, Belgium

Abstract

Dispersal movements, i.e. movements leading to gene flow, are key behaviours with important, but only partially understood, consequences for the dynamics and evolution of populations. In particular, density-dependent dispersal has been widely described, yet how its intensity and direction are determined by the interaction with individual traits, and whether density effects differ between the three steps of dispersal (emigration, transience, and immigration), remain largely unknown. Land snails are good models to study density-dependent dispersal, as they occur naturally in easy to observe aggregations, with a large range of population densities, and competition has marked effects on their growth and activity. We studied dispersal choices of *Cornu aspersum* land snails in a semi-natural landscape and analysed them using dispersal discrete choice models, a newly developed method allowing to predict dispersal decisions by considering the characteristics of all available alternatives, and their interaction with individual traits. As previously found, subadults were overall more dispersive than adults. Emigration and immigration were density-dependent: snails avoided crowded patches at both ends of the dispersal process, and subadults were more reluctant to settle into

crowded patches than adults. We also found carryover effects of release density on subsequent settlement decisions: snails coming from crowded contexts were more sensitive to density in their subsequent immigration choices. The fact that settlement decisions were informed with respect to density indicate that costs of prospecting are not as important as previously thought in land snails, and/or that snails use alternative, less costly ways to collect information, such as perception at a distance or indirect, social information (e.g., trail following). The observed density-dependent dispersal dynamics may play a role in the ability of *Cornu aspersum* to rapidly colonise frequently human-disturbed habitats around the world.

Keywords: competition · *Helix aspersa* · informed dispersal · mixed logit models · terrestrial gastropods

Introduction

Dispersal, i.e. movement leading to gene flow in space (Ronce 2007), is a key life-history trait with important consequences for the dynamics and evolution of populations, especially in changing environments (Clobert *et al.* 2012; Tesson & Edelaar 2013). It is generally defined as a three-stage process, with an emigration phase, a transient stage, and an immigration, or settlement, phase (e.g., Clobert *et al.* 2009). Broadly speaking, dispersal is a response to spatial and temporal variation in expected fitness, which arises because of the relatedness structure of populations and/or spatio-temporal heterogeneity in environmental conditions (Starrfelt & Kokko 2012a). As costs and benefits of dispersal vary between individuals and depending on environmental context (Bonte *et al.* 2012; Kisdi *et al.* 2012; Ronce & Clobert 2012), condition- and context-dependent dispersal rules are expected to evolve (Clobert *et al.* 2009). Such rules, which allow organisms to rapidly escape locally unfavourable environments, have been widely described (see Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009, 2012, for reviews). However, our understanding of condition- and context-dependent dispersal is complicated by the fact that a given causal factor may have different effects at each stage of dispersal, and interact with others in synergistic or contradictory ways (Matthysen 2012; Rémy *et al.* 2014).

Dispersal in response to changes in population density has been observed empirically in a wide variety of taxa (Baur 1993a; Matthysen 2005; Mathieu *et al.* 2010; Kuefler *et al.* 2012; Bitume *et al.* 2013) and is thought to be one of the main mechanisms of context-dependent dispersal (Bowler & Benton 2005; Enfjäll & Leimar 2009; Matthysen 2012). On one hand, dispersal allows individuals to escape from crowded habitats with high levels of competition for resources and/or mates (e.g., Marjamäki *et al.* 2013). On the other hand, an aggregation of conspecifics can indicate higher-quality habitat or the presence of potential mates (Stamps 2001; Välimäki & Itämies 2003). Furthermore, in some species, benefits from social aggregations, such as extra-pair mating opportunities or better protection from predators, can outweigh the costs of crowding (Serrano *et al.* 2005; Kim, Torres & Drummond 2009). While positive density-dependent dispersal, where dispersal increases with population density, is more frequently studied, negative density-dependent dispersal has been observed in several species (Välimäki & Itämies 2003; Matthysen 2005). The direction of the density-dependence of dispersal is expected to have important consequences for (meta-)population dynamics or the speed of range expansions (Sæther *et al.* 1999; Amarasekare 2004; Travis *et al.* 2009; Altwegg *et al.* 2013). Yet, how the direction of density-dependence is determined by individual traits, environmental quality, or their interaction, and how it changes depending on the scale considered, remains largely unknown (but see Kim *et al.* 2009; Marjamäki *et al.* 2013). The picture is further complicated when one takes into account the fact that density may have different effects at different stages of dispersal (Křivan 2008; Matthysen 2012).

Terrestrial gastropods (land snails and slugs) are good models to study the relationship between dispersal and population density, as they occur naturally in a wide range of densities (e.g., Baur 1993b), and high population densities have deleterious effects on snail activity and growth, even when resources are not limited (e.g. Dan & Bailey 1982). This interference effect is thought to be mediated by the accumulation of mucus or faeces in crowded shelters, and affects more strongly juveniles and subadults, compared to adults (Dan & Bailey 1982). On the other hand, aggregations of snails and/or slugs in a shelter may create a microclimate more favourable to their survival, and increase their probability to find a mate (Cook 2001). Additionally, snail and slug movement is extremely costly in both energy and water (Denny 1980; Luchtel & Deyrup-Olsen 2001), which may put strong constraints on

dispersal decisions (Stamps, Krishnan & Reid 2005). In the literature, studies showing positive, negative or no effects of snail density on dispersal are found with similar frequencies, but wide differences in protocols used between and within studies make generalisation difficult (see Baur 1993a, for a review). In this context, we examined the density dependence of dispersal decisions of marked *Cornu aspersum* snails in a standardized patchy landscape, covering the range of naturally occurring population densities (Selander & Kaufman 1975; Dan 1978, personal observations). The brown garden snail *Cornu aspersum* (Müller) (fam. Helicidae; syn. *Helix aspersa* Müller) is a relatively large (shell diameter at maturity: 25 to 40 mm), anthropophilous and generalist land snail (Welter-Schultes 2012). From the Mediterranean region, it has been introduced worldwide, both voluntarily, for food purposes, and accidentally (Guiller *et al.* 2012). In this species, dispersal tendency has been shown to differ between life-history stages, with subadults being more dispersive than adults ([Article 1](#)). *Cornu aspersum*, like at least several other snails and slugs, is a protandric simultaneous hermaphrodite (*sensu* Baeza 2007), with subadult individuals going through an active male phase of varying duration before adulthood (Tompa 1984; Bride & Gomot 1991; Tomiyama & Nakane 1993; [Article 2](#)).

We analysed individual snails' dispersal decisions in a semi-natural landscape using dispersal discrete choice models (DDCMs), a newly developed method which allowed us to study simultaneously in one analysis the three stages of dispersal, from emigration to immigration, and their determinants (Vardakis *et al.* submitted). We investigated whether snails differing in phenotype (either by size or by life-history stage) differed in their emigration responses to population density, and whether population density also informed settlement decisions. Contrarily to other approaches, based only on realised choices (e.g., Välimäki & Itämies 2003), dispersal discrete choice models allowed to explicitly test this hypothesis by taking into account the characteristics of all available patches, as well as potential cascading effects of departure and transience decisions on immigration choices (Clobert *et al.* 2009).

Material and Methods

Collecting and maintenance of snails

Snails were collected one month before each of the three release experiments in a large suburban population near Rennes (French Brittany, 1°47'25" W, 48°09'11" N). Only individuals whose greater shell diameter was higher than 20 mm (i.e. subadult and adult life-history stages, [Article 1](#)) were used. *Cornu aspersum* presents a determinate growth pattern (e.g. Gomot & Enée 1980): individuals having ended their somatic growth (adults) were distinguished from subadults by the presence of a reflected lip around their peristome. 630 snails were kept in controlled conditions (20°C, 80% R.H., 16:8 L: D photoperiod) before release. All snails were measured (greater shell diameter) to the nearest 0.1 mm using a vernier calliper, and individually marked on the shell using industrial grade felt tip paint markers (Henry & Jarne 2007). They were housed in polythene boxes (30 × 45 × 8 cm) covered with a plastic mesh, in groups of 10, 20, or 40 individuals (3 groups of each density per experimental session). Mean shell diameter varied between groups, ranging between 24.1 and 29.1 mm (overall mean shell size $\pm$ SD = 27.7 ± 2.8 mm), but was set up to not significantly differ between densities (ANOVA, $n = 27$ groups, $F_{2,24} = 0.59$, $p = 0.56$). To provide sufficient moisture for the snails, the bottom of each box was lined with synthetic foam kept saturated in water. Snails were fed *ad libitum* with composite snail food (cereal powder supplemented with calcium; Ets Berton, France). Boxes were cleaned and the lining changed after two weeks.

Experimental landscape setup

To study snail dispersal in semi-natural conditions, an experimental fragmented landscape was installed in a 45 × 11 m meadow, on the Beaulieu university campus, Rennes (Brittany, France; 01°38'05" W, 48°06'51" N, [Fig. 1](#)). It was composed of nine central circular patches (diameter 1 m), plus six square boundary patches (side length 0.9 m) at

the northern and southern extremities of the meadow. Patch boundaries were materialised by concrete blocks laid down on the ground. The experimental area limits were also marked by concrete blocks, with anti-hail nets laid on ground to slow down snail evasion (mesh size: 12 mm; [Article 1](#)).

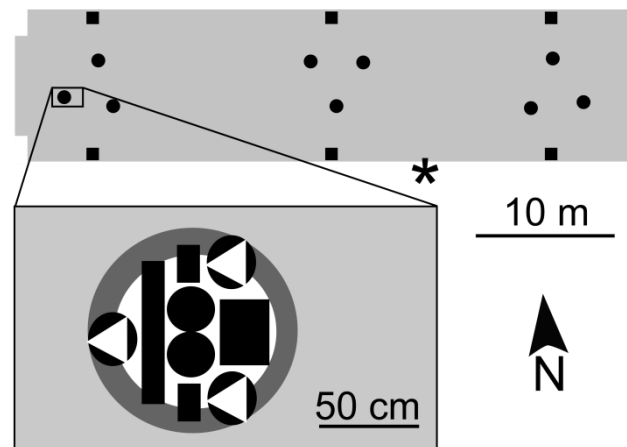


Figure 1. Top: schematic representation of the experimental landscape showing the disposition of the nine central patches where snails were released (circles) and the six boundary patches, initially empty (squares). The asterisk marks the location of the climatic probe. Bottom: schematic representation of a central patch, showing the typical repartition of shelters (black rectangles), nettles (black circles) and ivy plants (black circles with white triangles). The boundary of the patch is marked by concrete blocks circling the entire patch perimeter (dark grey). Plastic plates with composite snail food are present under shelters.

The central patches were clustered in three groups of three patches; two patches belonging to a same cluster were separated by 2.5 m (distance between patch boundaries). As the average home range of *Cornu aspersum* snails in resource-rich, low-competition environments seems to be about 1 m² (Dan 1978; Bailey 1989a), such inter-patch distances should limit the use of several patches by non-dispersing snails, while insuring the distance between two nearby patches could be travelled in one night by dispersing individuals ([Article 1](#)). Slates and hollow bricks were placed in each patch to be used as shelters, in large enough quantities to shelter about 100 individuals per patch without physical contact between snails. Nettle (*Urtica dioica* L., 2 potted plants per patch) and ivy (*Hedera helix* L., 3 potted plants per patch) fully developed plants

were added in the 9 central patches. Nettle is particularly palatable to *C. aspersum* (Iglesias & Castillejo 1999) and ivy is one of its main host plants (Stratton 1964). Helicid snails, despite being generalists, can acquire strong and relatively long-lasting feeding preferences toward given food resources after conditioning (Teyke 1995). Therefore, to account for food conditioning during the pre-release phase, and to homogenise trophic conditions between sessions, we also added 100 g of composite snail food in each patch, refilled every week, in plastic plates under the shelters. The area outside designated habitat patches was mowed monthly, to maintain it in a poor quality matrix state (maximal height 5 cm), with more than 95% of the area occupied by Poaceae (mainly *Festuca rubra* L., *Lolium perenne* L. and *Dactylis glomerata* L.) or bare soil. Brown garden snails are able to consume Poaceae, but generally avoid them (Iglesias & Castillejo 1999; Chevalier *et al.* 2001): they often represent a limited part of their diet in the wild, independently of their abundance (Iglesias & Castillejo 1999). The ground was gridded (one stake every 2 metres) to ease the recording of snail coordinates. A climatic probe (Log32 datalogger, Dostmann, Reicholzheim, Germany in a white instrument shelter) was installed at the south of the meadow to record ground-level temperature and relative humidity at hourly intervals.

Population setup and monitoring of snail dispersal

Snails were released in the experimental landscape described above in three occasions: May 29, July 9, and September 9, 2013. Each session lasted 21 days. Sessions were separated by at least two weeks, during which the matrix was mowed, remaining snails searched and removed when found, and the shelters cleaned thoroughly with water. At the beginning of each session, each of the nine boxes of snails (10, 20 or 40 snails per box $\times$ 3; see above) was randomly released in one of the 9 central patches, for a total of 210 snails per session. To limit dispersal due to translocation stress (Turchin 1998), snails were released in dry days, during the afternoon (i.e. the inactivity period), and were placed in the shelters with the synthetic foam lining, presenting familiar food, faeces and mucus odours, on which they were maintained. One hour after release, no individuals were found outside the shelters. Snails were searched for at least twice a week, in the experimental landscape itself and in a 2 m wide buffer zone around it. Searches took place during the

inactivity period, between 10 am and 5 pm. Snail locations were measured in cm (x and y coordinates) to the nearest grid markers. When a marked snail was found in the buffer zone, it was placed at the nearest point on the experimental landscape boundary.

The spatial position of snails during the last week of monitoring was used to determine their dispersal choices. Some individuals were not recaptured during the last week of monitoring (171 of 630) and were therefore not used in dispersal choice analyses as their status was uncertain. These “discarded” snails did not differ significantly from other snails in terms of mean shell size (ANOVA, $F_{1,628} = 0.3431$, $p = 0.56$) or proportion of subadults (binomial GLM, $p = 0.31$), and the proportion of “discarded” snails in a patch did not depend on its population density at release (binomial GLM, $p = 0.65$).

Statistical analyses

To determine how snail dispersal choices depend on population density and which phenotypic trait explained best observed individual differences, we built several candidate models using the Dispersal Discrete Choice Model (DDCM) framework recently developed by Vardakis *et al.* (submitted). Here we only present the main methodological elements. Discrete choice models are a type of models widely used in econometrics, and to a lesser extent, foraging ecology (e.g., May *et al.* 2010), to describe the choices made by individuals among a finite set of mutually exclusive alternatives (e.g., patches). Using individuals’ and alternatives’ attributes, the observer can build a regression model to describe the “utility” of the various alternatives. Individuals are assumed to choose the alternative that provides the maximum utility. Conditional logit models, the most commonly used discrete choice models, can be extended to mixed logit models, allowing for correlations among the error terms in utilities as well as preference heterogeneity between individuals. DDCMs are conditional (or mixed) logit models where utilities correspond to the perceived “attractiveness” of every possible dispersal destination (including the patch of origin) and where two inter-related decisions process are taken into account, namely departure and settlement. They can include a wide variety of variables, such as patch characteristics (size, habitat type, population density...),

individual traits (sex, age, body condition, natal habitat...) and variables specific to the combination individual-alternative (e.g., the distance to the patch of origin). In such models, the probability for an individual to choose a given patch is the ratio of its $e^{utility}$ to the sum of all patches' $e^{utility}$ for this individual.

In all models, the probability of choosing a given patch was assumed to be dependent of its distance to the release patch. Given the importance of weather conditions for snail activity and dispersal (Cook 2001; [Article 1](#)), we included two random effects to account for weather variations between our three sessions of observation ([Table 1](#)): we allowed for between-session variation in the distance effect, and included a random effect accounting for within-session similarity in patch choices. Starting with this basic model, we added an effect of density at release site and an effect of individual characteristics (either life-history stage or shell size). These effects were entered as interactions with distance to the release patch: we hypothesized that snails differing in terms of experienced density and/or phenotype would differ in their tendency to settle close to their release site. We considered the probability for dispersers to settle in a given patch could also be dependent on its mean density during the session (estimated using Cormack-Jolly-Seber mark-recapture models in the Rcapture package; Baillargeon & Rivest 2007). Individuals with access to information on surrounding patches can be assumed to have access to similar information on their release patch; therefore, models including this alternative-specific effect of density but no effect of release density were excluded from the candidate set on the basis on low plausibility. The most complex models also included phenotype $\times$ density interactive effects, as snails differing in terms of size, competitive ability or reproductive state could be expected to react differently to population density (e.g. Rémy *et al.* 2014), and interactions between the two main density variables, to account for potential carryover effects of release patch density on subsequent settlement choices (Cote & Clobert 2007a; Clobert *et al.* 2009). These hypotheses on dispersal choices determinants were incorporated into a set of 18 different models ([Table 2](#)). Continuous parameters (shell diameters, distances and densities) were standardized in all models, in order to increase estimability and interpretability (Schielzeth 2010).

Table 1. Mean weather during the three monitoring sessions, measured at the climatic probe placed south of the experimental landscape (see Figure 1).

	session		
	June	July	September
Mean relative humidity (%) $\pm$ S.D.	84.91 $\pm$ 10.33	74.05 $\pm$ 12.28	81.37 $\pm$ 12.20
Mean temperature (°C) $\pm$ S.D.	14.84 $\pm$ 3.02	21.24 $\pm$ 4.00	16.61 $\pm$ 3.80

Fixed parameters and random effects were estimated with Bayesian procedures using Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methods (McCarthy 2007). Analyses were done in WinBUGS version 1.4.3 (Lunn *et al.* 2000), and R version 3.0.3 (R Development Core Team 2014), using the R2WinBUGS package (Sturtz, Ligges & Gelman 2005) to link the two programs. We used independent non-informative normal prior distributions for the fixed model parameters, and independent gamma prior distributions, with scale and shape equal to 0.5, for the variances of random effects. For each model, two MCMC chains of 200 000 samples were generated, with a thinning rate of 0.1 and the first 100 000 samples discarded as burn-in when computing the final estimates. Candidate models were compared using the Deviance Information Criterion (DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002), and their performance assessed using two goodness-of-fit procedures presented in Vardakis *et al.* (submitted). We calculated for each individual the probability assigned by the model to its observed choice, examined the distribution of these probabilities for all individuals, and compared it to the average probability of 1/15 expected under a null model without any information on individual choices, using Kolmogorov-Smirnov tests. We also compared the observed and predicted frequency of individuals assigned to each of the 15 patches from each of the 9 starting patches, using linear regressions.

Results

All models had good predictive abilities at the population and patch levels, with R^2 for the patch-level regressions being ≥ 0.95 in all models (Table 2, [Supplementary Figure 1](#)).

Table 2 (starts next page). Performance of the 18 candidate Dispersal Discrete Choice Models in predicting brown garden snails' dispersal choices. Models are ranked by increasing Deviance Information Criterion (DIC) values, the model with the lowest DIC being considered the best. pD

is the estimated number of effective parameters. $\eta[\text{session}]$ refers to the random effect of session. "density_{release}" and "density_{settle}" refer to the snail density experienced prior to departure, and to the alternative-specific mean snail density, respectively. "Correctly classified" values are the proportion of snails correctly assigned to their observed choice. "Observed probability" is the average probability assigned by the model to the observed choice, with 0.067 (1/15) being the probability assigned by an uninformative, uniform model. "Patch-level fit" refers to a linear regression of predicted versus observed frequencies of choices (see [supplementary Figure 1](#)).

	Model (U = patch utility)	DIC (pD)	Observed probability	Patch-level fit (Intercept, Slope, R ²)
1	U = distance + stage_{subadult} * distance + density_{release} * distance + stage_{subadult} * density_{release} * distance + density_{settle} + stage_{subadult} * density_{settle} + density_{release} * density_{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	859.941 (12.107)	0.58	-0.05, 1.01, 0.96
2	U = distance + stage _{subadult} * distance + density _{release} * distance + stage _{subadult} * density _{release} * distance + density _{settle} + stage _{subadult} * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	862.273 (11.081)	0.58	-0.01, 1.00, 0.96
3	U = distance + stage _{subadult} * distance + density _{release} * distance + density _{settle} + stage _{subadult} * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	862.776 (10.175)	0.59	-0.10, 1.03, 0.96
4	U = distance + stage _{subadult} * distance + density _{release} * distance + density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	864.463 (9.237)	0.58	-0.04, 1.01, 0.96
5	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + density _{settle} + density _{release} * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	869.144 (10.192)	0.59	-0.2, 1.05, 0.96
6	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	870.527 (9.170)	0.59	-0.11, 1.03, 0.96
7	U = distance + density _{release} * distance + density _{settle} + density _{release} * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	872.179 (9.182)	0.58	-0.07, 1.02, 0.96
8	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + shell size * density _{release} * distance + density _{settle} + shell size * density _{settle} + density _{release} * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	872.896 (12.081)	0.59	-0.15, 1.04, 0.96
9	U = distance + density _{release} * distance + density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	873.72 (8.163)	0.57	-0.02, 1.01, 0.96
10	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + shell size * density _{release} * distance + density _{settle} + shell size * density _{settle} + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	874.225 (11.090)	0.59	-0.12, 1.04, 0.96
11	U = distance + stage _{subadult} * distance + density _{release} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	881.556 (8.341)	0.59	-0.13, 1.04, 0.95
12	U = distance + stage _{subadult} * distance + density _{release} * distance + stage _{subadult} * density _{release} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	882.67 (9.258)	0.59	-0.11, 1.03, 0.95
13	U = distance + stage _{subadult} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	887.443 (7.459)	0.61	-0.09, 1.03, 0.96
14	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	888.511 (8.323)	0.60	-0.21, 1.06, 0.95
15	U = distance + shell size * distance + density _{release} * distance + shell size * density _{release} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	890.663 (9.351)	0.60	-0.19, 1.06, 0.95
16	U = distance + density _{release} * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	892.364 (7.326)	0.59	-0.11, 1.03, 0.95
17	U = distance + shell size * distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	893.216 (7.506)	0.62	-0.34, 1.10, 0.95
18	U = distance + $\eta[\text{session}]$ * distance + $\eta[\text{session}]$	897.915 (6.497)	0.60	-0.26, 1.08, 0.95

Predictions at the individual level were less precise: while the average probability of the observed choice was ≥ 0.58 in all cases (i.e. better than the null probability of 1/15, Kolmogorov-Smirnov tests, $p < 0.05$) and models with individual-specific traits performed better than models with only alternative-specific traits, the maximal utility was always assigned to the sedentary choice, even in dispersing snails. Models with shell size as an individual-specific effect were always outperformed by their equivalents using life-history stage (adult/subadult; see for instance model 1 vs. model 8 in [Table 2](#)), and models excluding either stage, density prior to release or snail density of alternatives tended to perform poorly ([Table 2](#)). Based on DIC values, the best model was the most complex one, including effects of density both on departure and settlement decisions, as well as effects of life-history stage (adult/subadult) and density $\times$ stage interactions ([Table 3](#)).

Table 3. Posterior parameter estimates (mean $\pm$ standard deviation and 95% credible intervals) for the best model in [Table 1](#). σ^2_d and σ^2_α are the random effects variances related to session variation on the distance effect and on the actual choice, respectively. Estimates are taken from 200 000-samples MCMC runs, with the first 100 000 samples discarded as burn-in and a thinning rate of 0.1.

Parameter	Mean	S.D.	95% Credible Interval	
			2.50%	97.50%
distance	-7.48	1.35	-10.40	-5.08
stage _{subadult} *distance	2.30	0.60	1.17	3.51
density _{release} *distance	1.55	0.58	0.45	2.73
stage _{subadult} *density _{release} *distance	-0.93	0.62	-2.20	0.25
density _{settle}	-0.24	0.16	-0.56	0.06
stage _{subadult} *density _{settle}	-0.56	0.23	-1.02	-0.12
density _{release} *density _{settle}	-0.23	0.11	-0.45	-0.02
σ^2_d	17.03	39.7	2.46	71.67
σ^2_α	38.25	89.44	5.31	162.21

There was high variance both for the random effect of session on distances and its effect on actual choices ([Table 3](#)), indicating important between-session variation in dispersal distances and dispersal decisions. This is supported by observations: observed mean dispersal distances ($\pm$ S.E.) were 2.5 ± 0.25 , 0.24 ± 0.11 and 1.95 ± 0.39 m in June, July and

September respectively. Based on the best model, dispersal choices were strongly distance-dependent ([Fig. 2](#)), and this decrease in settlement probability with distance was dependent on both individual traits and patch context. Indeed, subadults dispersed on average further from their release patch than adults, as did snails coming from high-density patches compared to individuals coming from low-density patches ([Fig. 2](#)). However, the maximal utility, independently of density and stage, was always assigned to the sedentary choice.

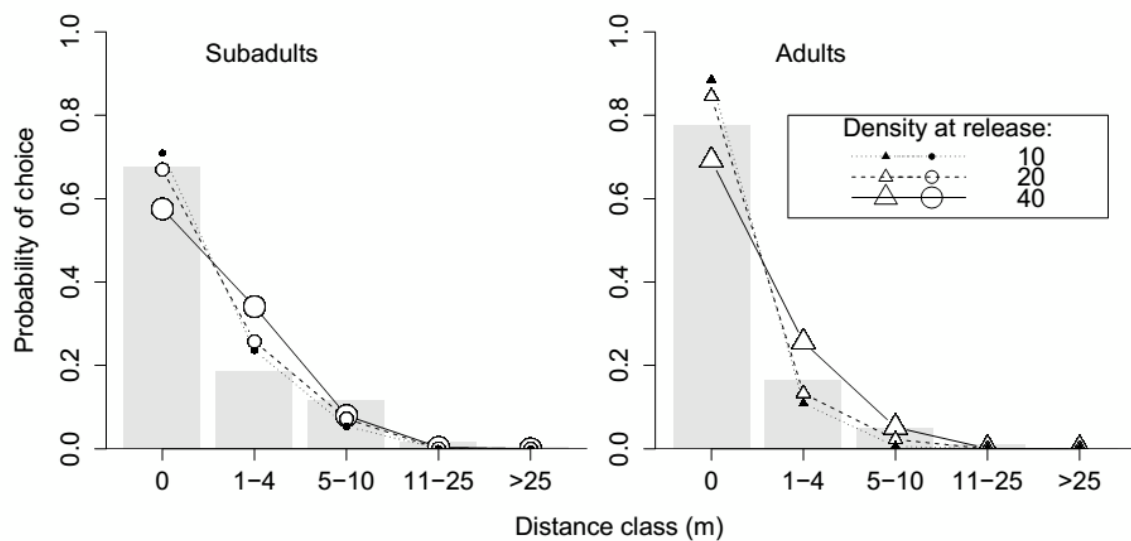


Figure 2. Probability that snails choose a patch among the 16 available, as a function of distance from the release patch, life-history stage and release patch density (observed values: grey bars; predicted values: black symbols and lines; circles: subadults; triangles: adults; the size of the symbol increases with release patch density). Predicted values are based on the best model, with the population density of all patches except the release patch set to the mean density (9.05 snails/patch; for the effect of target patch density, see [Fig. 3](#)); data from the three monitoring sessions are pooled, and predictions based on fixed effects only.

Regarding settlement decisions of individuals that left their release patch, there were complex interactions between the mean snail density of alternatives, the density experienced before release and the life-history stage ([Fig. 3](#)). Overall, low-density patches had higher utilities, and were therefore more likely to be chosen, than more crowded patches, distance to the release site being equal. Based on the best model, this density effect was stronger in subadults than adults, and was also dependent on the density experienced prior to release: the difference of utility between low-density and high-density patches was stronger in snails coming from more

crowded contexts ([Fig. 3](#)). However, models without either stage×density or density_{release}×density_{settle} interactions still had good DIC values (models 2 and 3; [Table 1](#)), indicating they were not as well supported by data as other effects.

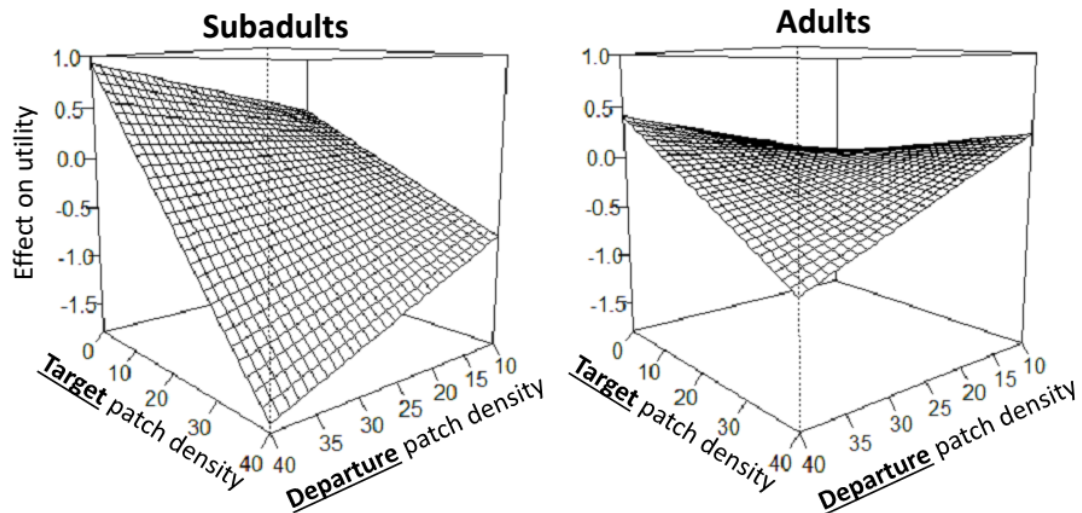


Figure 3. Predicted effect of population density on target patch utility, distance to the release patch being held equal, based on the best model (left: subadults, right: adults).

Discussion

Using recently developed dispersal discrete choice models and a semi-natural standardised landscape, we were able to show that not only emigration, but also immigration decisions were density-dependent, with snails avoiding crowded patches at both ends of the dispersal process ([Table 3](#)). Subadults tended to disperse further than adults ([Fig. 2](#); [Table 3](#)), and appeared to be more sensitive to population density in their settlement decisions ([Fig. 3](#)). There was also important seasonal variation in dispersal distances, probably linked to weather variation ([Table 1](#)), in line with previous results in *Cornu aspersum* ([Article 1](#)) and in the invasive snail *Xeropicta derbentina* (Aubry *et al.* 2006). Indeed, many characteristic traits of land snails (such as ectothermy, abundant use of water for mucus production, or their permeable integument) make them particularly sensitive to weather variations (Cook 2001); average

dispersal distances were at their lowest level in July, the driest and hottest of the three monitoring periods ([Table 1](#)).

Positive density-dependent emigration is generally interpreted as a response to increased competition and decreased fitness prospects, either due to direct depletion of resources or interference effects (Bowler & Benton 2005; Matthysen 2005; Marjamäki *et al.* 2013, among numerous others). In our setup, resource depletion effects were controlled by regular refill of food trays; thus, interference competition, potentially mediated by mucus or faeces accumulation (Dan & Bailey 1982), seems to be the main determinant of density-dependent emigration in *Cornu aspersum*. We found that, at all densities, subadult snails were more likely to leave their release patch, in line with previous results (Tomiyaama & Nakane 1993; [Article 1](#)). Subadults differ mainly from adults in terms of body size and investment in female reproduction, the latter being the main determinant of patch-leaving propensity ([Article 2](#)). This is confirmed here, as models using size as a phenotypic variable were consistently outperformed by models using stage ([Table 2](#)), meaning size was not the main trait explaining the dispersal differences between subadults and adults. We expected subadults and adults to react differently to an increase in population density, as the balance between costs and benefits of dispersal in response to density would differ between the two life-history stages. While emigration was positively correlated with population density at both stages, settlement decisions of subadults were more sensitive to population density ([Fig. 3](#)). On the one hand, costs of settling in high-density habitats should be lower in adults, as they are less sensitive to intraspecific competition (Dan & Bailey 1982). On the other hand, high population density also indicates the presence of available mates: in the related snail *Arianta arbustorum*, the frequency of multiple matings increases with population density (Kupfernagel, Rusterholz & Baur 2010). In gonochoric species, the interaction of competition for resources, competition for mates, and attraction towards potential partners leads to between-sex differences in dispersal sensibility to density (Marjamäki *et al.* 2013; Hovestadt *et al.* 2014). In protandric hermaphrodite species, such as *Cornu aspersum*, the picture is expected to be more complex; how this peculiar reproductive system influences dispersal decisions of male-biased subadults and hermaphrodite adults needs to be studied extensively, but our results suggest that in the former, competition has a stronger effect on dispersal than attraction towards mates.

Individuals are expected to make informed dispersal decisions, which maximize their fitness prospects (Clobert *et al.* 2009; Enfjäll & Leimar 2009; Bocedi *et al.* 2012). However, information acquisition is generally incomplete, and dispersal decisions expected to be disproportionally based on current patch quality, especially when it is difficult or costly to acquire information on other patches (Doligez *et al.* 2002; Bowler & Benton 2005; Matthysen 2012). Therefore, we expected snails to make informed emigration decisions based on density at their patch of origin, but to make random settlement decisions relative to density (Křivan 2008). Contrary to the latter expectation, snails settlement decisions were density-dependent, which raises questions on how snails manage to obtain information on distant patches. Perceptual abilities in snails have been understudied in natural conditions (Speiser 2001), but anecdotal evidence suggests that snails are able to detect patches at distances comparable to their dispersal distances. *Cornu aspersum* snails picked from a familiar habitat and released into a unfamiliar one were able to find their way back if released 5 m from their capture site, while virtually no snails released 20 m from their capture site found their way back (Dunstan & Hodgson 2014). In a related species, *Helix pomatia*, snails are able to find their way to recurrent spring/winter shelters, even when they are not visited during the remainder of the year (Lind 1990). However, these examples are based on reorientation towards a known habitat, on which individuals previously acquired information, and not on orientation towards unfamiliar patches. Nonetheless, the fact that gastropods are able to detect odours emitted by conspecifics (Farkas & Shorey 1976; Chase *et al.* 1978; Jordaens *et al.* 2003), or the alteration in plant odours caused by herbivory (Orrock 2013), might explain how snails are able to make informed settlement decisions relative to conspecific density, despite the potentially high costs of exploratory movements. It is possible, on the other hand, that energetic and water movement costs in land snails are not as limiting as commonly thought. Previous experiments showed that even sedentary snails/slugs (i.e. individuals returning to their shelters every night) can travel over large distances while searching for food (Dan 1978; Rollo & Wellington 1981; Lind 1990). In *Cornu aspersum*, movements of up to 10 m in one night have been observed ([Article 1](#)), which would allow snails, in fragmented environments, to explore several colonies over the course of a few nights (Selander & Kaufman 1975; Dan 1978). Additionally, the use of indirect, social information may help reduce these costs (Cote & Clobert 2007b; Chaine *et al.* 2013). In snails, which move

by crawling on a mucus trail they secrete, the chemical composition, number or direction of trails produced by immigrants or emigrants might cue potential dispersers on the direction and quality of nearby patches (Ng *et al.* 2013). When both emigration and settlement are informed, actively moving dispersers are predicted to “move on” if they encounter a low quality/ high density patch, instead of settling in the first patch encountered, until they find a suitable site in terms of population density and/or until cumulated costs of dispersal become too high (Poethke, Gros & Hovestadt 2011; Bitume *et al.* 2013). Therefore, in a given environment, individuals more sensitive to population density should be expected to settle further, on average. Indeed, in *Cornu aspersum*, groups of individuals (stage $\times$ release density) whose patch utilities were the least influenced by target patch density were the most sensitive to the distance between the departure patch and the target patch, leading to a negative correlation between the two effects (Fig. 4).

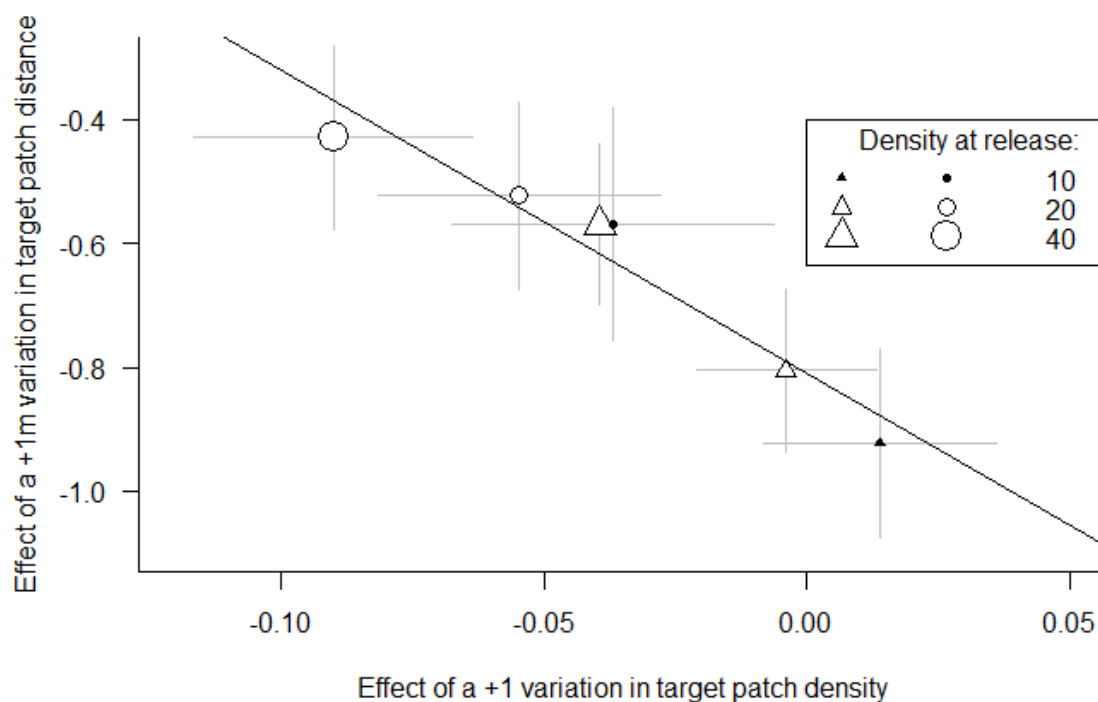


Figure 4. Comparison of the effects ($\pm$ 95% credible intervals) of distance from release patch and mean population density on the predicted utilities of target patches (circles: subadults; triangles: adults; the size of the symbol increases with release patch density). The equation for the regression line is $y = -0.81 - 4.92x$ ($n = 6$, $F_{1,4} = 53.8$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.91$).

We also found support for a carryover effect of release patch density on further settlement decisions: snails dispersing away from crowded patches were more likely to settle in low-density patches (Fig. 3). Literature on breeding habitat selection shows evidence for cascading effects of several natal habitat features on subsequent habitat choices (Davis 2008). However, carryover effects of departure patch density, despite their potential ubiquity and consequences on population dynamics, are much less described (Cote & Clobert 2007a; Clobert *et al.* 2009). High densities may have persistent effects on the morphology, physiology of snails (Dan & Bailey 1982; Moran 1989), with consequences on both emigration decisions and immigration success (Benard & McCauley 2008; Clobert *et al.* 2009). If snails dispersing at high densities form a different subset of the population than snails dispersing from less crowded patches, different decisions during settlement are to be expected (Cote & Clobert 2007a). Here, snails leaving crowded patches because of competition might be competitively inferior, and therefore less able to insert themselves in other crowded patches. Independently of the underlying cause, these carryover effects of release density may contribute to accentuate the effects of population density on dispersal and population dynamics, as they increase the contrast in responses between snails coming from different contexts. Additionally, this result shows that our understanding of dispersal will not only benefit from research on how information is acquired, but also on how long acquired information can affect subsequent behavioural decisions.

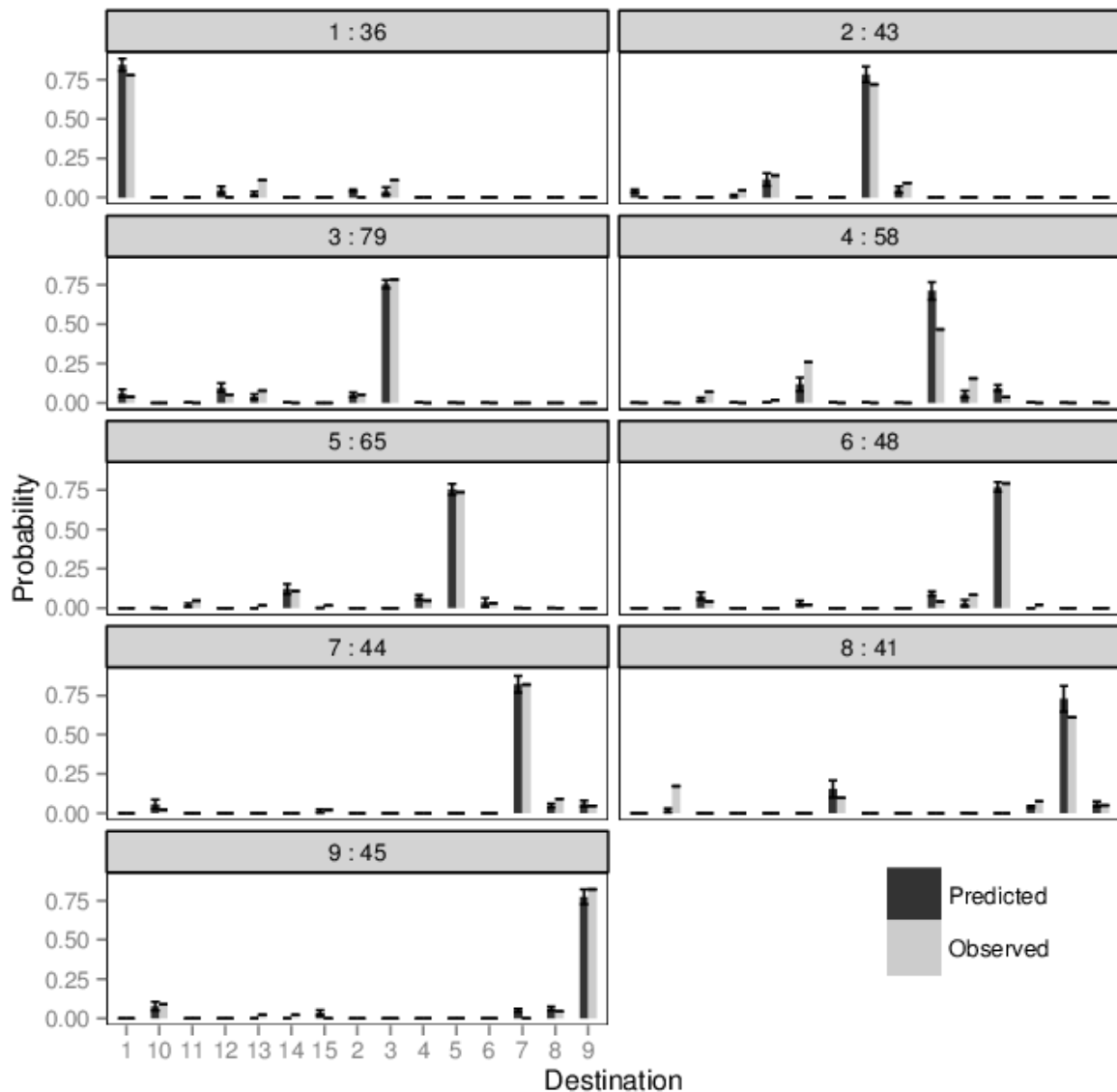
Dispersal discrete choice models explicitly consider dispersal as a three-step process with potentially different causations at each step, while allowing for cascading effects between steps (Vardakis *et al.* submitted). These features have repeatedly been considered necessary to make accurate inferences and predictions on dispersal and its consequences, especially when considering individual heterogeneity (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009, 2012; Baguette *et al.* 2013; Palmer, Coulon & Travis 2014). Using DDCMs, we were able to make good population-level predictions on *Cornu aspersum* snails' dispersal, and to unravel differences between life-history stages in their response to density, as well as carry-over effects of origin patch density on subsequent settlement decisions. DDCMs also allows us to rank the different determinants of dispersal choices (here, distance vs. density), based on their relative effects on patch utility. Indirectly, our lack of success at individual-level prediction, the maximal utility being always assigned to the sedentary

choice, also confirms the importance of individual traits and variability in realised dispersal choices (Ronce & Clobert 2012). Further research is needed to investigate the reproductive success of dispersers under various density contexts (Bonte *et al.* 2014), especially in subadult dispersers, which are more likely to settle in low density, or even empty patches. Additionally, there are indices that snails could also respond to increased density by entering dormancy (Oosterhoff 1977; Dan & Bailey 1982). DDCMs could prove a suitable framework to test a potential dispersal/dormancy trade-off (Buoro & Carlson 2014), and its relationship with density, as dormancy can simply be modelled as another alternative within the choice set. Finally, given the links between density-dependent dispersal and colonisation processes (Sæther *et al.* 1999; Amarasekare 2004; Travis *et al.* 2009; Altwegg *et al.* 2013), the role of density-dependent dispersal dynamics in the ability of *Cornu aspersum* to rapidly colonise frequently human-disturbed habitats around the world needs to be investigated.

Acknowledgements

We would like to thank Youn Henry and Alexandre Mounier, who participated in fieldwork. Protocol was greatly improved by comments from Thomas Broquet, Marie-Agnès Coutellec, Blandine Doligez, Annie Guiller, Laurence Henry and Eric Petit. We are grateful to the University of Rennes 1 for allowing us to use part of the Evenière park, and to Thierry Fontaine and Fouad Nassur for their precious help in preparing and maintaining the experimental meadow.

Electronic supplementary material



Supplementary Figure 1. Average observed (light grey) and predicted probabilities of choice (dark grey; mean $\pm$ SD) for every departure patch/destination combination, based on the best model (Table 2). Results for each patch are averaged over the three sessions of monitoring. Panel headers indicate for each departure patch the number of individuals whose dispersal choices have been recorded, with the three sessions pooled together.

Article 4

Variabilité du domaine de perception olfactive chez l'escargot petit-gris *Cornu aspersum*

Maxime Dahirel · Hanna Cholé · Alice Séguret · Luc Madec · Armelle Ansart (en préparation)

Résumé

Le succès de dispersion des animaux dépend en partie de leur domaine de perception, c'est-à-dire de la distance jusqu'à laquelle ils peuvent s'informer sur leur environnement. Nous avons étudié en conditions contrôlées comment le domaine de perception olfactif d'escargots petits-gris (*Cornu aspersum*) variait en fonction du type de stimulus proposé : une plante appétente, un mélange de plantes répulsives, un mélange des deux types de plantes ou un indice de présence de conspécifiques. Les mouvements tentaculaires ont également été observés afin de tester leur lien avec la perception olfactive. Les petits-gris s'orientent préférentiellement vers le patch d'ortie (plante appétente) et s'éloignent des plantes répulsives, si ces stimuli sont placés à moins de 40 cm de leur point de départ. Ni le mélange de plantes appétentes et répulsives, ni la présence de mucus de conspécifiques n'influencent significativement l'orientation des individus aux distances étudiées. Aucun lien concluant n'est détecté entre mouvements tentaculaires et domaine de perception. Ces résultats montrent que les escargots petits-gris sont capables de détecter à distance des ressources potentielles de relativement petite taille et d'évaluer leur qualité, permettant de limiter des mouvements d'exploration coûteux. Ces données pourront permettre de mieux comprendre le comportement de *C. aspersum* en paysage très hétérogène, en relation avec sa capacité à coloniser une large gamme d'habitats anthropisés et fragmentés.

Mots-clés : détectabilité · dispersion · *Helix aspersa* · mouvements tentaculaires · orientation

Introduction

Le domaine de perception, défini comme « la plus grande distance à laquelle l'individu détecte un stimulus », représente la fenêtre d'informations sur son environnement à laquelle un individu a accès (Lima & Zollner 1996; Olden *et al.* 2004). La réponse des animaux à l'hétérogénéité de leur environnement dépend de l'étendue de l'information sur celui-ci (Lima & Zollner 1996; Olden *et al.* 2004; Delgado *et al.* 2014). Le domaine de perception influence ainsi les comportements de dispersion et d'exploration, et par là même la connectivité effective des milieux fragmentés (Pe'er & Kramer-Schadt 2008). L'étendue du domaine de perception n'est pas fixe, mais dépend par exemple des caractéristiques physiques de l'environnement (Olden *et al.* 2004), du type et de la taille du stimulus considéré (Andersson, Löfstedt & Hambäck 2013) et de la modalité sensorielle considérée (visuelle, olfactive... ; Öckinger & Van Dyck 2012).

Les précédentes recherches se sont généralement focalisées sur des domaines de perception visuelle (Lima & Zollner 1996; Flaherty *et al.* 2008; Auburn, Bull & Kerr 2009). Toutefois, chez de nombreux animaux comme les punaises (Schooley & Wiens 2003) ou les papillons (Öckinger & Van Dyck 2012; Andersson *et al.* 2013), l'olfaction joue un rôle important pour l'orientation. L'escargot petit-gris *Cornu aspersum* (Müller) (syn. *Helix aspersa*, Gastropoda : Helicidae) représente un modèle intéressant pour l'étude du domaine de perception olfactive et de son impact sur les mouvements. En effet, cette espèce anthropophile est capable de coloniser des habitats très fragmentés (Selander & Kaufman 1975; Kerney & Cameron 1999; [Article 5](#)), malgré un coût du mouvement très élevé (Denny 1980). On peut s'attendre à ce que la capacité à détecter efficacement conspécifiques et ressources alimentaires à distance joue un rôle majeur dans sa persistance en milieux fragmentés (Baguette & Van Dyck 2007). Sa taille relativement petite ($\pm 30\text{mm}$), la lenteur de ses déplacements ([Articles 1, 2, 3](#)) ainsi que son régime généraliste (Gallois & Daguzan 1989; Falkner *et al.* 2001) en font un animal facilement utilisable pour l'expérimentation en laboratoire. Leurs capacités visuelles

étant faibles (Hamilton & Winter 1984), les Gastéropodes terrestres utilisent surtout leurs capacités olfactives pour s'orienter (Gelperin 1974; Farkas & Shorey 1976). De plus, ces escargots abaissent de façon caractéristique leurs tentacules olfactifs à proximité d'un stimulus alimentaire auquel ils ont précédemment été conditionnés (Peschel *et al.* 1996). Ce comportement, encore mal compris, pourrait être un indicateur de la perception d'un stimulus. Contrairement aux comportements d'orientation généralement utilisés pour mesurer le domaine de perception (Fletcher *et al.* 2013), un tel indicateur permettrait de séparer la perception au sens strict d'un stimulus de la décision de se déplacer, qui dépend en plus du phénotype de l'individu, de son expérience ou de l'attractivité du stimulus (Bianchi, Schellhorn & Van Der Werf 2009; Articles [2](#), [3](#)).

Nous avons étudié ici, en conditions contrôlées, le domaine de perception olfactif d'escargots petits-gris exposés à différents types de stimulus. Deux types de plantes de qualité différente ont été testés seules ainsi qu'en mélange, les habitats fréquentés par *Cornu aspersum* étant en effet rarement monospécifiques (Kerney & Cameron 1999; Iglesias & Castillejo 1999). Plusieurs études ont montré que les escargots Hélicidés (dont *C. aspersum*) sont capables de détecter et de s'orienter à faible distance ($\leq 15\text{-}20$ cm) vers des ressources alimentaires (Farkas & Shorey 1976; Teyke 1995; Peschel *et al.* 1996; Ungless 2001), mais leur comportement à de plus grandes distances est inconnu. Les petits-gris étant capables de baser leurs décisions de dispersion sur la présence de conspécifiques ([Article 3](#)), nous avons également examiné le comportement d'escargots exposés à des indices de présence de conspécifiques. Enfin, les mouvements des tentacules olfactifs ont été analysés, afin de définir leur rôle dans le cadre de la détection olfactive.

Matériel et méthodes

Collecte et élevage des escargots

250 escargots petit-gris (diamètre > 25 mm, moyenne $\pm$ erreur standard = $30,3 \pm 0,2$ mm) ont été récoltés dans des populations suburbaines aux

alentours de Rennes (Bretagne, France ; $n = 160$, $48^{\circ}09'11''\text{N}$, $1^{\circ}47'25''\text{W}$) et dans un élevage extensif ($n=70$, $48^{\circ}11'16''\text{N}$, $01^{\circ}42'26''\text{W}$), au début des mois d'avril 2013 et 2014, période correspondant à leur sortie d'hibernation (Dan 1978). Ils ont été maintenus en conditions contrôlées ($20 \pm 2^{\circ}\text{C}$, $80 \pm 5\%$ d'humidité relative, 16L : 8D), et en photopériode inversée (début de la scotophase à 10:00). Les escargots ont été placés (≈ 5 individus/ dm^3) dans des enceintes en plastique recouvertes d'un filet rigide et dont le fond était couvert de mousse synthétique saturée en eau. Ils ont d'abord été nourris pendant une semaine avec une farine de céréales enrichie en calcium (marque Hélinove, Ets Berton, France), afin de leur permettre de reconstituer leurs réserves rapidement. Les escargots étaient ensuite nourris *ad lib* de feuilles d'orties fraîches (*Urtica dioica* L.), espèce pour laquelle les escargots ont une préférence marquée (Iglesias & Castillejo 1999), et disposaient également d'1 g d'un mélange commercial de plantes répulsives pour les Gastéropodes terrestres (marque Royalfleur, France), remplacé en même temps que l'ortie.

Protocole expérimental

Quatre types de stimuli (et un contrôle) ont été proposés aux escargots. Les trois premiers stimuli étaient composés de 25 g d'orties, 25 g de plantes répulsives ou d'un mélange contenant 25 g d'orties et 25 g de plantes répulsives. Cette quantité (25 g) correspond à la masse du plus petit patch d'orties que les petits-gris peuvent rencontrer après la sortie de l'hibernation en conditions naturelles dans la région d'étude (environ $8 \times 10 \times 40$ cm). Un dernier groupe a été exposé à un morceau de mousse synthétique ($10 \times 10 \times 0,5\text{cm}$) imprégné de mucus de *Cornu aspersum*, utilisé comme indice de présence de conspécifiques. Le mucus était obtenu en frottant le pied d'un à trois escargots sur la mousse, afin de recouvrir celle-ci complètement et de façon uniforme (Chase *et al.* 1978). Les feuilles étaient coupées et les patches de mucus préparés immédiatement avant les suivis.

Les individus à tester ont été placés en isolement dans des boîtes cylindriques de 10 cm (diamètre) $\times$ 5,5 cm (hauteur) dont le fond était recouvert d'un tapis de mousse humidifiée. Pour les traitements à base de plantes, un échantillon du stimulus testé (une feuille d'ortie, une feuille de

chaque espèce du mélange de plantes répulsives, ou les deux) leur était présenté jusqu'à observation de traces de consommation (fèces colorées, traces de consommation sur les feuilles). Ceci garantissait que chaque individu ait consommé au moins une fois le stimulus testé, un prérequis pour la reconnaissance olfactive des aliments chez les escargots Hélicidés (Teyke 1995; Peschel *et al.* 1996). Les individus ont ensuite été maintenus à jeun pendant 16 à 24 h avant les suivis comportementaux.

192 escargots ont été testés individuellement dans une salle de 150 × 185 × 220 cm ($20 \pm 2^\circ\text{C}$, $80 \pm 2\%$ d'humidité relative) ventilée entre chaque journée, et un seul type de stimulus était testé par jour. Le stimulus était placé dans la salle au moins une heure avant le début des expériences et les observations effectuées en l'absence de mouvement d'air. Chaque stimulus était placé dans une boîte en plastique (18 × 11 × 11cm) à différentes distances d des individus (10, 20, 40, 60 cm pour les stimuli végétaux et 10, 20, 40cm pour les indices de présence de conspécifiques). Une boîte en plastique vide était utilisée comme contrôle. Chaque combinaison stimulus × distance a été testée sur 9-11 individus, pour un total de 192 escargots. Tous les individus ont été observés sous lumière rouge, que les petits-gris ne peuvent pas percevoir (Chernorizov *et al.* 1994), simulant ainsi la période d'activité nocturne.

Chaque individu a été placé sur un carré de mousse saturé en eau, perpendiculairement au stimulus, de façon à ce que celui-ci se trouve aléatoirement à sa droite ou à sa gauche. Ce carré de mousse était changé entre chaque individu. Les escargots étaient maintenus sous un couvercle opaque de 6 cm (diamètre) × 4 cm (hauteur) pendant une minute avant d'être suivis, afin de les habituer au dispositif (Fletcher *et al.* 2013). Le comportement de chaque escargot a ensuite été observé pendant 10 min, ou jusqu'à ce qu'il s'éloigne de plus de 10 cm de son point de départ (orientation initiale ; Goodwin *et al.* 1999), grâce à une caméra située au-dessus du dispositif expérimental (Hercules® Webcam Deluxe, 3 images capturées/min), et les images analysées en utilisant le logiciel ImageJ (Abramoff *et al.* 2004). L'angle α entre la direction prise par l'individu (du point de départ au point de sortie d'un cercle de 10 cm ; [Figure 1](#)) et la direction attendue en cas de détection du stimulus positif (du point de départ au stimulus) a été mesuré.

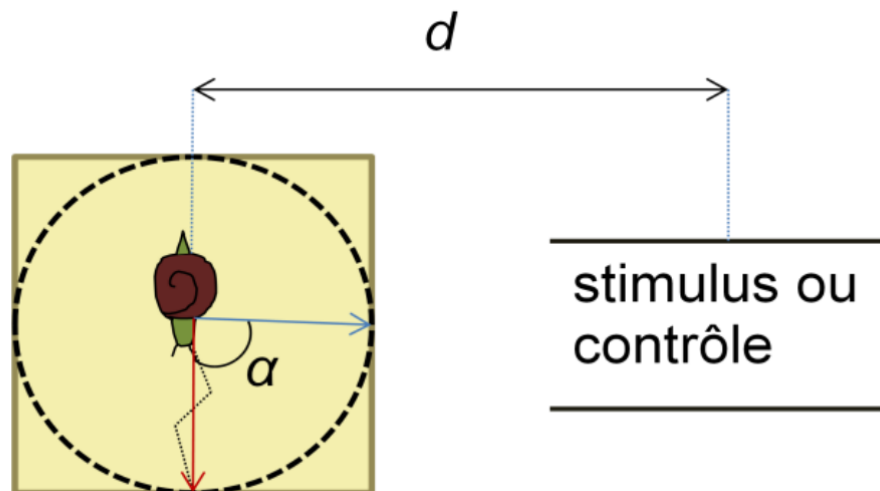


Figure 1. Schéma du dispositif expérimental vu du dessus. L'escargot était placé sur un carré de mousse humidifiée à une distance d du stimulus ou du contrôle. L'angle d'orientation α est l'angle séparant la direction choisie (flèche rouge) de la direction attendue (flèche bleue) en cas de détection d'un stimulus positif.

En parallèle, les mouvements tentaculaires d'un sous-échantillon (39 individus contrôles, 40 individus exposés aux orties) ont été enregistrés en utilisant une seconde caméra (Microsoft® LifeCam VX-1000, 24 images/seconde) placée latéralement. Un abaissement tentaculaire était compté comme « valide » à partir du moment où au moins un tentacule était pointé vers le sol (Ungless 2001).

Analyses statistiques

Tous les tests et analyses ont été effectués avec le logiciel R (version 3.1.1 ; R Development Core Team 2014). Le domaine de perception en présence de différents stimuli a été déterminé en utilisant la méthode de Fletcher *et al.* (2013). Celle-ci permet de calculer la détectabilité d'un stimulus placé à une distance donnée, définie comme la différence entre la réponse moyenne mesurée en présence du stimulus d'intérêt et la réponse en présence d'un contrôle. La distance où la détectabilité devient non significativement différente de zéro, c'est-à-dire la distance à laquelle le signal ne peut plus être distingué du bruit, correspond à la limite du domaine de perception. La détectabilité peut prendre des valeurs positives

comme négatives, le second cas de figure correspondant, pour des réponses de type « angle d'orientation », à un stimulus répulsif.

Les mesures d'orientation ont été placées sur une échelle allant de 0 à 1, 0 correspondant à la direction opposée au stimulus et 1 à la réponse attendue en cas de détection du stimulus, en utilisant la transformation $\alpha_{\text{transformé}} = (180 - |\alpha|)/180$. En se basant sur les outils développés dans le cadre de la théorie de la détection du signal, Fletcher *et al.* (2013) dérivent les valeurs de détectabilité à partir de modèles linéaires de formule : réponse ~ stimulus + distance + stimulus × distance. De plus, ils recommandent d'entrer la distance au stimulus comme un facteur dans le modèle, afin de pouvoir prendre en compte des réponses non-linéaires. Nous avons testé trois modèles linéaires différents : (i) avec la distance en facteur, (ii) avec la distance comme variable continue, (iii) avec log(distance) comme variable continue, afin de pouvoir prendre en compte une diminution de l'effet de la distance avec l'éloignement. Ces trois modèles ont ensuite été classés en utilisant l'AICc comme critère de décision, le modèle avec le plus faible AICc étant considéré comme le meilleur (Burnham & Anderson 2002). Sur la base de ce meilleur modèle, les valeurs de détectabilité (et leurs intervalles de confiance à 95%) ont ensuite été calculées pour chaque stimulus et à chaque distance en utilisant le package "contrast" (version 0.19; Kuhn *et al.* 2013).

Résultats

Mesures d'orientation

En se basant sur l'AICc, le meilleur des trois modèles est celui dans lequel log(distance) est utilisé pour modéliser l'effet de l'éloignement au stimulus ([Table supplémentaire 1](#)). Sur la base de ce modèle, les individus s'orientent significativement en direction d'un stimulus « ortie » et dans la direction opposée à un stimulus « plantes répulsives » jusqu'à une distance comprise entre 20 et 40 cm ([Fig. 2](#)). Il n'y a en revanche pas d'effet significatif de la présence de mucus ou d'un mélange orties + plantes répulsives sur l'orientation ([Fig. 2](#)).

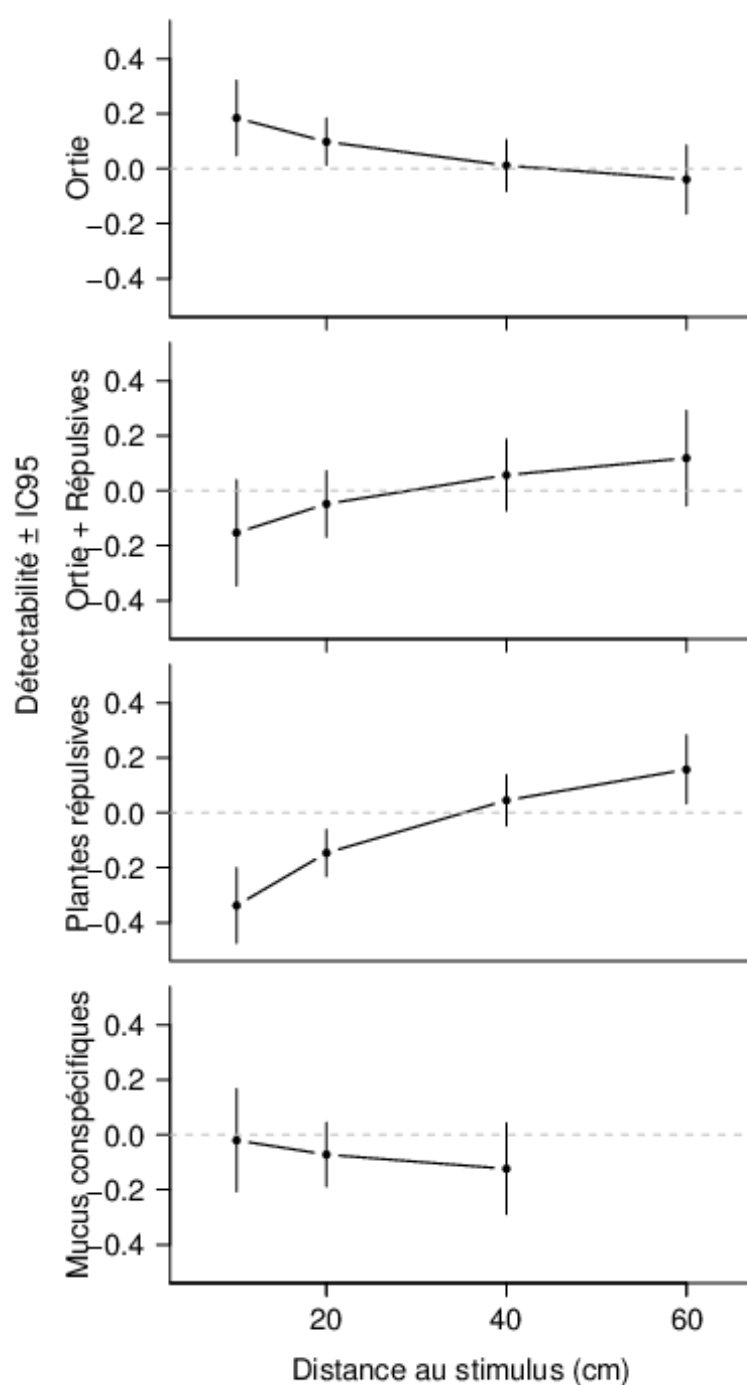


Figure 2. DéTECTABILITÉ ($\pm$ Intervalle de confiance à 95%) des différents stimuli testés en fonction de la distance initiale entre stimulus et individu testé (calculée en utilisant l'orientation de 192 escargots comme réponse).

Mouvements tentaculaires

En se basant sur l'AICc, le meilleur des trois modèles est celui dans lequel l'effet de l'éloignement au stimulus est modélisé en tant que facteur ([Table supplémentaire 2](#)). Sur la base de ce modèle, les individus exposés à un patch d'ortie présentent significativement plus de mouvements tentaculaires que les individus contrôles uniquement lorsque le stimulus est à 20 cm du point de départ (3.57 ± 0.59 mouvements par minute pour les escargots exposés aux orties à 20 cm contre $1,62 \pm 0.26$ pour les individus contrôles, $t = -2,99$; $ddl = 12,41$; $p = 0,01$). Il n'y a aucune corrélation significative entre nombre de mouvements tentaculaires et angle d'orientation, que ce soit pour les individus contrôle (coefficient r de Pearson = 0,003, $p = 0,99$) ou pour ceux exposés aux orties (coefficient r de Pearson = -0,07, $p = 0,67$).

Discussion

Variation du domaine de perception en fonction du type de stimulus

Les petits-gris s'orientent vers l'ortie jusqu'à une distance limite se situant entre 20 et 40 cm, et s'éloignent des plantes répulsives si elles sont situées à moins de 40 cm du point de départ. En revanche, ni le mélange ortie + plantes répulsives, ni la présence de mucus de conspécifiques n'influencent significativement l'orientation des individus aux distances étudiées.

L'ortie constitue un stimulus alimentaire fortement apprécié par *C. aspersum*, préférentiellement choisie au sein d'un champ contenant différentes plantes, quelle que soit sa densité (Iglesias & Castillejo 1999). A l'opposé, les escargots détectant le mélange de plantes répulsives s'éloignent de celui-ci. Après conditionnement, les petits-gris évitent de se nourrir de certaines plantes contenant de grandes quantités de métabolites secondaires toxiques, comme les alcaloïdes (Chevalier *et al.* 2000). Nos résultats montrent que cet évitement, dans certains cas au

moins, se produit également à distance et est donc lié à la présence de composés volatiles (Mithöfer & Boland 2012).

Ces résultats indiquent que les escargots petits-gris parviennent à évaluer la qualité de patchs de ressources homogènes, même lorsque la taille de ces patchs est limitée, et réagissent en conséquence. D'après Dan (1978) et Bailey (1989a), *Cornu aspersum* exploite au quotidien un domaine de l'ordre du m². Nos résultats montrent que les capacités de perception des petits-gris sont suffisantes pour leur permettre de détecter plantes favorables et défavorables et optimiser leurs mouvements de recherche alimentaire au sein de ce domaine.

Dans ce cadre, l'absence de réponse des individus en présence d'un stimulus hétérogène (mélange de plantes attractives et répulsives) peut être interprétée de deux manières. Il se peut que le mélange de composés émis soit perçu comme un nouveau signal olfactif et ne soit pas reconnu comme une ressource nutritionnelle, malgré la présence d'orties (Peschel *et al.* 1996). En l'absence d'information exploitable sur la qualité du milieu environnant, la stratégie la plus efficace de recherche, en particulier lorsque le mouvement est coûteux, est d'adopter un mouvement linéaire (Bartoń *et al.* 2009). Alternativement, les escargots sont capables d'identifier l'ortie (ressource favorable) au sein du mélange, mais la présence de plantes répulsives, potentiellement toxiques, à proximité diminue la qualité globale du patch. Les réponses comportementales des petits-gris sont modifiées en conséquence. Les précédents travaux sur le domaine de perception olfactif s'intéressaient soit à des phéromones émises par les partenaires sexuels (Andersson *et al.* 2013), donc très spécifiques, soit à des espèces spécialistes, pour lesquelles seule une plante peut être utilisée comme ressource (Schooley & Wiens 2003; Fletcher *et al.* 2013). Par contraste, quel que soit le mécanisme sous-jacent, nos résultats montrent que la réponse comportementale des escargots petits-gris, une espèce généraliste (Gallois & Daguzan 1989; Falkner *et al.* 2001), à une plante favorable (ou défavorable) dépend fortement des autres espèces végétales présentes à proximité. Les conséquences de cet effet sur le comportement de *Cornu aspersum* en environnements hétérogènes restent à étudier.

Le mucus de conspécifiques, quant à lui, ne semble pas détectable à distance par *C. aspersum*. Les indices de présence de conspécifiques véhiculent plusieurs informations importantes, mais contradictoires, pour

le succès reproducteur des individus. La présence de conspécifiques dans un habitat donné est en effet le signe que celui-ci est de qualité suffisante et/ou que des partenaires sexuels potentiels sont présents (Stamps 2001; Välimäki & Itämies 2003). Néanmoins, la présence de conspécifiques est aussi source de compétition intraspécifique (voir Dan & Bailey 1982 pour une étude chez *C. aspersum*). Certaines espèces sont donc capables d'intégrer des indices de présence de conspécifiques dans leurs prises de décision, y compris à distance (par ex. utilisation des chants chez les Oiseaux ; Fletcher 2007). Il est possible que les escargots petits-gris utilisent d'autres indices (fèces, odeurs directement émises par les conspécifiques ; Chase *et al.* 1978) pour évaluer la présence et la densité de conspécifiques à distance, et que les traces de mucus ne constituent qu'un indice de contact (Ng *et al.* 2013). Bien que la méthode ait été utilisée avec succès dans de précédentes études (Chase *et al.* 1978), il est également possible que l'attractivité du mucus varie en fonction de l'état des conspécifiques émetteurs et des besoins de l'individu détecteur, qui n'ont pas été contrôlés dans cette étude. Enfin, il est possible que la quantité de mucus utilisée (1 à 3 individus sur quelques minutes) ne soit pas suffisante pour être détectable à distance. Les petits-gris se regroupent en effet (et déposent du mucus) dans des abris ou plusieurs dizaines d'individus peuvent cohabiter (Selander & Kaufman 1975; Dan 1978; Cook 2001; observations personnelles).

Mouvements tentaculaires et perception

Les tentacules des escargots possédant de nombreux récepteurs olfactifs, nécessaires pour l'orientation (Chase 2001), l'utilisation des mouvements tentaculaires comme indicateur de la perception olfactive semblait prometteuse. Le nombre de mouvements tentaculaires était significativement plus élevé en présence d'ortie à 20 cm de distance, distance maximale à laquelle les escargots s'orientent vers l'ortie de façon significative. Cependant, aucune différence significative n'est observable à 10 cm de distance, alors que les escargots s'orientent vers l'ortie à cette distance. De plus, les mesures d'angle d'orientation et de fréquence des mouvements tentaculaires ne sont pas significativement corrélées. Au vu des données disponibles, il n'apparaît donc pas possible de déduire la détectabilité d'un stimulus sur la base des seuls mouvements tentaculaires. Bien qu'incomplets, ces résultats soulèvent des

interrogations sur les raisons d'apparition de ce comportement au cours de l'orientation et sur son éventuelle fonction. Ces mouvements tentaculaires étant observés également pendant la consommation alimentaire, certains auteurs considèrent que ces mouvements ne sont qu'une réponse conditionnée à la nourriture et n'aident en rien à la détection (Ungless 1998, 2001).

Nos résultats montrent que les escargots petits-gris sont capables de détecter des ressources potentielles de relativement petite taille et de prendre, à distance, des décisions basées sur leur qualité. Bien que les distances mises en évidence ici soient faibles, compte tenu des coûts du mouvement chez les escargots (Denny 1980) et de leur lenteur ($\approx 2,5$ cm/min à taille adulte, [Article 2](#)), cela peut représenter de substantielles économies de temps et d'énergie, dont les conséquences sur les stratégies de recherche et de dispersion restent à explorer (Bonte *et al.* 2012). De plus, nous nous sommes intéressés au plus petit patch de ressources disponible dans l'habitat du petit-gris, et le domaine de perception augmente avec la taille du stimulus (Andersson *et al.* 2013). Par conséquent, le domaine de perception de *C. aspersum* en conditions naturelles est probablement plus large et reste à étudier. Nos résultats confirment l'intérêt du modèle « escargot » pour l'étude du domaine de perception olfactif, indépendamment de tout stimulus visuel et auditif, et ce sans qu'aucune intervention intrusive ne soit nécessaire (comme l'ablation de certains organes sensoriels ; Öckinger & Van Dyck 2012). Ces connaissances sur la perception sensorielle des petits-gris face à des stimuli homogènes et hétérogènes pourront permettre de mieux comprendre leurs comportements d'exploration et de dispersion en paysage très hétérogène, et de comprendre comment cette espèce, malgré les contraintes limitant son mouvement, est capable de coloniser une large gamme d'habitats anthropisés et fragmentés.

Tables supplémentaires

Table Supplémentaire 1. Classement des modèles linéaires utilisés pour analyser l'orientation des escargots petits-gris en fonction du stimulus (ortie, plantes répulsives, mélange, mucus de conspécifiques, contrôle) et de la distance escargot – stimulus. Trois modèles sont classés, correspondant chacun à une façon différente de modéliser l'effet distance (voir Matériel et Méthodes pour plus de détails). Ddl : degrés de liberté utilisés par le modèle ; logLik : log-vraisemblance du modèle ; $\Delta AICc$: différence entre l' $AICc$ du modèle et l' $AICc$ du meilleur modèle. Poids relatif : importance relative du modèle comparé aux autres modèles testés, calculée d'après Burnham & Anderson (2002).

	R ²	R ² ajusté	ddl	logLik	AICc	$\Delta AICc$	Poids relatif
log(distance)	0,16	0,13	9	-5,70	30,4	0	0,84
distance	0,15	0,12	9	-7,37	33,7	3,33	0,16
facteur(distance)	0,18	0,12	16	-3,34	41,8	11,4	0

Table Supplémentaire 2. Classement des modèles linéaires utilisés pour analyser le nombre de mouvements tentaculaires par minute des escargots petits-gris en fonction du stimulus (ortie, contrôle) et de la distance escargot – stimulus. Trois modèles sont classés, correspondant chacun à une façon différente de modéliser l'effet distance (voir Matériel et Méthodes pour plus de détails). Ddl : degrés de liberté utilisés par le modèle ; logLik : log-vraisemblance du modèle ; $\Delta AICc$: différence entre l' $AICc$ du modèle et l' $AICc$ du meilleur modèle. Poids relatif : importance relative du modèle comparé aux autres modèles testés, calculée d'après Burnham & Anderson (2002).

	R ²	R ² ajusté	ddl	logLik	AICc	$\Delta AICc$	Poids relatif
facteur(distance)	0,30	0,23	9	-114,25	249,1	0	0,94
distance	0,14	0,10	5	-122,41	255,6	6,5	0,04
log(distance)	0,12	0,09	5	-122,97	256,8	7,7	0,02

Article 5

Comportement d'exploration et domaine de perception de l'escargot *Cornu aspersum* le long d'un gradient d'urbanisation

Maxime Dahirel* · Alice Séguret* · Armelle Ansart · Luc Madec (en préparation)

*Ces deux auteurs ont contribué de façon égale à ce travail.

Résumé

La fragmentation et la réduction extrême des habitats naturels liées à l'urbanisation peuvent influencer l'évolution des stratégies de dispersion des espèces persistant dans les villes. L'escargot petit-gris *Cornu aspersum* est une espèce anthropophile capable de coloniser des habitats très fragmentés malgré un coût élevé du mouvement. Le comportement d'exploration et le domaine de perception des petits-gris ont été étudiés le long d'un gradient d'urbanisation récente afin d'identifier chez cette espèce les effets de la fragmentation des habitats sur le mouvement. Malgré l'accroissement des coûts liés à la dispersion, les escargots adultes venant des milieux les plus fragmentés et urbanisés étaient plus petits et avaient plus tendance à quitter un patch d'habitat. Le comportement des subadultes, la phase la plus dispersive chez *C. aspersum*, n'était en revanche pas affecté par le degré de fragmentation. Ces résultats sont interprétés en relation avec le risque d'extinction locale accru en paysage fragmenté, les opportunités de reproduction disponibles et le niveau de compétition subi par les escargots dans les différents environnements. L'étendue du domaine de perception olfactif des petits-gris était de l'ordre du mètre, et n'était pas significativement affectée par la structure paysagère de leur site d'origine. Malgré un domaine de perception faible et un coût du mouvement très élevé, la mobilité des petits-gris augmente

avec le degré de fragmentation. Quels que soient les mécanismes sous-jacents, cette réponse joue peut-être un rôle majeur dans le succès de cette espèce dans de nombreux habitats transformés par l'homme.

Mots clés : anthropisation · dispersion · fragmentation · gastéropode · *Helix aspersa*

Introduction

Du fait de l'intensité croissante des activités humaines, les habitats de nombreuses espèces et populations deviennent de plus en plus rares et fragmentés, conduisant au déclin ou à l'extinction de nombreux taxons (Fahrig 2003; Pereira *et al.* 2010; Hanski 2011). Ces effets sont particulièrement marqués au sein et à proximité des villes (Alberti 2008; Gomez & Van Dyck 2012). Certaines espèces parviennent néanmoins à se maintenir, voire à s'étendre, en milieu urbain (Crocì, Butet & Clergeau 2008); chez ces espèces, les changements liés à l'urbanisation peuvent sélectionner ou modifier l'expression de certains traits comparés aux environnements plus naturels (Gomez & Van Dyck 2012).

Les comportements de dispersion, c'est-à-dire « les mouvements d'individus pouvant avoir des conséquences pour les flux de gènes dans l'espace » (Ronce 2007), jouent un rôle majeur dans la dynamique et la persistance des populations et espèces en habitats hétérogènes (Benton & Bowler 2012). De nombreuses études montrent que la dispersion est généralement plus coûteuse et contre-sélectionnée au sein d'un paysage hautement fragmenté comparé à un paysage plus continu, car les mouvements d'individus entre les taches d'habitat sont plus longs, ce qui augmente le risque de mortalité et la perte d'énergie liés à ces déplacements (voir Baguette *et al.* 2012 pour une synthèse). Par exemple, chez le papillon *Boloria eunomia*, le taux de mortalité pendant la dispersion atteint jusqu'à 30 % en milieu fortement fragmenté contre seulement 5 % en milieu peu fragmenté, avec une décroissance du taux de dispersion en milieu fragmenté (Schtickzelle, Mennechez & Baguette 2006). Cependant, la dispersion peut permettre d'échapper aux conséquences négatives des extinctions locales plus fréquentes en milieu fragmenté (Heino & Hanski 2001; Friedenberg 2003; Bowler & Benton 2005). La possession ou la sélection de certains traits peut en outre

conduire à optimiser le rapport coûts/ bénéfices de la dispersion et maintenir une mobilité élevée au sein de ces paysages (Bonte & Saastamoinen 2012; Gomez & Van Dyck 2012; Neuschulz, Brown & Farwig 2013).

Le domaine de perception, c'est-à-dire « la distance à laquelle un certain élément du paysage peut être perçu par un individu » (Lima & Zollner 1996), définit l'échelle à laquelle l'individu interagit avec le paysage, la qualité et la quantité d'information pouvant être acquise sur les habitats environnants (Olden *et al.* 2004; Pe'er & Kramer-Schadt 2008; Fronhofer, Hovestadt & Poethke 2013; Delgado *et al.* 2014). Il influence par conséquent les comportements de dispersion (Fronhofer *et al.* 2013; Delgado *et al.* 2014). Le domaine de perception, et les mécanismes d'acquisition de l'information en général, ne sont pas fixes mais, comme le comportement de dispersion, peuvent évoluer en réponse aux changements dans l'abondance et la structure de l'habitat. Chez le Tircis *Pararge aegeria*, les papillons originaires de milieux agricoles fragmentés ont ainsi un domaine de perception plus large que leurs conspécifiques originaires de forêts (Merckx & Van Dyck 2007; Öckinger & Van Dyck 2012). Ces différences persistent même lorsque les individus testés proviennent de populations élevées en jardin commun, ce qui indique qu'elles ne sont pas uniquement liées à l'expérience individuelle et sont héréditaires (Öckinger & Van Dyck 2012).

L'escargot petit-gris *Cornu aspersum* (Müller) (fam. Helicidae) est un des Gastéropodes terrestres les plus communs en Europe (Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012), et a été introduit dans de nombreuses autres régions du monde (Guiller *et al.* 2012). C'est un modèle très intéressant pour étudier les liens entre traits liés à la dispersion et structure du paysage. En effet, chez les Gastéropodes terrestres en général et chez cette espèce en particulier, les déplacements sont longs et extrêmement coûteux (Denny 1980 ; Articles [1](#), [3](#)). Cependant, il s'agit aussi d'une espèce très anthropophile, capable de coloniser et de se maintenir avec succès dans des milieux urbanisés et/ou extrêmement fragmentés (Selander & Kaufman 1975; Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012) où les coûts attendus de la dispersion sont importants.

Dans le cadre de cette étude, nous avons cherché à élucider cet apparent paradoxe et à déterminer dans quelle mesure les traits liés à la dispersion expliquent la capacité de *Cornu aspersum* à coloniser les habitats

anthropisés. Pour ce faire, nous avons étudié comment le comportement d'exploration d'escargots, ainsi que leur domaine de perception, varient le long d'un gradient de fragmentation et d'urbanisation récent.

Matériel et méthodes

Matériel biologique et site d'étude

148 escargots adultes et subadultes ont été récoltés en avril et mai 2014 autour de 14 sites répartis le long d'un gradient d'urbanisation de 1,9 km au Nord-Ouest de la ville de Rennes (Bretagne, France, $\approx 48^{\circ}07'N$, $1^{\circ}4'W$, [Fig. 1](#)). Cette zone, qui était entièrement rurale en 1952 et encore largement en 1982, a rapidement été urbanisée sur sa partie Est au cours des 20 dernières années, ce qui a provoqué la mise en place d'un gradient d'urbanisation sur l'axe Est-Ouest ([Fig. 1](#), [Figure Supplémentaire 1](#)). La collecte s'est faite de jour, pendant la période de repos des individus (Bailey 1975). Chaque site a été prospecté pour une durée d'environ une heure-personne, répartie sur l'ensemble de la période de collecte. Les escargots étaient recherchés à vue sur des plantes herbacées hautes ou des arbustes pouvant être utilisées comme plantes hôtes (sur le gradient étudié, majoritairement l'ortie *Urtica dioica* L., l'ajonc *Ulex europaeus* L. et le genêt *Cytisus scoparius* (L.)), ainsi que dans des abris potentiels (creux et trous dans des murets ou clôtures). Le nombre d'escargots collectés par site allait de 3 à 31. Notons que 7 autres sites sur le même gradient ont été prospectés sans succès. Les individus récoltés ont été placés à une densité maximale de 8 individus/dm³ dans des enceintes en plastique recouvertes d'un filet rigide et dont le fond était couvert de terreau saturé en eau. Ils ont été maintenus en extérieur, à l'abri de la lumière directe du soleil, et nourris *ad lib* d'orties pendant au moins une semaine avant les suivis comportementaux. Chaque individu était caractérisé par son site d'origine, son grand diamètre de coquille (mesuré au 1/2 mm près à l'aide d'un pied à coulisse) et son stade de développement (adulte/subadulte ; le stade adulte est reconnaissable par la présence d'un repli de la coquille autour du péristome ; voir par exemple Gomot & Enée 1980).

La zone d'étude a été numérisée en utilisant le logiciel de cartographie QGIS (versions 2.2 à 2.4 ; Quantum GIS Development Team 2014), à partir de photos aériennes haute résolution (20 cm/pixel) de la ville de Rennes (Service SIG de Rennes Métropole 2012). En utilisant ces photos aériennes, les observations sur le terrain et les données disponibles sur la biologie de *Cornu aspersum* (Dan 1978; Kerney & Cameron 1999; Falkner *et al.* 2001; Welter-Schultes 2012), les éléments du paysage dont la plus grande dimension était supérieure à 1m ont été numérisés et séparés en trois catégories : les habitats potentiels (haies, fourrés, buissons, prairies, bois et jardins), les autres surfaces végétalisées (majoritairement pelouses rases et cultures), et la matrice urbaine.

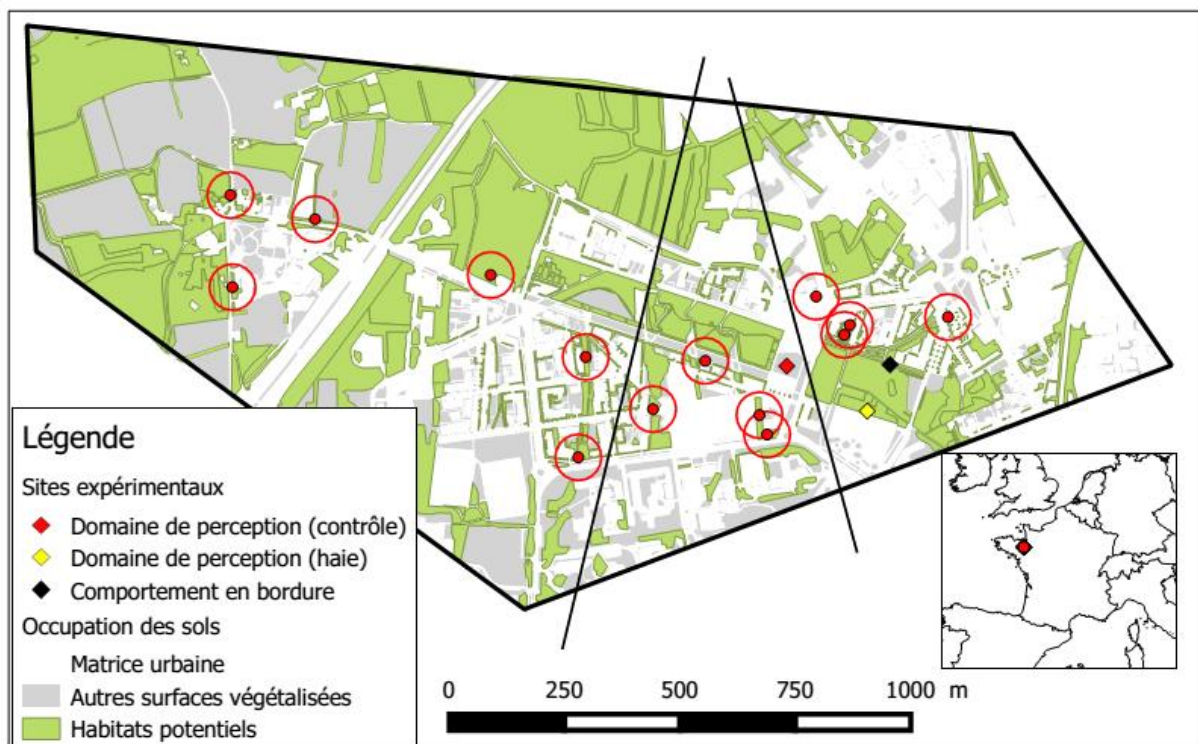


Figure 1. Carte de la zone d'étude en 2014 (d'après la photo aérienne 2011 et les observations sur le terrain), présentant les sites de collecte (points rouges) entourés de zones tampons de 50 m de rayon. Les sites où les suivis comportementaux ont été réalisés sont représentés par des losanges colorés. Les lignes noires transversales délimitent approximativement les 3 zones utilisées dans l'expérience « domaine de perception » pour que la gamme des niveaux d'urbanisation présents sur le gradient soit représentée de façon équilibrée (voir texte pour plus de détails).

Suivis comportementaux

Le comportement en bordure et le domaine de perception des petits-gris ont été testés durant le mois de mai 2014, lors de sessions d'observation à la tombée de la nuit, c'est-à-dire au début de leur période d'activité (Bailey 1975). Les suivis étaient réalisés sous une luminosité faible (<10 lux, luxmètre de poche LX-101, Bioblock Scientific, Illkirch, France) suffisante pour l'œil humain mais non perçue par les petits-gris (Hamilton & Winter 1982, 1984). Les suivis ont été menés sous une température moyenne ($\pm$ écart-type) de $15,3 \pm 2,8$ °C et une humidité moyenne de $70,2 \pm 7,4$ % (mesurées avec un datalogger Log32, Dostmann, Reicholzheim, Allemagne).

Comportement en bordure d'habitat

Les suivis ont été réalisés aux interfaces (orientées Est-Ouest) entre un chemin cimenté lisse (largeur : 2,5 m) représentant la matrice urbaine et les prairies (hauteur moyenne des plantes $\approx$ 30 cm) bordant ce chemin au Nord et au Sud (voir [Fig. 1](#)). Même en l'absence de ressources, les petits-gris préfèrent généralement les substrats structuralement complexes aux substrats lisses (Perea *et al.* 2007). Afin de stimuler le mouvement des escargots, le côté « matrice urbaine » de chaque bordure, ainsi que les premiers centimètres du côté « prairie » étaient humidifiés à l'aide d'un brumisateur. 148 escargots (63 adultes et 85 subadultes) provenant des 14 sites ont été relâchés sur ces bordures, assignés aléatoirement à la bordure Nord ou Sud et orientés aléatoirement vers l'Est ou l'Ouest. Après 5 minutes d'observation, la totalité des individus avaient choisi l'une ou l'autre des deux surfaces (prairie ou matrice urbaine).

Domaine de perception

La distance à laquelle les escargots provenant de différents sites s'orientent vers un habitat potentiel a été testée en utilisant une haie (hauteur : 5,6 m, longueur : 100 m) de noisetiers (*Corylus avellana* L.) dont les strates basses étaient riches en orties. Une structure en granite (hauteur : 6,1 m, longueur : 26 m) située au centre d'une pelouse rase a été utilisée comme contrôle ([Fig. 1](#)). Les individus ont été testés à 20 cm, 1 m, 2,5 m ou 5 m de la haie/du contrôle, avec un minimum de 12 escargots par combinaison distance $\times$ traitement, pour un total de 105

escargots testés (46 adultes, 59 subadultes). Afin que la gamme des niveaux d'urbanisation présents sur le gradient soit représentée de façon équilibrée, le gradient a été divisé en 3 zones ([Fig. 1](#)), chaque combinaison distance $\times$ stimulus/contrôle contenant au moins 2 individus provenant de chaque zone. Chaque individu était placé au centre d'un carré de mousse synthétique saturée en eau de 20 cm de côté, perpendiculairement à la haie/au contrôle, de façon à ce que celle-ci/celui-ci se trouve aléatoirement à sa droite ou à sa gauche. Les escargots étaient ensuite libres de se déplacer pendant 10 minutes, ou jusqu'à s'être éloignés de plus de 10 cm de leur point de départ, et l'angle α entre la direction prise par l'individu (du point de départ au point de sortie d'un cercle de 10 cm ; [Fig. 2](#) ; [Article 4](#)) et la direction attendue en cas de détection du stimulus (du point de départ au stimulus) a été mesuré à $\pm 5^\circ$.

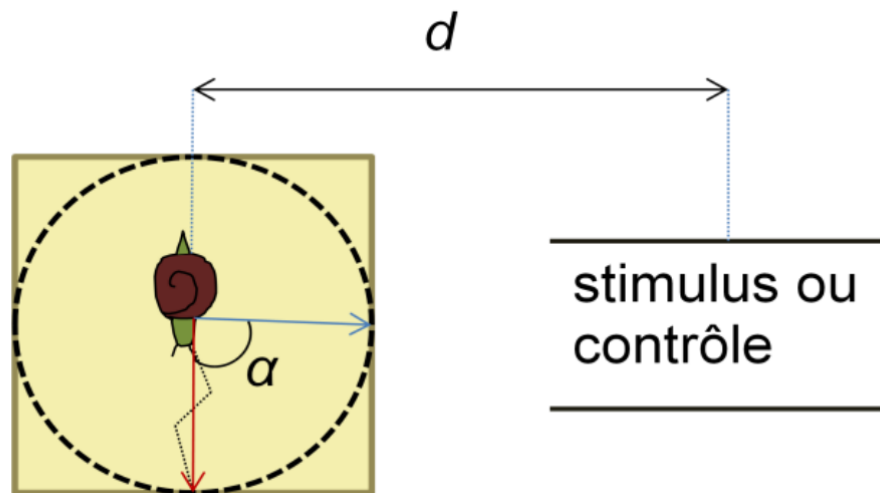


Figure 2. Schéma du dispositif utilisé pour analyser les décisions d'orientation des escargots (vue du dessus).

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec les logiciels R (versions 2.15 à 3.1 ; R Development Core Team 2014) et QGIS (Quantum GIS Development Team 2014).

Synthèse des indices paysagers

Afin de mettre en évidence l'effet de la fragmentation et de la perte d'habitat liées à l'urbanisation sur le comportement des escargots petit-gris, trois indices paysagers ont été calculés dans des zones tampon de 50 m de rayon autour de chaque site (cette distance correspond approximativement à la distance maximale que les petits-gris peuvent parcourir en un mois ; Articles [1](#), [3](#)). La surface moyenne des patchs d'habitat potentiels (log transformée), la surface totale qu'ils occupent et le ratio surface/périmètre des patchs d'habitat potentiels, qui diminue lorsque, à surface d'habitat égale, le nombre de patchs individuels augmente, ont été calculés en utilisant l'extension LecoS de QGIS (Jung 2013). Ces indices paysages ont été introduits dans une Analyse en Composantes Principale (ACP) en utilisant le package FactoMine R (Husson *et al.* 2013). Le premier axe de cette ACP (pourcentage d'inertie expliquée : 84,03 %) séparait les sites pour lesquels ces trois indices présentent des valeurs faibles (valeurs négatives), c'est-à-dire autour desquels les habitats potentiels étaient peu abondants et fragmentés, des sites pour lesquels ces indices présentent des valeurs élevées (valeurs positives, [Figure supplémentaire 2](#)). Les coordonnées des différents sites sur cet axe ont été utilisées dans les analyses comme mesure synthétique du degré d'urbanisation (dénommée « CP_Urbanisation » par la suite).

Taille à maturité

Le petit-gris est un animal à croissance déterminée, dont la taille à l'âge adulte est sensible à de nombreux paramètres, dont le niveau de compétition (Dan & Bailey 1982; Lucarz & Gomot 1985). Le comportement d'exploration est, indépendamment du stade de développement, partiellement dépendant de la taille des individus ([Article 2](#)). La relation entre degré d'urbanisation et de fragmentation autour du site d'origine des escargots (mesuré par CP_Urbanisation) et taille des adultes collectés a été examinée par l'intermédiaire d'un modèle linéaire.

Comportement en bordure d'habitat

Le lien entre degré d'urbanisation et probabilité de choisir le côté « matrice urbaine » pendant les 5 minutes du suivi comportemental (probabilité d'exploration) a été analysé en utilisant un modèle linéaire généralisé (GLM) binomial (fonction de lien logit). La dispersion des escargots étant liée à leur stade de développement (adulte/subadulte,

Articles [1](#), [3](#)), celui-ci, ainsi qu'une interaction stade $\times$ CP_Urbanisation, ont également été inclus dans le modèle.

Domaine de perception

Le domaine de perception des escargots provenant de différents sites a été déterminé en utilisant les définitions et méthodes proposées par Fletcher *et al.* (2013). La détectabilité d'un stimulus placé à une distance donnée est définie comme la différence entre la réponse moyenne mesurée en présence du stimulus et la réponse en présence d'un contrôle. La distance où la détectabilité devient non significativement différente de zéro correspond à la limite du domaine de perception. La probabilité que les individus s'orientent correctement dans la bonne direction en fonction du traitement proposé (haie/ contrôle), de la distance à la haie et des caractéristiques de leur site d'origine (CP_Urbanisation) a été analysée en utilisant un GLM binomial (formule = réponse ~ traitement + distance + traitement $\times$ distance + CP_urbanisation + traitement $\times$ CP_urbanisation $\times$ distance ; d'après Fletcher *et al.* 2013). La détectabilité du stimulus pour chaque combinaison distance $\times$ traitement du site d'origine a été calculée en utilisant le package « contrast » (Kuhn *et al.* 2013).

Résultats

Taille à maturité

La taille des escargots adultes collectés est corrélée avec le degré d'urbanisation : les individus sont significativement plus petits à maturité dans les sites fragmentés que dans les sites continus ([Fig. 3](#)).

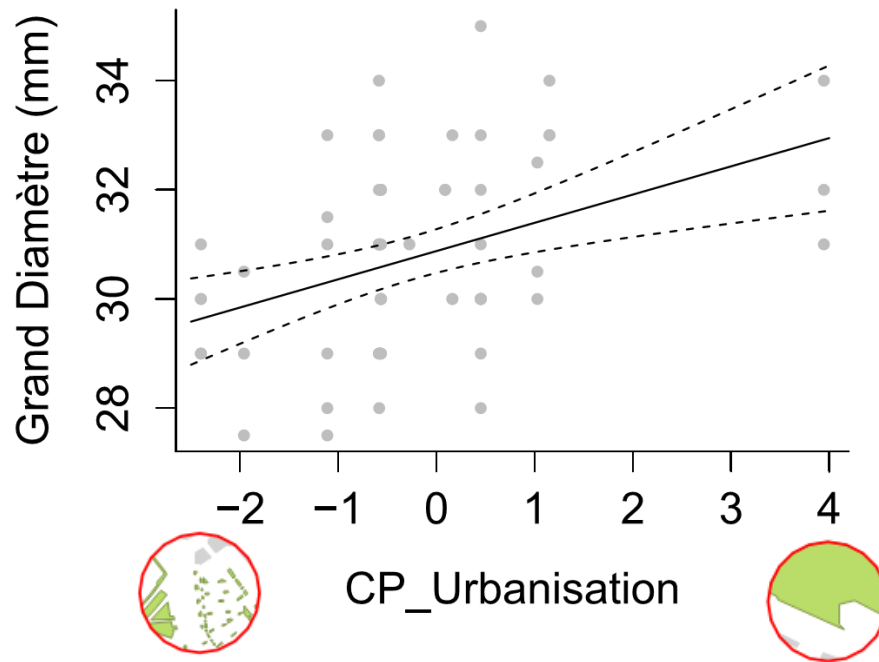


Figure 3. Relation entre degré d'urbanisation du site d'origine et taille à maturité des escargots petit-gris, mesurée sur la base de 63 adultes collectés sur 14 sites (points : valeurs mesurées ; lignes : valeurs prédites, $\pm$ intervalle de confiance à 95%, par une régression linéaire d'équation $y = 30,9 + 0,5x$; $R^2 = 0,16$; $p = 0,001$). Les images sous l'axe des abscisses illustrent la gamme des environnements rencontrés au sein du gradient d'urbanisation (voir [Fig. 1](#)).

Comportement en bordure d'habitat

Chez les escargots adultes, la probabilité que les escargots explorent la matrice urbaine pendant les 5 minutes du test est significativement plus élevée pour les individus qui viennent des sites les plus urbanisés (valeurs de CP_urbanisation négatives ; GLM binomial ; $Z = -3,2$; $p = 0,001$; [Fig. 4](#)). Cet effet est moins prononcé chez les subadultes (interaction stade $\times$ CP_urbanisation ; $Z = 2,4$; $p = 0,02$; [Fig. 4](#)).

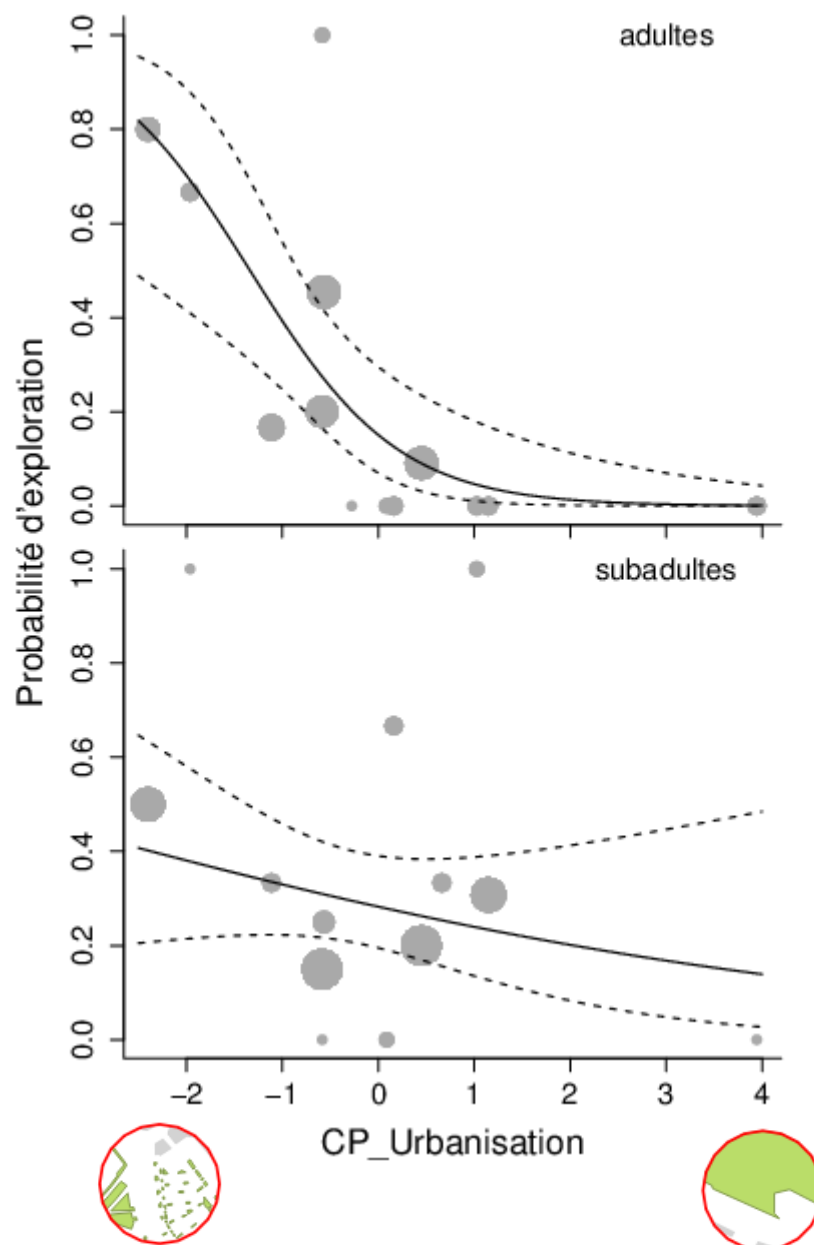


Figure 4. Probabilité d'exploration (points : valeurs observées ; lignes : valeurs prédites par le GLM binomial $\pm$ intervalle de confiance à 95%) en fonction du degré d'urbanisation (mesuré par la variable composite CP_Urbanisation) dans un rayon de 50 m autour des sites d'origine des escargots. Le nombre d'individus testés par site varie entre 3 et 30, la taille des points est proportionnelle à $\log(\text{nombre d'individus}+1)$. Les images sous l'axe des abscisses illustrent la gamme des environnements rencontrés au sein du gradient d'urbanisation (voir [Fig. 1](#)). N = 148, 63 adultes et 85 subadultes.

Domaine de perception

Le degré d'urbanisation autour des sites d'origine des escargots n'a pas d'effet significatif sur leur comportement vis-à-vis de la haie (GLM binomial ; $|Z| < 0,7$ et $p > 0,5$ pour tous les effets principaux et interactions liés à CP_urbanisation). La détectabilité de ce stimulus décroît avec la distance entre la haie et les escargots, et devient non-significativement différente de 0 à 1,3 m environ ([Fig. 5](#)).

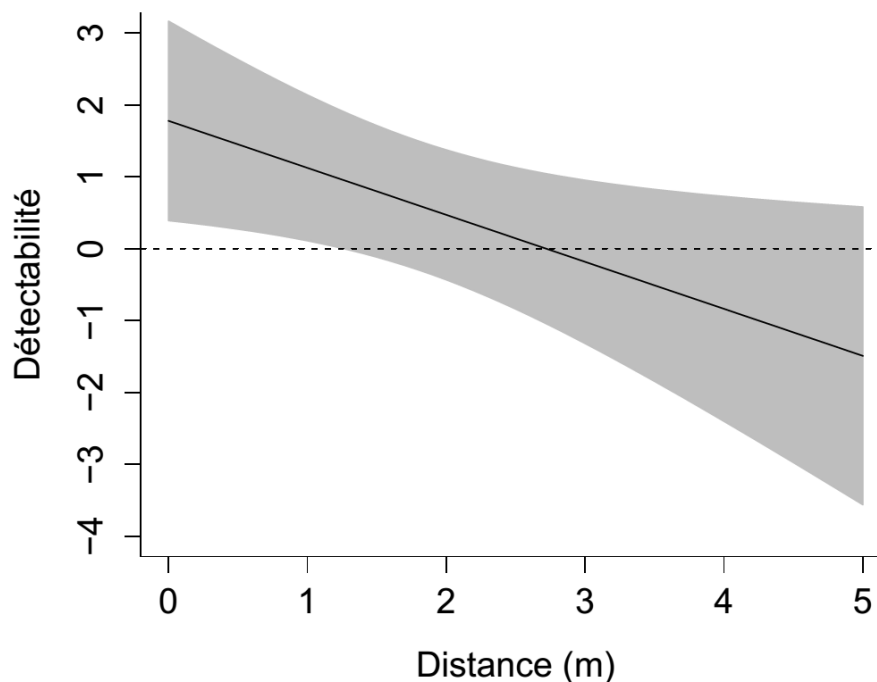


Figure 5. Détectabilité moyenne ($\pm$ intervalle de confiance à 95%) du stimulus « haie » en fonction de sa distance en m par rapport au point de départ des individus ($N = 105$; les valeurs sont calculées pour des valeurs moyennes de CP_urbanisation). Les valeurs de détectabilité étant calculées à partir d'un GLM binomial avec fonction de lien logit, une détectabilité de X signifie que les escargots ont e^X fois plus de chances de s'orienter dans la bonne direction en présence du stimulus « haie » qu'en présence du contrôle (Faraway 2006).

Discussion

Nous nous sommes intéressés au comportement d'escargots petit-gris provenant de différents sites le long d'un gradient d'urbanisation. Les

escargots adultes provenant des milieux les plus urbanisés, c'est-à-dire les plus pauvres en habitats potentiels et les plus fragmentés, étaient plus explorateurs que les individus provenant de milieux plus continus. En effet, confrontés à un choix binaire, ils ont plus tendance à quitter le patch d'habitat pour se déplacer dans la matrice paysagère. Les adultes provenant de milieux plus urbanisés étaient également plus petits. En revanche, le taux d'exploration des individus subadultes, la phase la plus mobile chez *Cornu aspersum* (Articles [1](#), [2](#), [3](#)) ne dépendait pas significativement du degré d'urbanisation de leur site d'origine.

Dans des environnements très fragmentés, les coûts liés au mouvement pendant la dispersion sont plus élevés, en particulier parce que la distance moyenne entre habitats potentiels devient plus élevée (Baguette & Van Dyck 2007; Baguette *et al.* 2012; Bonte *et al.* 2012). Cela conduit à une baisse de la fréquence des comportements d'émigration et d'exploration chez de nombreuses espèces (Baguette *et al.* 2012). Ces coûts sont d'autant plus importants en milieu urbain où la matrice paysagère minérale n'offre quasiment aucune ressource utilisable pendant la dispersion. L'accroissement observé de la mobilité avec la fragmentation (au moins chez les adultes) suggère cependant que ces coûts, même très élevés, sont compensés par des bénéfices plus importants ou par des coûts liés à la sédentarité. Si, en raison de la fragmentation, les populations dans chaque patch sont de petite taille, le risque d'extinction locale est plus élevé, avantageant les lignées les plus dispersives (Gandon & Michalakis 1999; Friedenberg 2003). De plus, les opportunités de reproduction pour les individus sédentaires sont alors limitées dans certains patches, avantageant les individus maintenant un niveau de mobilité élevé au stade adulte. Cependant, chez *Cornu aspersum*, il est possible que les populations soient non pas plus petites, mais de plus grande taille en milieux fragmentés (voir la taille des points [Fig. 4](#)). Les adultes provenant des milieux les plus urbanisés sont en effet plus petits que ceux provenant des milieux plus ruraux ([Fig. 3](#)). Or, la taille à maturité des petits-gris est entre autres corrélée négativement avec la densité de population, et de façon de plus générale dépend de l'intensité de la compétition intraspécifique (Dan & Bailey 1982; Lucarz & Gomot 1985). Or, la dispersion des petits-gris est positivement corrélée à la densité de population, et agit comme un mécanisme d'évitement de la compétition ([Article 3](#)). Cependant, ces mêmes travaux indiquent que les subadultes

sont encore plus sensibles à la compétition et devraient donc, dans cette hypothèse, répondre plus fortement à l'urbanisation.

L'évolution de la dispersion en paysages fragmentés dépend de l'échelle à laquelle les individus perçoivent leur environnement, c'est-à-dire du domaine de perception (Baguette & Van Dyck 2007). Nos résultats semblent indiquer que le domaine de perception de *Cornu aspersum* est faible, de l'ordre du mètre pour la haie étudiée, et que cette espèce perçoit donc son environnement comme plus fragmenté que d'autres espèces aux capacités sensorielles plus importantes. Les études du domaine de perception olfactif pouvant servir de point de comparaison sont rares mais, chez la punaise *Chelinidea vittiger*, un stimulus de plus petite taille (cactus en pots) est détecté à des distances similaires en l'absence de vent (Fletcher *et al.* 2013). Chez le petit-gris, un stimulus bien plus réduit (quelques pieds d'ortie occupant $\approx 80 \text{ cm}^2$) était détecté, en conditions contrôlées, jusqu'entre 20 et 40 cm de distance ([Article 4](#)). Il est probable qu'en conditions naturelles, différencier du bruit ambiant un signal lié à des ressources potentielles soit plus difficile qu'en conditions contrôlées. Chez *Cornu aspersum*, la coexistence, fréquente en conditions naturelles, de plusieurs espèces de plantes de qualités différentes au sein d'un même habitat, fréquente en conditions naturelles, peut en effet conduire les individus à ignorer un patch alors même qu'il contient des ressources intéressantes ([Article 4](#)). Alternativement, il est possible que ces individus perçoivent et évaluent correctement la ressource potentielle à toutes les distances testées, mais que le coût du mouvement vers cette ressource est trop élevé aux distances les plus éloignées. Des méthodes permettant, *in natura*, de séparer les processus liés à la perception *sensu stricto* des décisions post-perception ("intensité de réponse", dans le modèle de Pe'er & Kramer-Schadt 2008) sont nécessaires pour faire la part des choses entre ces deux hypothèses.

Contrairement au comportement d'exploration, l'étendue du domaine de perception ne varie pas significativement le long du gradient d'urbanisation. Des changements adaptatifs du domaine de perception peuvent se produire lorsque les coûts de la dispersion changent le long d'un gradient de fragmentation (Öckinger & Van Dyck 2012; Delgado *et al.* 2014). L'absence de changements peut indiquer que développer un domaine de perception élevé est coûteux chez *Cornu aspersum* (Delgado *et al.* 2014). Alternativement, le gradient de fragmentation étudié ici est relativement récent (postérieur à 1982); compte tenu du temps de

génération de *Cornu aspersum* en Europe occidentale (de l'ordre de 2 ans ; Welter-Schultes 2012), il est possible que des différences adaptatives en terme de domaine de perception n'aient pas eu le temps d'apparaître. Les conséquences de ce décalage entre les réponses de la propension à se déplacer et du domaine de perception sur l'évolution de la dispersion de *C. aspersum* en lien avec l'urbanisation et la fragmentation des habitats restent à explorer.

Quel que soit le mécanisme sous-jacent, les escargots petits-gris provenant de milieux plus urbanisés sont plus explorateurs, malgré un coût accru du mouvement entre patchs. Chez cette espèce, les mesures ponctuelles du comportement explorateur sont généralement bien corrélées à la dispersion mesurée sur des intervalles de temps plus longs (Articles [1](#), [2](#), [3](#)). Pour confirmer ces résultats, la variation d'autres traits liés à la dispersion (taille du pied, réserves en eau... [Article 2](#)) le long de ce gradient d'urbanisation est actuellement en cours d'étude. Comme mentionné plus haut, ce gradient d'urbanisation est récent, mais certains traits liés à la dispersion peuvent évoluer rapidement, en particulier lors de processus de colonisation (Friedenberg 2003; Lombaert *et al.* 2014). La part de la plasticité phénotypique et de l'expérience individuelle d'un côté, et de la sélection de l'autre dans la réponse de *Cornu aspersum* à l'urbanisation reste donc à déterminer. Dans tous les cas, sa capacité à répondre à la perte et à la fragmentation de son habitat par une augmentation de sa propension à disperser joue probablement un rôle majeur dans son succès en milieu anthropisé.

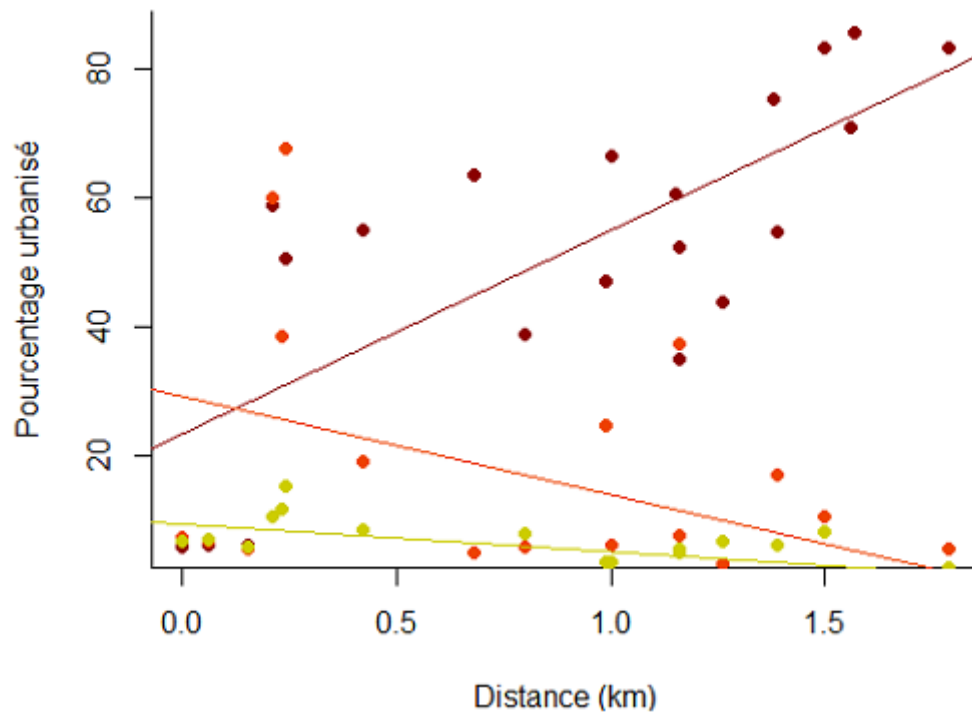
Figures supplémentaires

Figure supplémentaire 1. Pourcentage de surface urbanisée dans un cercle de 50 m autour de chaque site en fonction de sa position sur le gradient étudié (distance par rapport au site le plus à l'Ouest du gradient). Jaune : sites en 1952 ($R^2 = 0,368$) ; orange : en 1982 ($R^2 = 0,201$) ; rouge : en 2011 ($R^2 = 0,564$).

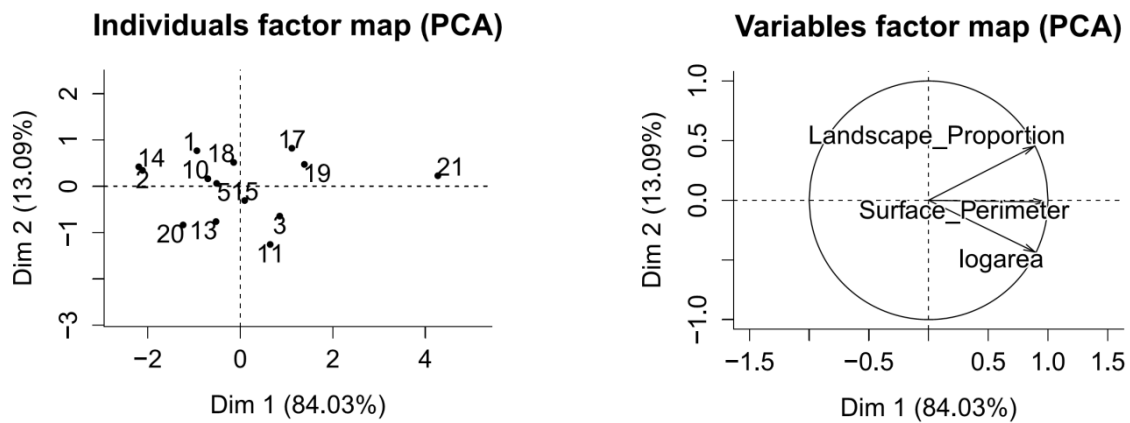


Figure supplémentaire 2. Scores factoriels des sites de collecte (gauche) et des variables paysagères (droite) sur les deux premiers axes d'une Analyse en Composantes Principales. Landscape_Proportion : pourcentage de la surface occupée par des habitats potentiels dans un rayon de 50m autour du site de collecte; logarea : surface moyenne des patches d'habitats potentiels dans un rayon de 50m; Surface_Perimeter : ratio entre la surface de ces patches et leur périmètre. Les coordonnées des sites sur le premier axe sont utilisées comme une mesure composite de leur degré d'urbanisation; voir texte pour plus de détails.

Article 6

Movement propensity and ability correlate with ecological specialization in European land snails: comparative analysis of a dispersal syndrome

Maxime Dahirel · Eric Olivier · Annie Guiller · Marie-Claire Martin · Luc Madec · Armelle Ansart · Luc Madec (2014)

Journal of Animal Ecology, online in advance of print

DOI: 10.1111/1365-2656.12276

Abstract

1. Intra- and interspecific differences in movement behaviour play an important role in the ecology and evolution of animals, particularly in fragmented landscapes. As a consequence of rarer and generally more fragmented habitat, and because dispersal tends to disrupt benefits brought by local adaptation, theory predicts that mobility and dispersal should be counter-selected in specialists.
2. Using experimental data and phylogenetic comparative tools, we analysed movement propensity and capacity, as well as dispersal-related phenotypic traits, in controlled conditions in 20 species of European land snails from the Helicoidea superfamily. Costs of movement in terrestrial gastropods are among the highest in animals, which make them a potentially powerful model to test these predictions.
3. Habitat specialists were indeed less likely to cross a boundary between a familiar and an unfamiliar substrate than generalists. They also had smaller feet, after accounting for size. Furthermore, exploring specialists were slower than generalists and had more tortuous trajectories, leading them to stay closer to the familiar patch. Movement traits were generally

evolutionary labile, but some were constrained by body size, a phylogenetically conserved trait.

4. High specialization and low-dispersal ability are two traits often considered to increase species vulnerability to fragmentation, climate changes and extinction. This study confirms they should not be considered separately, due to their integration in a dispersal syndrome. Therefore, specialist species face double penalty under habitat loss and other environmental changes, making them more vulnerable to extinction and contributing to the biotic homogenization of communities.

Keywords: costs of movement · local adaptation · niche breadth · phylogenetic signal · terrestrial molluscs

Introduction

Dispersal movements, i.e. movements with potential consequences on spatial gene flow (Ronce 2007), play a critically important role in the evolution and persistence of species, particularly in the current context of environmental changes (Clobert *et al.* 2012; Travis *et al.* 2013; Tesson & Edelaar 2013). From both models and observations in fragmented landscapes, there is now strong evidence that the spatial structure of the environment interacts with individuals' traits to drive the evolution of dispersal and movement strategies (see Baguette *et al.* 2012 for a review). For instance, emigration propensity has been shown to decrease as habitat fragmentation increases (Schtickzelle *et al.* 2006; Bonte *et al.* 2006), and dispersal to evolve towards special, straighter movements, minimizing searching time, energy expenditure and/or predation risk (Schtickzelle *et al.* 2007).

The level of ecological specialization of an organism, i.e. its variance in performance across a range of environmental conditions or resources (Grinnellian specialization, Devictor *et al.* 2010), will greatly influence how it experiences its local environment. Generally, the spatial grain of resources is coarser in habitat specialists than in habitat generalists, meaning that the average landscape will be perceived as more fragmented by specialist species (Baguette & Van Dyck 2007; Poisot *et al.* 2011). Therefore, we can expect dispersal behaviour to be counter-selected in specialists when movement costs (both direct and indirect) are important.

Alternatively, if costs of movement are low or if they develop high perceptual abilities allowing them to detect distant habitats (Baguette & Van Dyck 2007; Bonte *et al.* 2012), high dispersal could be maintained in specialists to compensate for the scarcity of suitable sites in the landscape (Centeno-Cuadros *et al.* 2011). Such patterns of covariation between dispersal and other traits (dispersal syndromes; Ronce & Clobert 2012) are indeed among the outcomes predicted by mathematical models on the evolution of dispersal and ecological specialization (Kisdi 2002; Nurmi *et al.* 2008; Nurmi & Parvinen 2008, 2011) and have been observed empirically in several insect species (e.g. Ries & Debinski 2001; Brouat *et al.* 2003; Brouwers & Newton 2009). However, most studies addressing this question involved a low number of species (generally two), a limited subset of habitats (typically ‘forest’ vs. ‘open land’), and used discrete, relative measures of specialization (‘generalist’ vs. ‘specialist’), making generalizations and comparisons between studies difficult. Thus, comparative analyses based on numerous species and quantitative measures of specialization are still rare in the literature. There are, however, a few interesting exceptions. For instance, Bonte *et al.* (2003) and Entling, Stämpfli & Ovaskainen (2011) experimentally showed that dispersal propensity decreased with increasing specialization in spiders. However, as they were interested in passive dispersal by ballooning, the effect of specialization on active movement characteristics could not be tested. In a database-driven analysis on butterfly dispersal and life-history traits, Stevens *et al.* (2012) recently found some evidence, albeit small, for a positive effect of generalism on dispersal success. Using the same approach, they later analysed a wider dataset containing more than 200 species of arthropods and vertebrates and did find substantial support for a general dispersal/specialization syndrome, with generalists being more dispersive than specialists (Stevens *et al.* 2014). However, they note that the generality of their conclusions is limited by the lack of reliable dispersal data for many groups, some life styles even being entirely absent from the dispersal literature. Furthermore, the proximate mechanisms behind these differences in dispersal performances are still unknown in most actively dispersing groups. In particular, the relative effects of changes in dispersal capacity (e.g. movement speed, allocation to locomotor organs, energy metabolism) and changes in dispersal propensity (boundary-crossing behaviour, motivation to leave a given habitat quality) need to be investigated.

Terrestrial gastropods (land snails and slugs) form a highly diverse group of molluscs, with more than 30 000 species disseminated all around the world (Barker 2001b). They move by crawling on a water-laden mucous trail they secrete, in a way that is unique among terrestrial animals. As a consequence of this mode of locomotion, their energetic cost of movement is one of the highest among animals; they spend about 10 times more energy per metre moved than any other terrestrial animal of similar weight, most of it due to mucus production (Denny 1980). Their perceptual abilities, while understudied, are usually deemed limited compared to those of arthropods or vertebrates (Chase 2001; Cook 2001). They are nonetheless relatively mobile animals, performing regular excursions even when resources or mates are available nearby, and dispersing primarily through active dispersal (Cook 2001; [Article 1](#)). All these characteristics make terrestrial gastropods an interesting model to study the effect of ecological specialization on the evolution of dispersal strategies, as these strong constraints offer the potential for contrasted responses.

In this context, we analysed movement propensity and capacity, in relation with habitat specialization, in controlled conditions in 20 species of European land snails from the Helicoidea superfamily (sensu Bouchet *et al.* 2005). Helicoidea are well-studied, medium-sized herbivorous land snails abundant throughout all Europe (Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012). Their size makes them easy to study and individually monitor in controlled conditions, and their natural histories are relatively well known, a prerequisite for the study of specialization. Because observations on related species cannot be considered statistically independent, we analysed our data using phylogenetic comparative methods (Felsenstein 1985; Revell 2010). Additionally, these methods allowed us to measure and compare the degree of phylogenetic conservatism in dispersal-related traits and specialization, and to potentially test theoretical predictions on the relative evolution of these two types of traits (Nurmi & Parvinen 2011).

Material and Methods

Snail collecting, identification and maintenance

Individuals from 20 land snail species belonging to the Helicoidea superfamily were collected in France and Italy during the spring and summer of 2012 ([Table 1](#), [Fig. S1, Supporting information](#)). All species were collected in compliance with local and EU laws. Taxonomic identification was based on European field guides (Kerney & Cameron 1999) and faunas (Germain 1930; Cossignani & Cossignani 1995; Gargominy & Ripken 2011; Welter-Schultes 2012), using shell morphology and, when necessary, genitalia characteristics. Based on their size, snails have been classed as either ‘small’ (minimal greater shell size <15 mm) or ‘large’ (minimal greater shell size ≥15 mm) species ([Table 1](#)), with experimental conditions slightly differing between the two groups to ensure the movements of all species were measured with similar accuracy. Before experiments, snails were kept in controlled conditions (18 °C, 80% R.H., 16:8 L:D photoperiod). They were housed by groups of five conspecific individuals in polythene boxes (9425 cm³ and 1334 cm² of available surface in the ‘large’ group, 471.2 cm³ and 345.6 cm² of available surface in the ‘small’ group) covered with a plastic mesh. Box sizes were chosen so that the mean snail mass per available m³ (Daguzan *et al.* 1982) did not differ significantly between boxes containing ‘small’ or ‘large’ species (median in small boxes = 0.58 g.dm⁻³; in large boxes = 0.67 g.dm⁻³; Wilcoxon rank-sum test, $W = 732$, $P = 0.99$). To provide a moist substrate and a source of water for the snails, the bottom of each box was lined with synthetic absorbent foam kept saturated in water. Snails were fed *ad libitum* with a composite snail food (cereal powder supplemented with calcium; Ets Berton, France). This resource was eaten readily by all species, by contrast with previously tested non-helicoid snail species (Ansart *et al.* 2014). Each snail was individually marked on the shell either by a plastic numeric coloured mark glued with cyanoacrylate (in the ‘large’ group) or by a coloured paint dot (in the ‘small’ group) (Henry & Jarne 2007).

Table 1. General information on the 20 species studied. Species names and family assignation follow Gargominy & Ripken (2011), except for *H. ligata*, which is absent from France (Welter-Schultes 2012). *: New gene sequences

Species	Family	Collecting locations and coordinates	N	Size class	GenBank accession numbers	
					COI	28S
<i>Cerneuella neglecta</i> (Draparnaud, 1805)	Hygromiidae	Arçais, France (46° 17' 54.7" N, 00° 41' 24.2" W)	20	Small	KF986834*	KF986827*
<i>Ciliella ciliata</i> (Hartmann, 1821)	Hygromiidae	Saint-Paul-sur-Ubaye, France (44° 29' 00.3" N, 06° 45' 02.2" E)	15		JX911289	JX911258
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	Cochlicellidae	Arçais, France (46° 17' 13.2" N, 00° 40' 03.0" W)	20		JX911294	JX911263
<i>Elona quimperiana</i> (Blainville, 1821)	Elonidae	Paimpont, France (48° 00' 10.9" N, 02° 13' 49.9" W)	20		FJ491875	JQ805023
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	Helicodontidae	Les Thuiles, France (44° 22' 36.0" N, 06° 33' 31.0" E)	10		KF986835*	KF986828*
<i>Monacha cantiana</i> (Montagu, 1803)	Hygromiidae	Jaujac, France (44° 38' 08.6" N, 04° 15' 33.7" E)	14		KF986833*	AY841332
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	Hygromiidae	Rennes, France (48° 07' 51.4" N, 01° 41' 34.2" W)	20		KF986836*	KF986829*
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	Helicidae	Arçais, France (46° 17' 13.2" N, 00° 40' 03.0" W)	20		JX911311	JX911280
<i>Trochoidea elegans</i> (Gmelin, 1791)	Hygromiidae	Arçais, France (46° 17' 13.2" N, 00° 40' 03.0" W)	20		KF986837*	KF986830*
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnæus, 1758)	Hygromiidae	Arçais, France (46° 17' 57.1" N, 00° 42' 21.6" W)	20		JX911310	JX911279
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	Hygromiidae	Rognes, France (43° 40' 48.6" N, 05° 20' 15.5" E)	20		KF986838*	KF986831*
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnæus, 1758)	Helicidae	Les Thuiles, France (44° 22' 36.0" N, 06° 33' 31.0" E)	10	Large	JX911284	JX911253
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	Helicidae	Léhon, France (48° 26' 14.6" N, 02° 02' 32.2" W)	20		JX911291	JX911260
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnæus, 1758)	Helicidae	Léhon, France (48° 26' 20.0" N, 02° 02' 24.9" W)	20		JX911293	JX911262
<i>Cepaea sylvatica</i> (Draparnaud, 1801)	Helicidae	Saint-Paul-sur-Ubaye, France (44° 29' 00.3" N, 06° 45' 02.2" E)	20		JX911296	JX911265
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	Helicidae	Arçais, France (46° 17' 54.7" N, 00° 41' 24.2" W)	20		JX911287	JX911256
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	Helicidae	Termoli, Italy (41° 59' 40.0" N, 14° 59' 56.5" E)	20		JX911300	JX911269
<i>Helix ligata</i> Müller, 1774	Helicidae	Episcopia, Italy (40° 04' 14.4" N, 16° 05' 56.5" E)	20		KF986839*	KF986832*
<i>Helix lucorum</i> Linnæus, 1758	Helicidae	Rueil-Malmaison, France (48° 52' 50.2" N, 02° 09' 40.8" E)	20		JX911302	JX911271
<i>Helix pomatia</i> Linnæus, 1758	Helicidae	Les Thuiles, France (44° 22' 36.0" N, 06° 33' 31.0" E)	20		JX911304	JX911273
<i>Oxychilus draparnaudi</i> (Beck, 1837) [outgroup]	Oxychilidae	--	--	--	JX911306	JX911275

Movement data acquisition

Individual movements were recorded by time-lapse photography in an empty arena lined with synthetic foam saturated in water ([Fig. 1](#)). To limit the influence of mucus trails and odours on activity (Dan & Bailey 1982), this lining was thoroughly washed after each monitoring session and changed between species, and the room ventilated. The room was under red light, as helicoid snails are mainly active at night (Cook 2001) and lack of photoreceptors for wave lengths higher than 580 nm (Chernorizov *et al.* 1994). Images were captured with USB cameras fixed to the ceiling (Hercules[®] 640 × 480 camera; Carentoir, France, in the ‘small’ group and Logitech[®] 1280 × 960 pixels camera, Morges, Switzerland, in the ‘large’ group), which allowed the coverage of a square of side length 170 cm at a 0.20 cm per pixel resolution for the ‘large’ group (50 cm side length and 0.10 cm per pixel resolution for the ‘small’ group). Resolution was higher in the ‘small’ group as small, whitish species were more difficult to pinpoint on the arena floor. In each experimental session, five conspecific snails held within a same box (see above) were tested at the same time. At the beginning of the experimental session, both the snails and the synthetic lining (hereafter termed the ‘patch’) were taken out of their box and put at the centre of the arena. This system allowed the separation of the arena in two zones ([Fig. 1](#)): snails began the monitoring on the patch, which was a familiar substrate in which mucous trails and other familiar odours were present and then could freely move to the unfamiliar area (the rest of the arena), with the same physical substrate but no indices of snail presence. The boundary between the patch and the unfamiliar area was marked by a small step (3 mm high), and both zones were deprived of any food source. Snails were then followed at a frame rate of two pictures per minute during 1 h or until they left the camera field. Preliminary tests have shown this set-up to be a good trade-off between the need to avoid autocorrelation between successive steps (Turchin 1998) and the need to have enough time intervals per trajectory and enough individuals ([Table 1](#)) to do a statistically meaningful analysis.

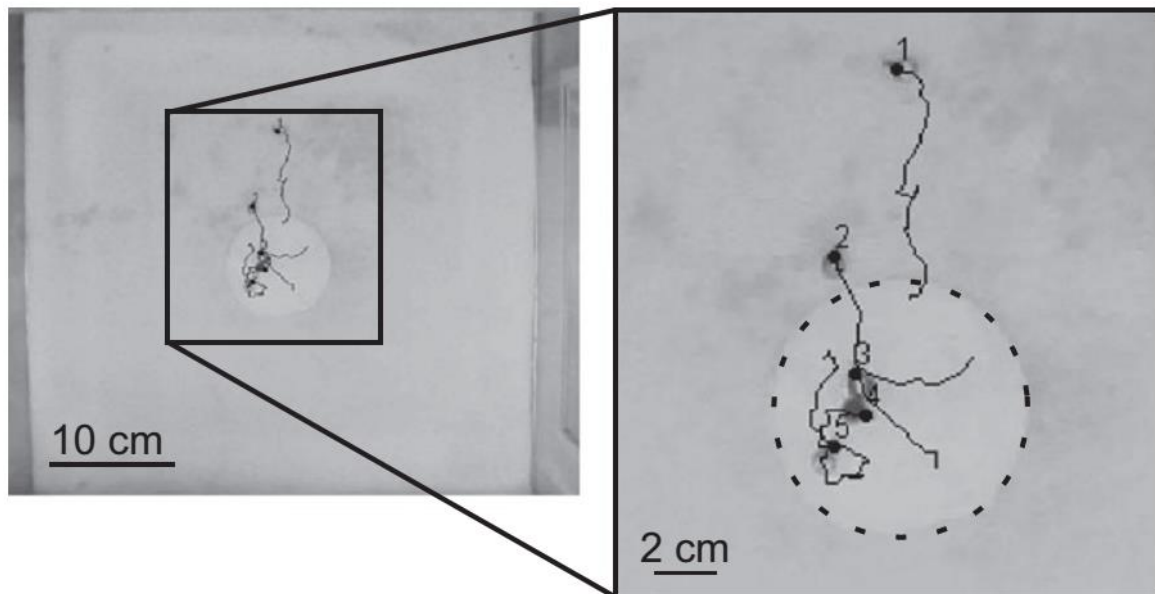


Figure 1. Capture from the end of a video tracking session of *Helicodonta obvoluta* snails (time = 60 min after release), showing individual tracks and the familiar ‘patch’ (dotted circle in the zoomed-in picture). Here, snails 1 and 2 left the patch and were considered explorers. A similar set-up, but with a square arena of side 170 cm, and a 10 × 25 cm patch, was used for larger species.

Individual coordinates over time were extracted from the recorded images using the Manual Tracking plugin in the ImageJ software (Abramoff *et al.* 2004; Cordelières 2005). Because the head of a snail can turn and retract without meaningful movement from the rest of the body, its position cannot be used to describe the individual displacement over time; we instead used the coordinates of the foremost point of the shell. The R package *adehabitatLT* (Calenge *et al.* 2009) was then used to transform these coordinates into trajectories, that is a succession of steps of various lengths and turn angles (Turchin 1998). When the recorded distance between two successive relocations was lower than the image resolution (i.e. 0.20 cm in the ‘large’ group, 0.10 cm in the ‘small’ group), telling actual movement apart from location errors due to camera noise was considered impossible. In this case, we replaced the coordinates of the relocation i by the coordinates of the relocation $i-1$.

Habitat specialization

Association of each species with the six top level terrestrial natural habitats in the EUNIS classification was recorded (B: Coastal habitats, D: Mires, bogs and fens, E: Grasslands and lands dominated by forbs, mosses or lichens, F: Heathland, scrub and tundra, G: Woodland, forest and other wooded land, H: Inland unvegetated or sparsely vegetated habitats; Louvel, Gaudillat & Poncet 2013). This excludes anthropic habitats such as agricultural and constructed/industrial habitats (I and J in the EUNIS classification, respectively). We used the fuzzy coding system proposed by Falkner *et al.* (2001), where 0 = species not recorded in the habitat, 1 = minor association, 2 = moderate association and 3 = strong association between the species and the habitat. Values of species–habitat association were obtained directly from Falkner *et al.* (2001) database, completed by a combination of field guides and faunas (Cossignani & Cossignani 1995; Kerney & Cameron 1999; Welter-Schultes 2012), research articles (Yildirim, Kebapçı & Gümüş 2004; Aubry *et al.* 2005) and our own personal observations ([Table S1, Supporting information](#)). This species–habitat matrix was then used to calculate the Paired Difference Index (PDI), which is a robust specialization index taking into account not only the number of resources used by a species, but also the strength (relative or absolute) of the association between the species and its resources (Poisot *et al.* 2012). PDI values can range from 0 (complete generalist, i.e. identical non-zero performance in all habitats) to 1 (complete specialist, i.e. non-zero performance is only recorded in one habitat). Given their size, snail movement might be less influenced by macrohabitat requirements than by microhabitat features such as local vegetation, moisture, soil type or shading. However, the latter are much less extensively documented than the former in European land snails (microhabitat preferences are only available for 14 species in our 20 species sample, Falkner *et al.* 2001), and PDI values based on macrohabitat and microhabitat preferences are correlated (Pearson's $r = 0.75$, $P = 0.002$, for the aforementioned 14 species; see also Aubry *et al.* 2005). Therefore, we used PDI values based on macrohabitat preferences as a measure of ecological specialization.

Phenotypic traits

During the marking process, snails were all weighted to the nearest 0.1 mg (CP224S balance, Sartorius, Göttingen, Germany). After movement monitoring, they were killed by freezing at -20°C for ‘large’ species, or by drowning followed by freezing for ‘small’ species. Preliminary tests showed that prolonged drowning alters the quality of soft tissues, especially the foot, but strongly increases the probability of dying with an extended soft body, making the extraction of the body from the shell much easier in small species. However, as a consequence of tissues alteration during drowning, some snails were unusable for foot dissection, meaning that the number of feet analysed was lower than the number of snails in some species ([Table S2, Supporting information](#)). After thawing, soft tissues were removed from the shell, and the foot separated from the rest of the somatic part by cutting the elongated body from immediately below the mouth to the mantle cavity. Feet were then dried at 40°C for 3 days before being weighted.

Molecular data and tree construction

The methods followed here have been described in details in Guiller *et al.* (2001) and Ansart *et al.* (2014). Therefore, we only present a general outline of the protocol.

DNA extraction, amplification and sequencing

Total genomic DNA was obtained from foot and mantle muscles of fresh or recently frozen material using the chelex extraction protocol (Estoup *et al.* 1996). We amplified fragments of c. 398 and 598 bp for the 28S rRNA nuclear and COI mitochondrial genes, respectively. The 28S (LSU) fragment was amplified using primers 28SF (5'-AACGCAAATGGCGGCCTCGG-3') and 28SR (5'-AAGACGGGTCGGGTGGAATG-3') (Koene & Schulenburg 2005). The COI region was amplified using FCOI (5'-10 ACTCAACGAATCATAAAGATATTGG-3') and RCOI (5'-TATACTTCAGGATGACCAAAAAATCA-3') primers (Folmer *et al.*

1994). After amplification, double-strand sequences were obtained using an automated sequencer (Plate-forme de séquençage et génotypage OUEST-genopole®). We used sequences from the GenBank for *Monacha cantiana* (28S only, [Table 1](#)) and *Elona quimperiana* (28S and COI, [Table 1](#)). For 13 species, including the out-group *Oxychilus draparnaudi*, we used sequences previously obtained by Ansart *et al.* (2014) ([Table 1](#)).

Sequence analysis

Mitochondrial sequences were aligned using the built-in assembly algorithm of the codoncode aligner software (v3.5; CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA). For the COI gene, we excluded the variable third codon position from the analysis to reduce the homoplastic effect of transitions on tree reconstruction, especially at higher levels of divergence (Ansart *et al.* 2014). This reduced the usable length of COI fragments from 598 to 398 bp. New sequences produced for 28S and COI genes were submitted to GenBank ([Table 1](#)).

Phylogenetic analysis

Phylogenetic relationships between species were estimated by Bayesian inference (BI). The best model of nucleotide substitutions was selected prior to BI analyses using the Akaike information criterion (AIC). The software mraic v1.4.2 (Nylander 2004) was used to evaluate 24 different models of nucleotide substitutions. The resulting best models were the GTR + I + Γ model for the COI gene (GTR: generalized time reversible, I: invariable sites, Γ : gamma distribution parameter that describes rate variation across variable sites) and the HKY model for the 28S gene (Hasegawa, Kishino & Yano 1985). These models were incorporated in mrbayes v3.1.1-p1 (Ronquist & Huelsenbeck 2003) for BI analyses. Phylogenetic inference was conducted using both genes simultaneously, concatenated into a super-gene alignment of 796 bp. The posterior probabilities of trees and parameters were approximated with Markov chain Monte Carlo (MCMC) and Metropolis coupling. We ran two independent MCMC analyses with four chains each and a temperature set to 0.2. Each chain was run for 3 000 000 cycles with trees sampled every 100 generations. Posterior probabilities were obtained from the 50% majority rules consensus of trees sampled after discarding the trees saved before chains reached apparent stationarity (i.e. a ‘burn-in period’ of 8000 generations).

Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using R (version 3.0.2; R Development Core Team 2014).

Classical statistical methods assume that data points are independent, an assumption that can be violated in comparative analysis data sets, owing to the common ancestry of species (Felsenstein 1985; Revell 2010). To take into account the potential effect of phylogeny in our analyses, we used phylogenetic generalized least squares regressions (PGLS) to analyse the interspecific correlations between movement traits and specialization. To know to which extent phylogeny has to be accounted for, measures of the phylogenetic signal (“the tendency of related species to resemble each other more than species drawn at random from the same tree”, Münkemüller *et al.* 2012) are needed. In this study, we used Pagel's λ , a scaling parameter applied to the internal branches of a tree ($\lambda = 0$: independence of data, i.e. “star”-like tree; $\lambda = 1$: trait evolution follows a Brownian motion (BM); $0 < \lambda < 1$: phylogenetic signal, with an evolution model different of BM; Revell 2010; Münkemüller *et al.* 2012), and calculated it for each variable separately. We then used the `pgls()` function in the R package `caper` (Orme *et al.* 2012) to simultaneously estimate regression parameters and phylogenetic signal in residuals by maximum likelihood. As demonstrated by Revell (2010), this procedure performs better than *a priori* tests of phylogenetic signal to diagnose whether a phylogenetic correction is needed. Moreover, in the absence of phylogenetic signal, it performs identically or near-identically to classical OLS regression methods. All these analyses were done using mean species values.

We investigated the possible linear relationships between habitat specialization (PDI) and the importance of locomotor organs, that is foot dry mass. To account for interspecific differences in size, the species' mean fresh body mass was included as a covariate. Body mass and foot dry mass were both $\log_{10}$ -transformed. Then, we analysed the effect of specialization on movement characteristics proper. Three movement variables were considered. First, the exploration probability was defined as the proportion of individuals of one species crossing the boundary between the familiar and unfamiliar areas (logit-transformed to comply

with the normality conditions of PGLSs) and interpreted as a proxy for emigration tendency. The two other variables were linked to movement during explorations. We measured the speed at which snails moved during exploration (path length divided by exploration duration, hereafter ‘movement speed’). The mean path sinuosity during exploration was also calculated, following the formula proposed by Benhamou (2004). Together, these two variables influence the speed at which individuals diffuse away from a given site: speed being equal, animals moving in less tortuous paths disperse further; conversely, when two animals have the same sinuosity, the fastest will disperse further in a given time interval (Codling, Plank & Benhamou 2008). Indeed, in *Cornu aspersum*, interindividual differences in movement identified using this experimental set-up matched differences in dispersal patterns observed in semi-natural and natural settings (Articles [1](#), [2](#), [3](#)). For each movement variable, our linear regression models contained two explanatory variables: habitat specialization (PDI) and the species’ mean fresh body mass ($\log_{10}$ -transformed). Non-significant terms ($P > 0.05$) were dropped from these models before results presentation or interpretation.

Results

Phylogenetic tree

The general typology of the tree was similar to the Helicoidea subtree of Ansart *et al.* (2014) ([Fig. 2](#)), with a first genetic gap separating two clades, one clustering the Helicidae and Eloniidae families and one corresponding to the Hygromiidae *sensu lato* (Kerney & Cameron 1999; Bouchet *et al.* 2005). As in Ansart *et al.* (2014), tree resolution did not allow to completely resolve phylogenetic relationships within the Eloniidae/Helicidae clade and polytomies appeared. The Hygromiidae *s.l.* side of the tree is fully resolved, but the monophyly of the Hygromiidae *sensu stricto* (minus Helicodontidae and Cochlicellidae) is not supported here (as suggested by Bouchet *et al.* 2005).

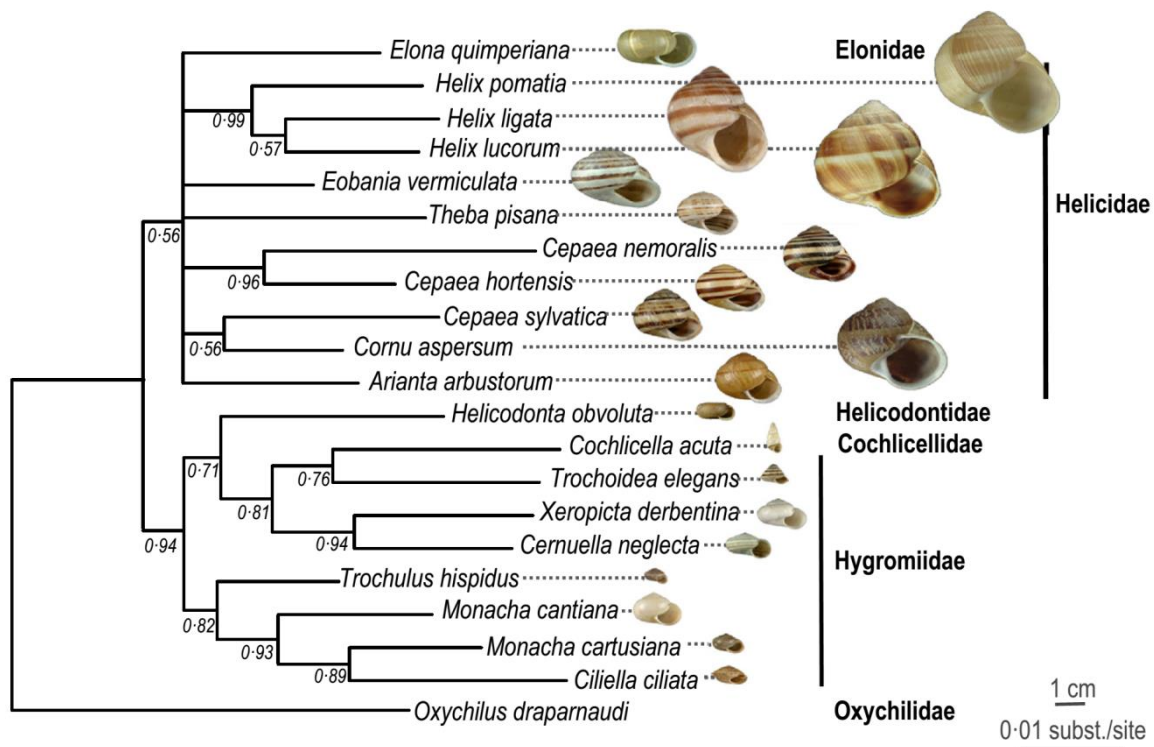


Figure 2. Fifty percentage majority-rule consensus phylogram from the Bayesian inference (BI) analysis of 28S and COI sequences of 20 land snail species (superfam. Helicoidea). The tree is rooted using *Oxychilus draparnaudi* (superfam. Gastrodontoidea) as out-group. Branches without posterior probability values (values in italics) are supported by <50% of the sampled trees. 28S and COI GenBank accession numbers are given in [Table 1](#). Family names are according to Gargominy & Ripken (2011). Snail shell pictures are reproduced from Welter-Schultes (2012; for *Helix ligata*) and Gargominy & Ripken (Gargominy & Ripken 2011; for the other 19 species), with the authors' authorization.

Phylogenetic effect

Pagel's λ for $\log_{10}(\text{body mass})$, foot dry mass and movement speed was equal to 1 and significantly different from 0 ($P < 0.001$), indicating phylogenetic signal for these traits, and did not differ from 1 ($P = 1$), indicating strong support for a BM model of evolution. For PDI, exploration propensity and path sinuosity, the estimated λ was equal to 0, but due to low sample size, without being significantly different from 1. For all dependent variables in PGLS models presented below (i.e. foot dry mass, exploration probability, speed and sinuosity), the phylogenetic signal in residuals, after taking into account the effect of dependent

variables, was also estimated to be 0 and non-significantly different from 1.

Correlations between movement traits and specialisation

Traits linked to movement during exploration were significantly correlated: faster than average species moved in straighter paths than slower species and also had bigger feet, after accounting for body mass (Table 2). On the other hand, correlations between exploration probability and other movement-related traits, including foot mass, were not significant.

Table 2. Phylogenetically corrected correlations between movement-related traits (Pearson's r coefficients from phylogenetic generalized least squares (PGLS) regressions, $n = 20$ species, $*P < 0.05$, $***P < 0.001$). For correlations involving movement speed or foot mass, models include $\log_{10}(\text{body mass})$ as a covariate, and partial correlation coefficients are presented.

	Movement speed	Path sinuosity	Exploration propensity
Path sinuosity	−0.79***	–	–
Exploration propensity	0.32	−0.36	–
$\log_{10}(\text{Foot mass})$	0.50*	−0.46*	0.42

Body mass being equal, habitat specialist species (high PDI values) had smaller feet than more generalist species (PGLS, $P = 0.033$, Fig. 3). There were exploring snails in all 20 species; the probability of exploration ranged from 0.15 (*Helix ligata*) to 0.90 (*Arianta arbustorum*). Habitat specialist species were less prone to explore than generalists ($R^2 = 0.23$, $P = 0.018$, Fig. 4). Mean movement speed during exploration ranged from 0.46 cm min^{-1} in *Helicodonta obvoluta* to 4.11 cm min^{-1} in *Cepaea hortensis* and was positively correlated with $\log_{10}(\text{body mass})$; size being equal, habitat generalists were on average faster (Fig. 5, $R^2 = 0.49$, $P_{\text{bodymass}} = 0.004$, $P_{\text{PDI}} = 0.012$). The sinuosity of explorers' paths was positively correlated with habitat specialization (Fig. 6, $R^2 = 0.21$, $P = 0.023$).

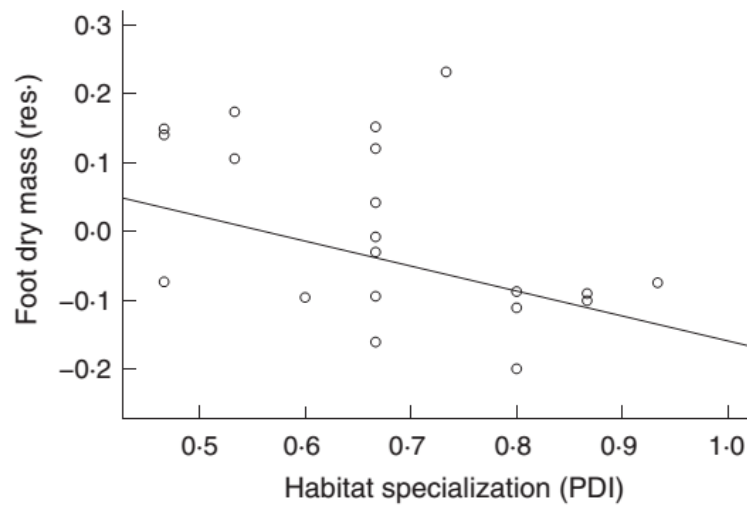


Figure 3. Relationship between habitat specialization (measured by the Paired Difference Index (PDI) value) and mean foot dry mass. Residuals from a preliminary regression on $\log_{10}(\text{body mass})$ are plotted against PDI values. Fitted values from a phylogenetic generalized least squares regressions (PGLS) (line) are presented for illustration purposes only; the discussed model directly includes $\log_{10}(\text{body mass})$ as a covariate ($R^2 = 0.18$ for the partial regression presented here and 0.98 for the full model including body mass).

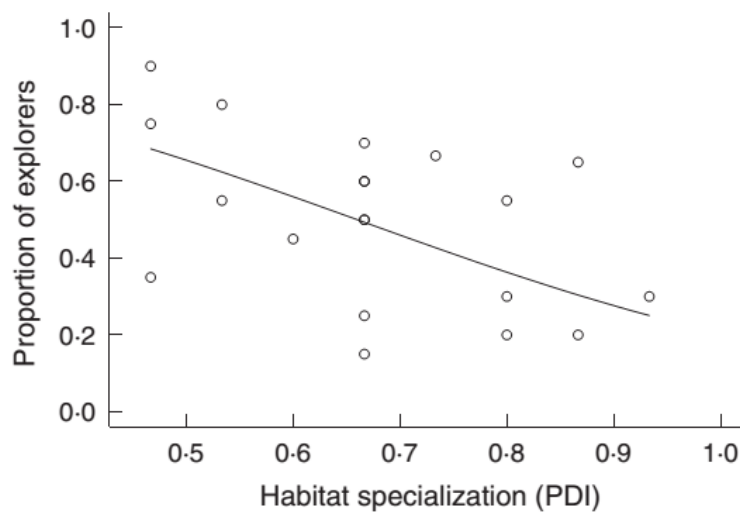


Figure 4. Proportion of explorers in the 20 species studied as a function of habitat specialization (measured by the Paired Difference Index (PDI) value). The line represents fitted values from a phylogenetic generalized least squares regressions (PGLS) with no phylogenetic signal in residuals ($\lambda = 0$). The model was fitted on logit-transformed values; data were back-transformed before plotting.

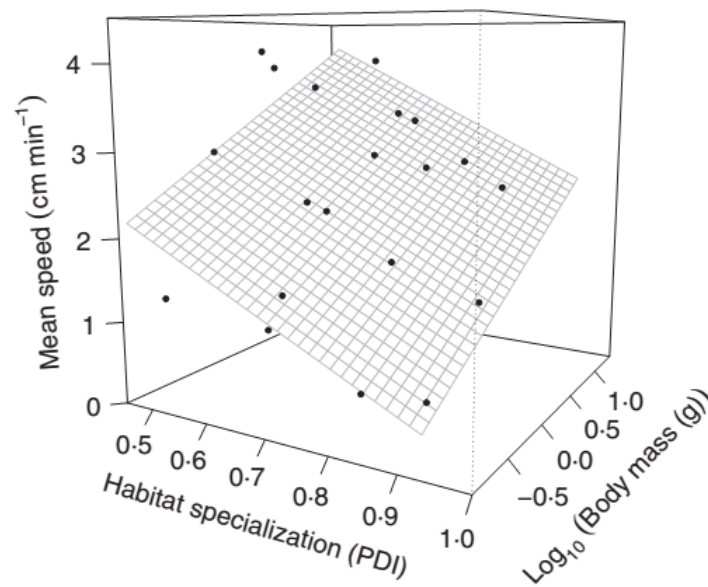


Figure 5. Mean movement speed of explorers in the 20 species studied as a function of mean body mass and habitat specialization (measured by the Paired Difference Index (PDI) value). The plane represents fitted values from a phylogenetic generalized least squares regressions (PGLS) with no phylogenetic signal in residuals ($\lambda = 0$).

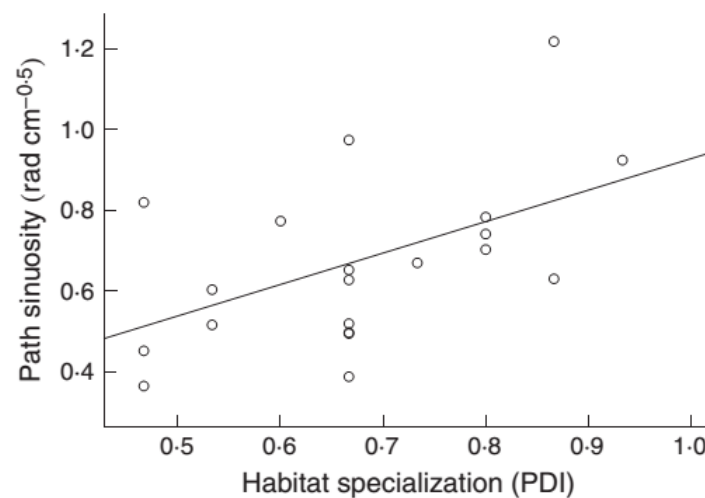


Figure 6. Mean sinuosity of explorers' paths in the 20 species studied as a function of habitat specialization (measured by the Paired Difference Index (PDI) value). The line represents fitted values from a phylogenetic generalized least squares regressions (PGLS) with no phylogenetic signal in residuals ($\lambda = 0$).

Discussion

In this study, we aimed to determine whether a dispersal/ecological specialization syndrome existed in land snails, a group marked by a high cost of dispersal, and developed a standardized method allowing us to compare movement capacity and propensity in snails coming from different habitats. We showed that several movement and phenotypic traits did correlate with each other and with habitat specialization, leading to increased dispersal potential in generalists, and that several traits linked to mobility were phylogenetically constrained.

Phylogenetic constraints on body mass influence movement capacities

Phylogenetic signal varied between traits and interestingly, all phylogenetically constrained traits were positively correlated with $\log_{10}(\text{body mass})$, with no residual phylogenetic signal when body mass was taken into account in regression models. Physical and morphological traits of organisms, and especially body size, are known to be largely conserved through evolution (Blomberg, Garland & Ives 2003). Thus, body mass appears to be phylogenetically conserved in land snails (this is apparent on [Fig. 2](#)) and, in turn, to strongly influence dispersal-related traits. This positive relationship between body mass and movement or dispersal capacities has been observed in many other animal groups (Jenkins *et al.* 2007; Stevens *et al.* 2014) and is based, among other things, on a decrease of the energetic cost of movement per distance unit with increasing body mass (Schmidt-Nielsen 1972). By contrast, exploration propensity and path sinuosity are not correlated with body mass and neither present significant phylogenetic signal. This might be because the decisions of leaving and turning are much less constrained by size-dependent costs than movement itself (even if the energetic costs of turning are not so negligible; Wilson *et al.* 2013). Although all movement-related traits we studied respond to environmental pressures to a degree (see below), the fact that speed is evolutionary constrained (*via* body mass), when exploration propensity and path sinuosity are more labile (as are many behavioural traits; Blomberg *et al.* 2003), might have

important consequences for the evolution of dispersal strategies. Indeed, it implies that adjustments of dispersal to rapidly changing conditions are more likely to occur *via* changes in emigration probability and path straightness, than by shifts in dispersal speed. However, movement speed and its potential consequences on time costs of dispersal remain understudied to date (Bonte *et al.* 2012).

Behavioural and phenotypic traits correlate in a movement/habitat specialization syndrome

All movements traits studied here were correlated to habitat specialization: generalist species were more explorative, faster and moved in straighter paths. As a consequence, they are expected to emigrate more, disperse faster and further away from familiar sites, compared to specialists (Codling *et al.* 2008). They also had, size being equal, bigger feet, a trait positively linked to movement speed during exploration. The existence of correlations linking both behavioural and morphological traits in a common syndrome naturally leads to questions on the determinants of dispersal and the trade-offs constraining dispersal evolution (Bonte *et al.* 2012; Ronce & Clobert 2012). Intuitively, dispersal can be seen at odds with ecological specialization, as an increase in one trait tends to disrupt benefits brought by the other: high dispersal increases the risk of ending in a different, less favourable habitat, thus decreasing the benefits of specialization (Bonte *et al.* 2003); and gene flow mediated by dispersal may interrupt ongoing local adaptation (Kisdi 2002). According to evolutionary models, this situation is expected to lead to the apparition of low-dispersal specialists and high-dispersal generalists (Kisdi 2002; Nurmi & Parvinen 2008, 2011). Indeed, after manipulating dispersal levels of bacteria in experimental heterogeneous micro-landscapes, Venail *et al.* (2008) observed the evolution of resource specialists when dispersal was limited and generalists in higher dispersal treatments. In addition, organisms living in environments where resources are scarce are expected to have lower metabolic rates (Mueller & Diamond 2001; Vignes *et al.* 2012), meaning that specialists may have slower metabolisms than generalists (e.g. Le Lann *et al.* 2012). This might influence locomotor performance (Niitepõld *et al.* 2009; Réale *et al.* 2010) and lead to decreased dispersal capacity with increased specialization, as observed in our study. Helicoid land snails are able to

withstand long periods of dormancy, up to several months (Falkner *et al.* 2001). If there are metabolic differences between generalist and specialist snails, it might be interesting to see whether specialists are more likely to enter or survive dormancy, leading to a negative correlation between risk spreading in space and in time (Buoro & Carlson 2014), and adding a supplementary dimension to the observed dispersal/specialization syndrome. On the other hand, the aforementioned evolutionary models also predict the existence of non-monotonous relationships between dispersal and specialization under some conditions (Kisdi 2002; Nurmi & Parvinen 2008). There are indeed cases when specialists have maintained high dispersal, which compensates for the spatial scarcity of specialists' resources (e.g. Centeno-Cuadros *et al.* 2011); however, negative correlations between specialization and dispersal seem to be the rule rather than the exception (Bonte *et al.* 2003; Venail *et al.* 2008; Stevens *et al.* 2014; the present study). This has important consequences for species conservation, as both specialization and low-dispersal ability are traits known to increase extinction probability, especially in the face of climate and land use changes (Kotiaho *et al.* 2005; Botts, Erasmus & Alexander 2013). Finally, another theoretical prediction on the joint evolution of specialization and dispersal is that the former should usually evolve faster than the latter, because the effects of dispersal on fecundity are relative on the conditions in both the departure and the arrival patch (Nurmi & Parvinen 2011). While our results showed that several movement traits are evolutionary constrained and habitat specialization more labile, as predicted, this seems to be mostly linked to body size constraints on movement, which were not accounted for in Nurmi & Parvinen's (2011) model. We did not see any differences in Pagel's λ between size-independent movement traits and specialization, but our sample size strongly limited our ability to detect small differences in phylogenetic signal (Münkemüller *et al.* 2012).

The present study, along a few others (Bonte *et al.* 2003; Entling *et al.* 2011; Stevens *et al.* 2012, 2014; Mabry *et al.* 2013) highlights the usefulness and power of multi-species and multi-traits comparisons to understand the ecological and evolutionary drivers of dispersal. Indeed, such comparative analyses, either by using trait data bases or through standardized experimental approaches, offer the potential to unravel complex associations between dispersal and multiple other traits. Here, we have been able to gather evidence for a dispersal/specialization

syndrome in European land snails involving both behavioural and morphological traits. While we used relatively coarse measures of habitat specialization, they were correlated to finer-grained measures (see Material & Methods), and previous studies indicate that measures of specialization taken at different scales give very similar results (Bonte *et al.* 2003; Entling *et al.* 2011). Further research is, however, needed to determine how the strength of this syndrome varies with local habitat, population or landscape characteristics (Stevens *et al.* 2013) and to which extent dispersal and specialization correlate with other life-history traits, such as dormancy (Buoro & Carlson 2014), metabolic activity (Réale *et al.* 2010) or reproductive performances (Stevens *et al.* 2012; Ronce & Clobert 2012). Partial data on snail mean clutch mass seem to support the latter, with a positive link existing between habitat specialization and clutch mass (A. Ansart, unpublished data; [Fig. S2, Supporting information](#)). Despite these advantages, phylogenetic comparative methods have rarely been used in dispersal ecology until very recently, and approaches combining experimental data and phylogenetic information to investigate the evolution of movement traits are even rarer (but see Corcobado *et al.* 2012). Altogether, comparative studies (Stevens *et al.* 2012, 2014; the present study), experimental evolution approaches (Venail *et al.* 2008) and evolutionary models (Kisdi 2002; Nurmi & Parvinen 2011) show that dispersal and specialization should not be considered separately, but as two elements of a more general syndrome. This has potentially important consequences for ecosystem functioning in heterogeneous environments (Venail *et al.* 2008) and might make specialist species doubly vulnerable to extinction (Warren *et al.* 2001; Reinhardt *et al.* 2005). Therefore, recognizing and accounting for the pervasiveness of dispersal/specialization syndromes, and dispersal syndromes in general, is critically important to understand how the dynamics and persistence of populations, species and communities will be affected by the current environmental changes.

Acknowledgements

We would like to thank two anonymous referees for their very helpful comments on a previous version of the manuscript, which greatly improved the quality of this article. We thank the participants to the 9th

‘Ecology and Behaviour’ meeting (Strasbourg 2013) and to the ‘Movement and Dispersal’ conference (Aberdeen 2013) for their insightful comments on this work. We are particularly thankful to Virginie Stevens, for taking the time to answer our questions and letting us read her manuscript on dispersal syndromes ahead of publication. We are also grateful to Valérie Briand for her help in gathering literature on land snail natural history and to all the people who collected snails for this study purpose, in particular Frédéric Magnin, who provided us with valuable information on *Xeropicta derbentina* habitat, Thomas Geslin, Thierry Le Run, Nicole Limondin-Lozouet, Olivier Moine, Mathieu Daëron and Adeline Sénéchal. We would also like to thank Olivier Gargominy and Francisco Welter-Schultes, for allowing us to reuse their snail shell pictures. This work benefited from the ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory) program from the Mercantour National Park and was partly supported by the MAPGEO project, funded by the INSU/INEE PALEO2 program of the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS).

Data accessibility

Data can be found at the Dryad Digital Repository: <http://doi.org/10.5061/dryad.js5d3>. Gene sequences have been deposited to the GenBank (see [Table 1](#) for details and accession numbers).

Electronic supplementary material



Figure S1. Map of the collection sites in France and Italy. 1. *Elona quimperiana* 2. *Cepaea hortensis*; *Cepaea nemoralis* 3. *Monacha cartusiana* 4. *Helix lucorum* 5. *Cernuella neglecta*; *Cochlicella acuta*; *Cornu aspersum*; *Theba pisana*; *Trochulus hispidus*; *Trochoidea elegans* 6. *Monacha cantiana* 7. *Arianta arbustorum*; *Cepaea sylvatica*; *Ciliella ciliata*; *Helicodonta obvoluta*; *Helix pomatia* 8. *Xeropicta derbentina* 9. *Eobania vermiculata* 10. *Helix ligata*. See [Table 1](#) in the main article for detailed coordinates. Base map by EuroStat (http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/gisco_Geographical_information_maps/po_pups/references/administrative_units_statistical_units_1), © EuroGeographics for the administrative boundaries

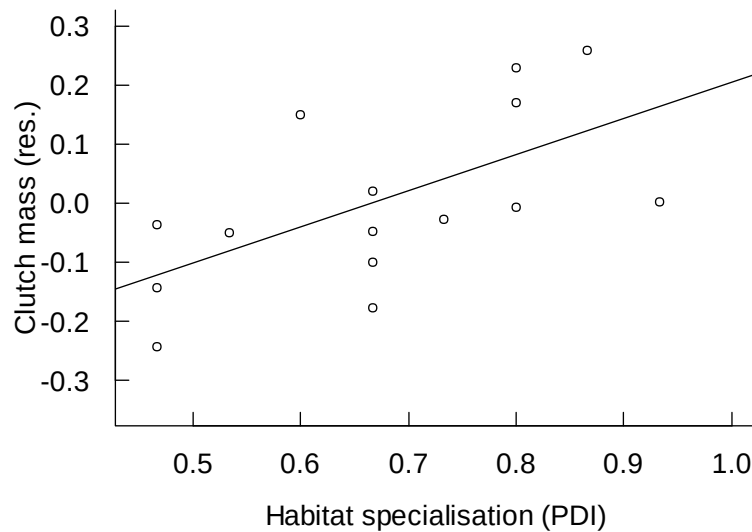


Figure S2. Relationship between habitat specialisation (measured by the PDI value), and mean clutch mass. Residuals from a preliminary regression on $\log_{10}(\text{body mass})$ are plotted against PDI values. Fitted values from a PGLS (line) are presented for illustration purposes only ($R^2 = 0.32$ for the partial regression presented here and 0.98 for the full model including body mass).

Table S1 (next page). Association of each species with the 6 top level terrestrial natural habitats in the EUNIS classification, using the fuzzy coding system proposed by Falkner et al. (2001), where 0=species not recorded in the habitat, 1=minor association, 2=moderate association, and 3=strong association between the species and the habitat.

References for Table S1:

- Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F. & Kiss, L. (2005) Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France. *Diversity and Distributions*, **11**, 539–547.
- Cossignani, T. & Cossignani, V. (1995) *Atlante delle conchiglie terrestri e dulciacquicole italiane*. Mostra mondiale malacologia by L'Informatore Piceno, Ancona, Italy.
- Falkner, G., Obrdlik, P., Castella, E. & Speight, M.C.D. (2001) *Shelled Gastropoda of Western Europe*. Friedrich Held Gesellschaft, München, Germany.
- Kerney, M.P. & Cameron, R.A.D. (1999) *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- Welter-Schultes, F. (2012) *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Planet Poster Editions, Göttingen, Germany.
- Yildirim, Z., Kebapçı, Ü. & Gümüş, B.A. (2004) Edible snails (terrestrial) of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, **28**, 329–335.

Species	B: Coastal habitats	D: Mires, bogs and fens	E: Grasslands	F: Heathland, scrub and tundra	G: Woodland, forest and other wooded land	H: Inland unvegetated or sparsely vegetated habitats (i.e., rocky habitats)
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnæus, 1758)	0	1	3	2	3	2
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	1	1	2	2	3	2
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnæus, 1758)	1	1	3	1	2	2
<i>Cepaea sylvatica</i> (Draparnaud, 1801)	0	1	2	0	3	2
<i>Ceruellia neglecta</i> (Draparnaud, 1805)	0	0	3	1	0	2
<i>Ciliella ciliata</i> (Hartmann, 1821)	0	0	3	0	1	3
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	3	0	1	0	0	0
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	1	0	1	3	2	2
<i>Elona quimperiana</i> (Blainville, 1821)	0	0	0	0	3	2
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	0	0	2	3	1	2
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	0	0	0	0	3	3
<i>Helix ligata</i> Müller, 1774	0	0	1	3	3	1
<i>Helix lucorum</i> Linnæus, 1758	0	0	3	1	2	0
<i>Helix pomatia</i> Linnæus, 1758	0	0	3	1	2	2
<i>Monacha cantiana</i> (Montagu, 1803)	3	0	3	2	0	0
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	2	0	3	2	1	2
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	3	0	1	0	0	1
<i>Trochoidea elegans</i> (Gmelin, 1791)	3	0	2	3	0	0
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnæus, 1758)	1	1	3	2	2	2
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	0	0	3	1	1	3

Table S2. Mean values of movement, phenotypic, and specialization traits for the 20 species studied.

Species	Proportion of explorers	Movement speed of explorers (cm/min)		Path sinuosity of explorers (rad.cm ^{-0.5})		Foot dry mass (mg)			Shell size (mm)	
		Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.	n	Mean	S.E.
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnæus, 1758)	0.9 (9/10)	3.89	0.26	0.36	0.02	68.1	4.5	10	20.35	0.53
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	0.35 (7/20)	4.12	0.47	0.45	0.21	47.6	1.8	18	18.74	0.16
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnæus, 1758)	0.55 (11/20)	3.63	0.30	0.52	0.08	82.7	7.5	19	22.65	0.25
<i>Cepaea sylvatica</i> (Draparnaud, 1801)	0.70 (14/20)	4.00	0.27	0.49	0.07	44.6	4.2	20	21.22	0.34
<i>Ceruella neglecta</i> (Draparnaud, 1805)	0.55 (11/20)	1.79	0.24	0.74	0.08	3.7	0.5	19	12.71	0.51
<i>Ciliella ciliata</i> (Hartmann, 1821)	0.67 (10/15)	1.64	0.18	0.67	0.05	1.6	0.2	9	7.07	0.29
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	0.30 (6/20)	0.78	0.10	0.92	0.16	0.9	0.1	11	12.47	0.41
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	0.45 (9/20)	2.66	0.51	0.77	0.16	130.6	10.5	20	29.25	0.46
<i>Elona quimperiana</i> (Blainville, 1821)	0.20 (4/20)	1.10	0.42	1.22	0.52	26.0	3.0	20	19.58	0.58
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	0.25 (5/20)	3.29	0.72	0.65	0.44	89.2	6.5	20	28.70	0.34
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	0.20 (2/10)	0.46	0.24	0.78	0.17	1.8	0.4	10	9.01	0.15
<i>Helix ligata</i> Müller, 1774	0.15 (3/20)	3.16	1.02	0.52	0.27	237.9	25.0	20	28.85	0.63
<i>Helix lucorum</i> Linnæus, 1758	0.30 (6/20)	2.22	0.44	0.70	0.24	400.7	28.3	20	39.88	0.56
<i>Helix pomatia</i> Linnæus, 1758	0.60 (12/20)	2.45	0.28	0.50	0.23	501.0	63.3	20	33.80	1.64
<i>Monacha cantiana</i> (Montagu, 1803)	0.50 (7/14)	2.22	0.26	0.39	0.08	6.5	0.9	8	13.29	0.22
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	0.80 (16/20)	2.96	0.23	0.60	0.07	5.0	0.6	17	10.13	0.18
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	0.65 (13/20)	2.89	0.27	0.63	0.08	13.0	1.0	17	15.23	0.35
<i>Trochoidea elegans</i> (Gmelin, 1791)	0.50 (10/20)	1.06	0.11	0.97	0.35	1.7	0.3	18	8.93	0.16
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnæus, 1758)	0.75 (15/20)	1.16	0.12	0.82	0.13	1.8	0.1	18	8.78	0.10
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	0.60 (12/20)	2.39	0.22	0.63	0.09	7.0	0.6	18	11.38	0.18

Table S2 (end)

Species	Body mass (g)		PDI	Clutch mass (mg)		
	Mean	S.E.		Mean	n	S.E.
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnæus, 1758)	3.16	0.23	0.47	899.6	8	112.5
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	2.30	0.07	0.47	396.7	5	49.7
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnæus, 1758)	3.98	0.17	0.53	1124.5	6	197.3
<i>Cepaea sylvatica</i> (Draparnaud, 1801)	3.08	0.17	0.67	758.6	3	61.1
<i>Ceriuella neglecta</i> (Draparnaud, 1805)	0.53	0.04	0.80	237.1	18	36.6
<i>Ciliella ciliata</i> (Hartmann, 1821)	0.11	0.01	0.73	24.2	8	4.9
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	0.13	0.01	0.93	29.3	21	5.1
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	8.67	0.36	0.60	4163.2	6	1114.1
<i>Elona quimperiana</i> (Blainville, 1821)	2.20	0.18	0.87	--	--	--
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	6.25	0.31	0.67	1849.1	10	171.3
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	0.24	0.02	0.80	58.4	22	6.2
<i>Helix ligata</i> Müller, 1774	10.95	0.68	0.67	--	--	--
<i>Helix lucorum</i> Linnæus, 1758	21.80	0.84	0.80	11946.1	2	3572.8
<i>Helix pomatia</i> Linnæus, 1758	16.55	1.84	0.67	3958.4	4	1058.1
<i>Monacha cantiana</i> (Montagu, 1803)	0.78	0.02	0.67	--	--	--
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	0.33	0.02	0.53	--	--	--
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	1.25	0.05	0.87	644.9	7	114.9
<i>Trochoidea elegans</i> (Gmelin, 1791)	0.19	0.01	0.67	48.6	25	7.0
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnæus, 1758)	0.22	0.01	0.47	38.5	47	4.2
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	0.49	0.02	0.67	--	--	--

Partie 4 :



Discussion générale

- 1. Dispersion et reproduction chez une espèce hermaphrodite
- 2. Dispersion et persistance en paysages fragmentés et anthropisés
- 3. Perspectives et futures directions de recherche
- Conclusion : comprendre le rôle des comportements de dispersion dans le succès de *Cornu aspersum* à l'échelle mondiale

“He wondered whether home was a thing that happened to a place after a while, or if it was something that you found in the end, if you simply walked and waited and willed it long enough.”

Neil Gaiman, *American Gods*

En modifiant la distribution spatiale des individus et des gènes et en interagissant avec de nombreux autres traits, les comportements de dispersion sont au cœur de nombreux processus écologiques et évolutifs. Beaucoup d'écologues cherchent à comprendre ce qui fait que, dans un même environnement, certains individus dispersent alors que d'autres restent sédentaires, comment la façon dont les organismes perçoivent leur environnement influence leur comportement de dispersion, et quelles en sont les conséquences en termes de survie et de reproduction. Identifier les déterminants de la dispersion est essentiel pour comprendre comment les populations et espèces vont répondre aux fluctuations de l'environnement, et pourquoi, alors que certaines populations et espèces sont actuellement en régression, d'autres réussissent à se maintenir, voire à étendre leur aire de répartition.

Dans ce contexte, un objectif de cette thèse était de comprendre les relations entre reproduction et dispersion chez une espèce hermaphrodite, en utilisant l'escargot petit-gris *Cornu aspersum* comme modèle. Si les liens entre dispersion et reproduction ont été largement étudiés chez des animaux gonochoriques, ils étaient encore inexplorés chez les hermaphrodites, malgré le rôle potentiel de la dispersion dans l'évolution d'un tel système de reproduction. Nous avons d'abord étudié, en conditions semi-naturelles, les patrons de dispersion d'escargots appartenant à deux stades de développement reproducteur (Articles [1](#), [3](#)). Pour comprendre de façon plus détaillée le rôle relatif de la croissance, de la reproduction mâle, de la reproduction femelle dans la variation du comportement de dispersion, nous avons ensuite étudié le mouvement d'escargots en conditions contrôlées ([Article 2](#)). Cette étude a aussi permis de démêler les liens complexes entre mesures de la condition corporelle et mouvement chez cette espèce.

Nous nous sommes également intéressés aux mécanismes permettant aux escargots de persister dans des milieux souvent hétérogènes et fragmentés, malgré des coûts du mouvement théoriquement très élevés. Pour cela, nous avons d'abord étudié comment, chez *C. aspersum*, les comportements liés à la dispersion varient en fonction de différents éléments de l'environnement (Articles [3](#), [4](#), [5](#)). Le lien entre dispersion et densité de population, important pour la dynamique des (méta-) populations et les processus de colonisation, a été analysé à l'aide d'un nouveau type de modèles ([Article 3](#)). En comparant le comportement d'individus provenant de différentes populations au sein d'un paysage

récemment urbanisé, nous avons cherché à comprendre comment *C. aspersum* répondait à l'hétérogénéité spatiale et à la fragmentation de son environnement ([Article 5](#)). Nous avons finalement étudié le mouvement d'une vingtaine d'espèces d'escargots (dont *C. aspersum*) différant en terme de spécialisation écologique, les espèces exploitant une large gamme d'habitats percevant leur environnement de façon différente de celles inféodées à un ou à quelques types de milieux ([Article 6](#)).

1 Dispersion et reproduction chez une espèce hermaphrodite

A. Compromis entre dispersion et investissement dans la fonction femelle

Chez le petit-gris, nos résultats montrent que la propension à explorer est négativement corrélée à l'investissement dans la fonction femelle, mesuré par la masse relative de la glande à albumine ([Article 2](#)). La masse de cette glande, qui fournit les réserves énergétiques des œufs, est une bonne mesure de l'investissement possible dans une ponte (Tomba 1984). La reproduction femelle est très coûteuse chez les escargots : la glande à albumine, qui peut occuper jusqu'à plus de 30% de la masse sèche totale ([Article 2](#)), est presque entièrement vidée lors de la ponte (Tomba 1984) et ce, plusieurs fois par saison (jusqu'à 5 fois en conditions climatiques naturelles ; Madec 1989). A l'échelle interspécifique, les espèces généralistes plus mobiles semblent produire des pontes plus petites que les espèces spécialistes de taille similaire ([Article 6](#)). Le compromis observé entre comportement exploratoire et reproduction femelle peut être lié à des contraintes énergétiques, l'énergie investie dans la glande à albumine n'étant plus disponible pour le mouvement, et/ou à des contraintes endocrines, les hormones favorisant un des deux traits inhibant l'autre (Harshman & Zera 2007). Chez les Gastéropodes terrestres, l'injection d'œstrogènes ou d'extraits d'une région des ganglions cérébroïdes (les corps dorsaux) stimule le développement des organes femelles et le stockage de réserves dans la glande à albumine tandis que l'injection d'extraits de tentacules céphaliques l'inhibe (Wijdenes *et al.* 1987; Gomot de Vaufléury 2001). Comparer l'investissement dans la fonction femelle et les comportements liés à la

dispersion chez des individus traités ou non avec l'une de ces hormones pourrait permettre de mieux comprendre comment, au niveau proximal, le compromis dispersion / reproduction se met en place. Chez les femelles adultes de plusieurs espèces de grillons, traiter des individus macroptères à l'hormone juvénile les transforme en « phénocopies » du morphe brachyptère, avec une stimulation du développement des ovaires, une altération du métabolisme des lipides et une histolyse de leurs muscles alaires (Zera & Zhao 2004; Zhao & Zhu 2013).

Les coûts liés à la dispersion peuvent également être payés après celle-ci, l'énergie dépensée pendant le mouvement n'étant plus disponible pour la reproduction : chez plusieurs espèces d'insectes, les individus s'étant déplacés subissent ensuite une baisse de leur fécondité proportionnelle à la durée / l'amplitude de leur mouvement (Roff 1977; Samietz & Köhler 2012). Nous avons également prévu de tester cet effet, en comparant les performances reproductives des disperseurs et sédentaires de *C. aspersum* en conditions semi-naturelles. Nous comptons comparer la probabilité d'accouplement, le succès de reproduction en tant que mâle ou femelle et l'investissement dans les pontes (masse et nombre d'œufs), mais les conditions sèches de juillet 2013 ont inhibé les mouvements et les pontes pendant la durée de l'expérience (voir [Article 3](#)).

B. Et la fonction mâle ?

Nous n'avons observé aucun lien entre traits liés à la fécondité mâle (taille du complexe pénis / épiphallus, présence d'un dard) et traits de mouvement ([Article 2](#)). Bien que la production des spermatophores soit coûteuse, les coûts associés à la fonction mâle semblent minimes chez les Hélicidés (de l'ordre de 1-5% contre 95-99% de l'investissement dans les gamètes et œufs ; Locher & Baur 2000). Ces chiffres ne prennent cependant pas en compte les coûts liés aux comportements de parade, pendant lesquels les escargots produisent une grande quantité de mucus, ou ceux liés à la production d'un dard et des allohormones associées. Chez certains Coléoptères, en plus de l'investissement direct dans la reproduction, les traits sexuels secondaires liés à la compétition sexuelle (cornes, mandibules) sont coûteux et sont impliqués dans des compromis avec la dispersion (Okada, Nomura & Miyatake 2007; Okada *et al.* 2008; Yamane *et al.* 2010). Le coût en calcium de la production d'un dard est

cependant assez faible, correspondant à celui d'un seul œuf (Koene & Chase 1998a), alors que les pontes de *C. aspersum* contiennent entre 70 et 220 œufs (Ansart, Madec & Guiller 2009; Welter-Schultes 2012; Kramarenko 2013).

Il est possible que le dard permette de manipuler non seulement le succès de paternité du « lanceur » (Koene & Chase 1998b; Chase & Blanchard 2006), mais également l'investissement dans la fonction femelle du receveur. Chez l'escargot *Euhadra quaesita*, les individus ayant reçu un dard ou le mucus injecté par le dard se réaccouplent plus tardivement, et tendent à pondre plus d'œufs (Kimura, Shibuya & Chiba 2013). Compte tenu du lien entre mouvement et investissement femelle, et du possible lien négatif entre distances parcourues et ponte (Samietz & Köhler 2012), étudier l'effet du dard sur la propension à disperser des receveurs pourrait s'avérer intéressant. De façon plus générale, étudier l'effet des produits des glandes accessoires mâles sur les comportements spatiaux des femelles paraît indispensable pour comprendre comment les conflits sexuels s'articulent dans l'espace.

Nos données indiquent que chez *Cornu aspersum*, le compromis entre dispersion et reproduction ne concerne que la fonction femelle et « ignore » apparemment la fonction mâle. Cela doit encore être confirmé en conditions naturelles, mais il semble donc que les escargots disperseurs, à âge et taille égaux, sont biaisés en faveur de la fonction mâle, comparés aux individus plus sédentaires. Comme l'ont montré Miller *et al.* (2011) et Miller & Inouye (2013) par une combinaison de modèles théoriques et d'expériences chez la bruche *Callosobruchus maculatus*, lorsque les sexes sont complètement séparés, des différences dans la propension à disperser entre sexes peuvent altérer la vitesse des colonisations. La transposition de ces résultats à des systèmes hermaphrodites où l'allocation à l'un ou l'autre des sexes, et ses conséquences en termes de dispersion, est beaucoup plus fluide et flexible, reste à faire.

C. Dispersion âge-dépendante, hermaphrodisme simultané protandre et évolution des systèmes de reproduction

La dispersion des escargots petits-gris est dépendante du stade de développement : les individus subadultes dispersent plus fréquemment et

plus rapidement que les adultes (Articles [1](#), [3](#)). Leurs choix d'habitat sont plus sensibles à la densité de population que ceux des adultes ([Article 3](#)). Enfin, leur comportement exploratoire est moins contraint par le degré de fragmentation de leur environnement que celui des adultes ([Article 5](#)).

La possibilité que certains escargots terrestres hermaphrodites puissent présenter un stade subadulte fonctionnellement mâle (hermaphrodisme simultané protandre ; Baeza 2006) a été évoquée à plusieurs reprises sur des bases physiologiques (Tompa 1984) et démontrée de façon concluante chez au moins une espèce (Tomiyaama 1996; Bose, Majumdar & Bhattacharya 1997). Chez les Hélicidés, les hormones favorisant la croissance somatique et mâle d'un côté et celles favorisant le développement femelle s'inhibent mutuellement (Wijdenes *et al.* 1987; Gomot de Vaufleury 2001). Chez *Cornu aspersum*, des accouplements impliquant des subadultes ont été observés à plusieurs reprises (Bride & Gomot 1991; Fearnley 1993 ; observations personnelles). Dans l'[article 2](#), nous avons montré que les organes mâles atteignent leur taille mature plus rapidement que les organes femelles. Pour que ce patron puisse réellement être qualifié d'hermaphrodisme simultané protandre (Baeza 2006), il faut que les organes mâles soient fonctionnels au stade subadulte ; cela reste à démontrer chez *Cornu aspersum* mais, chez l'Hélicidé *Arianta arbustorum*, les taux de paternité des subadultes et des adultes sont similaires (Kupfernagel & Baur 2011). En conditions contrôlées, l'évolution de la propension à explorer des petits-gris en fonction de l'âge suit une courbe unimodale : elle augmente jusqu'à environ 100 jours avec la taille des individus, avant de diminuer par la suite. L'investissement relativement tardif dans la fonction femelle est le principal déterminant de cette diminution de la mobilité ([Article 2](#)). Comme proposé pour l'escargot géant *Achatina fulica* (Tomiyaama 1992; Tomiyaama & Nakane 1993), l'hermaphrodisme simultané avec protandrie, autorisant une phase pendant laquelle les individus sont de grande taille sans avoir investi dans la fonction femelle, apparaît comme le mécanisme proximal du patron de dispersion subadulte observé en conditions semi-naturelles (Articles [1](#), [3](#)).

Baeza (2006) a compilé, et testé chez le crustacé *Lysmata wurdemanni*, trois hypothèses pour l'évolution de l'hermaphrodisme simultané protandre. (i) L'hypothèse des « coûts énergétiques sexe-dépendants » suppose d'une part que les coûts de la reproduction sont plus élevés pour la fonction femelle, et d'autre part que les individus les plus grands ont

accès à plus de ressources que les petits (ou sont capables de les monopoliser plus facilement). Les individus pouvant encore grandir et ayant un accès plus limité aux ressources devraient alors se reproduire comme mâle, alors que les individus ayant terminé leur croissance et monopolisant les ressources devraient se reproduire à la fois en tant que mâle et en tant que femelle. (ii) La seconde hypothèse, dite des « taux de mortalité sexe-dépendants », suppose que les taux de mortalité dépendent de l'interaction entre la taille et l'investissement dans la fonction femelle. Si la probabilité de mourir avant d'atteindre une grande taille est plus forte pour les petits hermaphrodites que pour les petits mâles, alors la sélection devrait favoriser les individus qui repoussent l'acquisition de la fonction femelle après la fin de la croissance. (iii) L'hypothèse de la « durée d'engagement sexe-dépendante » (« *time commitment model* ») considère que d'une part le taux de mortalité est plus faible chez les grands individus, indépendamment de leur sexe, et que d'autre part la fonction femelle nécessite plus de temps pour être complétée que la fonction mâle. Dans ce cas, l'investissement relatif dans la reproduction femelle devrait être corrélé positivement avec la taille / l'âge, car la probabilité de mourir avant d'avoir bouclé au moins un cycle reproductif est alors plus élevée pour les petits hermaphrodites que pour les petits mâles (ou les grands hermaphrodites). La plupart des prérequis des hypothèses (i) et (iii) sont vérifiés chez les escargots Hélicidés, dont *C. aspersum* : la fonction femelle est bien plus coûteuse que la fonction mâle (Locher & Baur 2000; [Article 2](#)) ; les petits individus sont plus vulnérables à la compétition par interférence que les grands (Dan & Bailey 1982) ; en raison de l'inhibition croisée entre les hormones de croissance et femelle (Wijdenes *et al.* 1987; Gomot de Vaufleury 2001), les individus mâles ont *a priori* plus de potentiel de croissance que les hermaphrodites ; le taux de mortalité des petits-gris est âge-dépendant (Madec, Desbuquois & Coutellec-Vreto 2000) ; enfin, contrairement à la fonction mâle, la fonction femelle, de la fécondation à la ponte, peut demander jusqu'à plusieurs semaines pour être complétée (Ansart *et al.* 2009),

Cependant, les comportements de dispersion ne sont pris en compte à aucun moment dans ces trois modèles, malgré l'importance potentielle des capacités de locomotion / dispersion dans l'évolution de l'hermaphrodisme (Charnov, Bull & Smith 1976; Puurtinen & Kaitala 2002; Eppley & Jesson 2008; Fromhage & Kokko 2010 ; voir Introduction générale). Pourtant, en raison des compromis existant entre

mobilité et investissement dans la fonction femelle ([Article 2](#)), du pic de dispersion au stade subadulte (Articles [1](#), [2](#), [3](#)) et des coûts associés à la dispersion (Bonte *et al.* 2012), les relations entre taux de survie, taille et investissement dans la fonction femelle sont probablement dépendantes des pressions de sélection en faveur et en défaveur de la dispersion. De plus, la dispersion peut permettre aux individus de modifier l'intensité de la compétition pour les ressources ([Article 3](#)), qui joue un rôle important dans l'hypothèse des « coûts énergétiques sexe-dépendants ».

Tout comme les comportements de dispersion, qui sont maintenant largement reconnus comme hautement contexte-dépendants (Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009; [Article 3](#)), chez les hermaphrodites simultanés protandres, le temps passé en tant que mâle peut être très flexible et dépendre des conditions environnementales (Baeza 2007). Nos résultats montrent, chez *Cornu aspersum* au moins, que stratégies de dispersion et stratégies d'allocation sexuelle sont liées ; il est donc indispensable de les étudier ensemble si l'on veut avoir une image correcte de la façon dont les individus et les populations répondent à la variation dans l'espace et dans le temps des ressources disponibles, de la compétition et des opportunités de reproduction.

2 Dispersion et persistance en paysages fragmentés et anthropisés

A. Dispersion densité-dépendante et dynamique des populations

Une relation entre comportements de dispersion et densité de population a été observée dans de nombreux contextes environnementaux et chez de nombreux taxons ; la corrélation est généralement positive, les taux d'émigration (et les distances parcourues) augmentant lorsque la densité de population augmente (Moksnes 2004; Enfjäll & Leimar 2005; Matthysen 2005; Mathieu *et al.* 2010; Kuefler, Avgar & Fryxell 2012; Bitume *et al.* 2013). Chez les Gastéropodes terrestres, les données sur ce sujet étaient jusqu'à présent rares et contradictoires (voir [Introduction](#)). Les résultats de l'[article 3](#) montrent que chez *Cornu aspersum*, le comportement de dispersion est densité-dépendant chez les subadultes

comme chez les adultes : les individus évitent les habitats hautement peuplés à toutes les étapes du processus de dispersion, y compris pendant l'immigration. De plus, la densité de population subie au niveau des habitats d'origine a des effets persistants sur les choix d'habitat pendant l'immigration, un effet rarement observé jusqu'à présent (Cote & Clobert 2007; Clobert *et al.* 2009). Pour comprendre comment *Cornu aspersum* peut se maintenir dans des environnements parfois très fragmentés et perturbés (Potts 1975; Selander & Kaufman 1975; Arnaud *et al.* 1999; Madec *et al.* 2000 ; [Article 5](#)), il est indispensable de s'intéresser aux conséquences de cette densité-dépendance sur la dynamique des (méta-) populations chez cette espèce.

Les modèles théoriques montrent qu'une stratégie de dispersion conduisant les individus à éviter les habitats à forte densité et à s'installer préférentiellement dans des populations de petite taille, peut diminuer la probabilité d'extinction de ces dernières, en les maintenant au-dessus du seuil de viabilité, par effet de sauvetage (Sæther, Engen & Lande 1999; Amarasekare 2004; Hovestadt & Poethke 2006). Une telle stratégie facilite également la colonisation des habitats non exploités et des sites libérés par d'éventuelles extinctions locales (Sæther *et al.* 1999). Cet effet bénéfique est susceptible d'être amplifié dans les milieux fragmentés où *Cornu aspersum* est souvent rencontré, si les fluctuations dans l'espace et le temps de la qualité de l'habitat y sont plus importantes (Heino & Hanski 2001; Strevens & Bonsall 2011; Rodrigues & Johnstone 2014).

Le seuil de viabilité mentionné ci-dessus est probablement plus bas chez les animaux hermaphrodites que chez les animaux gonochoriques. En effet, pour un hermaphrodite, n'importe quel individu sexuellement actif est un partenaire potentiel (mais voir la [partie 1 de cette Discussion](#)), le risque de ne pas trouver d'opportunité de reproduction à faible densité de population est donc plus faible. C'est même l'un des principaux arguments avancés pour expliquer l'évolution de l'hermaphrodisme (Puurtinen & Kaitala 2002). Étudier comment les petits-gris dispersent aux densités les plus faibles rencontrées dans la nature (inférieures à 5 escargots / m², Dan 1978) permettrait de mieux comprendre comment dispersion et reproduction interagissent et influencent la persistance des (méta-) populations chez cette espèce.

L'intensité de la compétition ressentie peut également dépendre de la qualité de l'habitat. Dans une métapopulation norvégienne du moineau

domestique *Passer domesticus*, la dispersion n'est significativement densité-dépendante qu'au départ des îles pauvres en ressources (Pärn *et al.* 2012). Chez *Cornu aspersum*, la taille à maturité, un trait lié entre autres à la compétition ressentie pendant le développement (Dan & Bailey 1982; Lucarz & Gomot 1985) est plus faible chez les individus provenant des sites les plus urbanisés ([Article 5](#)). Il est donc possible que la densité-dépendance de la dispersion soit plus forte en milieux perturbés, une prédiction qui reste à tester, et que cela favorise le maintien des populations de *C. aspersum* dans ces environnements.

D'après le modèle d'Altwegg *et al.* (2013), cette stratégie de dispersion densité-dépendante produit des expansions d'aire de répartition et des invasions biologiques lentes comparée à un scénario où émigration et immigration sont indépendantes de la densité de population. En effet, dans ce modèle, les populations nouvellement installées n'émettent des disperseurs qu'après une certaine période de croissance, lorsque la densité de population repasse au-dessus d'un seuil. Ce modèle ignore cependant les effets de la variabilité spatiale et temporelle de l'habitat, qui joue pourtant un rôle majeur dans l'évolution de la dispersion (Gandon & Michalakis 1999; Heino & Hanski 2001). Dans les modèles où ces effets sont correctement pris en compte, la stratégie consistant à éviter les hautes densités à l'émigration conduit alors à des vitesses d'expansion plus élevées, voire en accélération, et des aires de répartition plus grandes (Travis *et al.* 2009; Kubisch, Poethke & Hovestadt 2011). Lorsque les individus, non seulement quittent les populations de grande taille, mais s'installent préférentiellement dans les habitats à faible densité de population ou vides, comme chez *C. aspersum*, il est possible que cet effet soit amplifié. La densité-dépendance de la dispersion joue donc probablement un rôle important dans la capacité du petit-gris à coloniser et à se maintenir dans des paysages anthropisés.

Cependant, cette relation positive entre densité et dispersion se retrouve dans la majorité des taxons étudiés, au sein d'espèces et de populations dont les dynamiques peuvent être très différentes (voir plus haut). Elle ne peut donc pas être le seul ressort du succès de *Cornu aspersum*, et d'autres mécanismes, et/ou les effets d'autres traits, doivent être explorés ; on peut penser par exemple au rôle des phénomènes de dormance dans la persistance en environnements instables (Buoro & Carlson 2014 ; voir ci-après). Pour rester sur le terrain de l'écologie de la dispersion, les conséquences des interactions entre déterminants de la

dispersion, en particulier entre déterminants individuels et environnementaux, restent assez peu connues, alors que de telles interactions sont probablement omniprésentes (Clobert *et al.* 2009; Matthysen 2012). Chez *C. aspersum* par exemple, les subadultes sont plus sensibles que les adultes à la densité pendant l'immigration ([Article 3](#)). Cela peut simplement être une conséquence de leur plus petite taille et de la plus faible aptitude compétitive qui en résulte (Dan & Bailey 1982), ou, au vu des données de l'[article 2](#), refléter un lien entre degré d'attraction vers les conspécifiques et investissement dans la fonction femelle. Les résultats de l'[article 3](#) montrent aussi que les individus provenant des habitats à haute et à basse densité de population ne réagissent pas de la même façon à la densité d'un habitat potentiel. Cela peut être lié à des différences phénotypiques, en termes de condition corporelle par exemple, entre disperseurs provenant des différents contextes (Cote & Clobert 2007 ; [Article 2](#)).

B. Dispersion en environnements fragmentés et coûts du mouvement

Les coûts énergétiques, temporels et de mortalité associés à la dispersion augmentent en milieu fragmenté *sensu lato*, la distance moyenne entre deux habitats potentiels étant plus élevée (Bowler & Benton 2009; Baguette *et al.* 2012). Le mouvement chez les Gastéropodes terrestres est extrêmement coûteux en énergie, temps et eau (Denny 1980; Smith 1981), ce qui explique l'échelle faible de leurs mouvements comparés à des Vertébrés ou Insectes de taille similaire (Sutherland *et al.* 2000; Socha & Zemek 2003; Schooley & Wiens 2004). Cependant, ces coûts ne semblent pas empêcher l'exploration et la colonisation des habitats fragmentés par *C. aspersum* ([Article 5](#)), ce qui nécessite leur quantification précise. Dans une étude préliminaire, nous avons mesuré ces coûts de façon indirecte, en étudiant le lien entre distances parcourues par des escargots petits-gris lâchés sur du bitume sec (ni eau, ni ressources alimentaires) et masse perdue pendant le mouvement. La masse perdue par les escargots est directement proportionnelle à la distance linéaire parcourue, et les escargots parcourant 10 m dans ce milieu perdent environ 30% de leur masse fraîche initiale ([Fig. 1](#)). Une telle perte, si non compensée, peut contraindre *C. aspersum* à entrer en dormance (Biannic 1995).

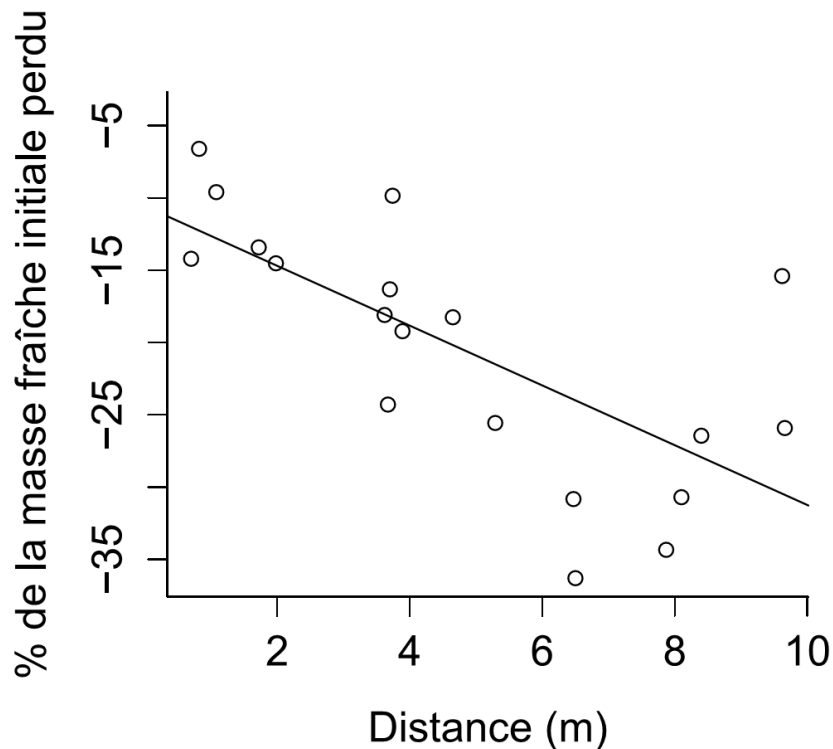


Figure 1. Relation entre distances parcourues en 16 h et perte de masse (tissus mous uniquement) chez 20 escargots adultes relâchés sur une surface de bitume sec. $y = -10,6 - 2,1x$, $R^2 = 0,49$, $p < 0,001$

En l'absence de pluie, la distance maximale que peuvent parcourir les petits-gris au sein de la matrice urbaine est donc probablement de l'ordre de 10 m, ce qui est supérieur à la largeur de la plupart des routes et chemins fragmentant la zone étudiée dans l'[article 5](#). De plus, les escargots dispersent rarement lorsque le contexte climatique est aussi sec (Articles [1](#), [3](#)) ; cette distance maximale est sans nul doute plus élevée en conditions pluvieuses. Par conséquent, même si les dépenses d'énergie et d'eau liées au mouvement sont importantes chez *C. aspersum*, ces coûts ne semblent pas insurmontables et peuvent potentiellement être compensés par les bénéfices de la dispersion (évitement de la compétition ou des extinctions locales).

3 Perspectives et futures directions de recherche

Le travail que nous avons mené sur la dispersion de *Cornu aspersum* et d'espèces proches nous a permis de montrer que si les déterminants de la dispersion chez ces espèces correspondent, par de nombreux aspects, à ceux déjà décrits pour d'autres taxons (ce qui confirme l'idée que la dispersion est une réponse « générale » à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement ; Clobert, de Fraipont & Danchin 2005; Starrfelt & Kokko 2012a), ils sont aussi largement influencés par les traits propres aux Gastéropodes terrestres, en particulier la combinaison d'un mouvement très coûteux et d'un hermaphrodisme simultané. En raison de cette combinaison de traits unique, ce taxon constitue un modèle intéressant pour fournir un nouvel éclairage sur certains points actuellement débattus en écologie de la dispersion.

A. Dispersion et structure de parentèle

Dans le cadre de cette thèse, nous ne nous sommes intéressés aux déterminants ultimes des comportements de dispersion que de façon indirecte. Pourtant, *Cornu aspersum* est un bon modèle pour étudier ces questions en conditions contrôlées, en particulier les pressions de sélection liées à la diversité génétique des populations (Hamilton & May 1977; Bach *et al.* 2006). Tout d'abord, comme nous l'avons montré, les comportements exploratoires mesurés en laboratoire sur de courts intervalles de temps sont de bonnes approximations des comportements de dispersion mesurés sur des temps plus longs (Article [2](#) d'un côté, Articles [1](#) et [3](#) de l'autre). Par ailleurs, les escargots Hélicidés semblent incapables de reconnaissance de parentèle (Baur 1990; Baur & Baur 1997). Par conséquent, la dispersion est le seul mécanisme permettant de diminuer la fréquence des interactions négatives et des accouplements entre apparentés. Le degré d'apparentement moyen entre deux individus issues d'une même ponte peut être très variable, les accouplements multiples étant fréquents (Evanno, Madec & Arnaud 2005; Kupfernagel, Rusterholz & Baur 2010). D'un point de vue appliqué, exploiter cette idée est d'autant plus réaliste chez *C. aspersum* que l'espèce a fait l'objet de nombreux travaux à vocation hélicicole, lesquels ont conduit au

développement de protocoles d'élevage standardisés et efficaces (Daguzan *et al.* 1981, 1982, 1985; Dupont-Nivet *et al.* 2000; Garcia *et al.* 2006; González *et al.* 2008). Néanmoins, les temps de génération restent relativement longs (quelques mois en laboratoire, [Article 2](#)), ce qui peut constituer un obstacle à la mise en place de telles études dans un temps limité (cas de cette thèse).

B. Dispersion et effets transgénérationnels

Récemment, plusieurs chercheurs se sont penchés sur les effets de l'information collectée par les individus non seulement sur leur dispersion, mais sur celle de leurs descendants (voir Bitume *et al.* 2014 pour une synthèse). Par exemple, la probabilité de dispersion de lézards vivipares est affectée par des indices de présence de prédateurs dans l'environnement de la mère (Bestion *et al.* 2014), et les distances de dispersion des acariens *Tetranychus urticae* sont affectées non seulement par la densité de population actuelle, mais également par celle subie par les parents et grands-parents (Bitume *et al.* 2014). Chez les escargots, la masse et le nombre des œufs, qui vont influencer l'intensité de la compétition de parentèle, le phénotype des descendants, et donc la dispersion, sont directement liés à la masse de la glande à albumine, générant par conséquent une source potentielle d'effets maternels sur la dispersion. Mais surtout, les escargots et limaces adultes sont des hermaphrodites simultanés, qui se fécondent réciproquement pendant l'accouplement (Tomba 1984). Cela permet de concevoir des plans expérimentaux dont il est (plus) aisé d'extraire les rôles relatifs des effets génétiques, maternels et paternels sur un trait (Dupont-Nivet, Guiller & Bonnet 1997). Ces Gastéropodes constituent donc des modèles exceptionnels pour étudier l'importance des effets transgénérationnels sur les comportements de dispersion.

C. Traces de mucus, information sociale et dispersion chez les Gastéropodes terrestres

Le mode de locomotion des Gastéropodes terrestres implique la production d'une traînée de mucus, qui peut persister dans l'environnement pendant plusieurs jours (Wareing 1986). Les

comportements de suivi des traces de mucus ont majoritairement été étudiés chez les Gastéropodes intertidaux, mais les données existantes suggèrent des mécanismes et comportements similaires chez les Gastéropodes terrestres (Ng *et al.* 2013), dont *C. aspersum* (Bailey 1989). Tout d'abord, il est possible que l'utilisation d'une trace existante soit, d'un point de vue énergétique, moins coûteux que la production d'une nouvelle trace (Davies & Blackwell 2007). Ensuite, les Gastéropodes sont sensibles, lorsqu'ils suivent les traces laissées par des conspécifiques, à une variété d'indices physiques, comme la largeur de la trace (qui dépend de la taille de l'individu producteur) ou la présence de filaments d'étirement (qui indiquent le sens du mouvement, Cook 2001; Shaheen *et al.* 2005), et d'indices chimiques (Shaheen *et al.* 2005; Ng *et al.* 2013). Comme nous l'avons suggéré dans l'[article 3](#), ces propriétés font des traces des sources potentielles d'information sociale indirecte, qui peuvent être utilisées par des disperseurs potentiels pour optimiser leurs décisions (Clobert *et al.* 2009; Chaîne, Legendre & Clobert 2013). Le nombre, l'orientation et les caractéristiques physico-chimiques des traces laissées par des escargots quittant ou arrivant dans un patch pourrait en effet donner des informations sur la localisation d'habitats voisins, la densité de population dans ces habitats et sur le phénotype des individus disperseurs, celui-ci dépendant de la qualité et du niveau de compétition de l'habitat d'origine (Lucarz & Gomot 1985). Chez *Littorina*, outre la taille, des informations sur le sexe, la condition corporelle et le degré d'infestation parasitaire peuvent être détectées à partir des traces de mucus (Ng *et al.* 2013).

D. Compromis entre dispersion et dormance

Les Gastéropodes terrestres sont à la fois capables de dispersion active et de dormance (Cook 2001), c'est-à-dire capables de répartir les risques sur leur succès reproducteur à la fois dans l'espace et dans le temps. L'entrée comme la sortie de quiescence sont particulièrement flexibles, et peuvent être déclenchées, comme la dispersion, en réponse à une large gamme de contraintes abiotiques et biotiques (Biannic 1995; Cook 2001). De plus, certaines espèces, comme *Cornu aspersum*, sont présentes dans une grande variété d'environnements (Barker 2001; Ansart *et al.* 2009; Welter-Schultes 2012). Ils constituent donc un modèle exceptionnel pour étudier les relations et compromis (syndromes) entre dispersion et

dormance, et tester les hypothèses reliant l'expression de la dispersion et de la dormance au degré d'autocorrélation spatiale et temporelle du milieu (Buoro & Carlson 2014). Dans les environnements hautement imprédictibles et très hétérogènes, il est possible que les deux traits soient simultanément favorisés, au moins au niveau populationnel (Buoro & Carlson 2014). Le syndrome dispersion-dormance pourrait donc jouer un rôle majeur dans les processus de colonisation et d'invasion de *Cornu aspersum*, et d'autres espèces à l'écologie similaire, au sein d'environnements anthropisés fortement perturbés.

Conclusion : comprendre le rôle des comportements de dispersion dans le succès de *Cornu aspersum* à l'échelle mondiale

Dans cette thèse, nous nous sommes focalisés sur la dispersion active du petit-gris. Il est évident que cette dispersion active ne permet pas à elle seule d'expliquer l'expansion mondiale de cette espèce, largement véhiculée par l'homme (Guiller *et al.* 2012). Cependant, il est aussi évident que des introductions, aussi nombreuses soient-elles, échoueront à produire des populations locales viables si l'espèce introduite ne possède pas, ou n'acquiert pas, les combinaisons de traits lui permettant de se maintenir dans son nouvel environnement. L'association de ces deux types de dispersion (on parle alors de dispersion stratifiée) joue un rôle important dans certaines invasions biologiques (Ciosi *et al.* 2011). Nos résultats montrent que les populations de *Cornu aspersum* étudiées possèdent bel et bien les capacités de dispersion nécessaires pour se maintenir et s'étendre après leur introduction dans un environnement anthropisé. Une question reste cependant largement ouverte, celle de l'origine de ces capacités : étaient-elles présentes dans les populations africaines historiques, ou ont-elles été sélectionnées au fil de la colonisation de l'Europe ? L'histoire de *Cornu aspersum* est en effet complexe, et marquée par des séries d'introductions successives (Ansart *et al.* 2009; Guiller & Madec 2010; Guiller *et al.* 2012), qui ouvrent la voie à autant de processus de sélection au front de colonisation (Travis & Dytham 2002; Phillips *et al.* 2006, 2010; Laparie *et al.* 2013). Pour comprendre le rôle des comportements de dispersion dans le succès mondial de *C. aspersum* et leur évolution, il semble indispensable d'étudier comment ces comportements varient entre les populations historiques, anciennement introduites et récemment introduites, et comment elles diffèrent entre la lignée africaine « orientale », qui est restée confinée à l'est du Maghreb, et la lignée « occidentale », de laquelle la quasi-totalité des populations mondiales descendent.

Références Bibliographiques

A

- Abramoff, M.D., Magelhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36–42.
- Alberti, M. (2008) *Advances in urban ecology: integrating humans and ecological processes in urban ecosystems*. Springer, New York.
- Albuquerque de Matos, R. (1984) Genetics of shell ground colour in *Helix aspersa* I. colour locus, uniform and their interactions. *Heredity*, **53**, 11–20.
- Albuquerque de Matos, R.M. & Serra, J.A. (1984) Taxonomic polymorphism and intrinsic factors in *Helix aspersa*. *Brotéria-Genética*, **5**, 181–220.
- Altaba, C. (2011) Comments on *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name (Case 3518) 2. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **68**, 283–292.
- Altwegg, R., Collingham, Y.C., Erni, B. & Huntley, B. (2013) Density-dependent dispersal and the speed of range expansions. *Diversity and Distributions*, **19**, 60–68.
- Amarasekare, P. (2004) The role of density-dependent dispersal in source–sink dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, **226**, 159–168.
- Andersson, P., Löfstedt, C. & Hambäck, P.A. (2013) How insects sense olfactory patches – the spatial scaling of olfactory information. *Oikos*, **122**, 1009–1016.
- Ansart, A., Guiller, A., Moine, O., Martin, M.-C. & Madec, L. (2014) Is cold hardiness size-constrained? A comparative approach in land snails. *Evolutionary Ecology*, **28**, 471–493.
- Ansart, A., Madec, L. & Guiller, A. (2009) *Cornu aspersum*. CABI Invasive Species Compendium. URL : <http://www.cabi.org/isc/datasheet/26821>
- Ansart, A., Vernon, P. & Daguzan, J. (2002) Elements of cold hardiness in a littoral population of the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Comparative Physiology B*, **172**, 619–625.

- Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F. & Kiss, L. (2005) Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France. *Diversity and Distributions*, **11**, 539–547.
- Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F., Roche, P. & Kiss, L. (2006) Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 802–813.
- Auburn, Z., Bull, C. & Kerr, G. (2009) The visual perceptual range of a lizard, *Tiliqua rugosa*. *Journal of Ethology*, **27**, 75–81.

B

- Bach, L.A., Thomsen, R., Pertoldi, C. & Loeschke, V. (2006) Kin competition and the evolution of dispersal in an individual-based model. *Ecological Modelling*, **192**, 658–666.
- Backeljau, T., Baur, A. & Baur, B. (2001) Population and conservation genetics. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 383–412. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Baeza, J.A. (2006) Testing three models on the adaptive significance of protandric simultaneous hermaphroditism in a marine shrimp. *Evolution*, **60**, 1840–1850.
- Baeza, J.A. (2007) Male mating opportunities affect sex allocation in a protrandric-simultaneous hermaphroditic shrimp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 365–370.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M. & Turlure, C. (2013) Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, **88**, 310–326.
- Baguette, M. & Van Dyck, H. (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, **22**, 1117–1129.
- Baguette, M., Legrand, D., Fréville, H., Van Dyck, H. & Ducatez, S. (2012) Evolutionary ecology of dispersal in fragmented landscape. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 381–391. Oxford University Press, UK.
- Bailey, S.E.R. (1975) The seasonal and daily patterns of locomotor activity in the snail *Helix aspersa* Müller, and their relation to environmental variables. *Journal of Molluscan Studies*, **41**, 415–428.

- Bailey, S.E.R. (1989a) Daily cycles of feeding and locomotion in *Helix aspersa*. *Haliotis*, **19**, 23–31.
- Bailey, S.E.R. (1989b) Foraging behaviour of terrestrial gastropods: integrating field and laboratory studies. *Journal of Molluscan Studies*, **55**, 263–272.
- Baillargeon, S. & Rivest, L.-P. (2007) Rcapture: loglinear models for capture-recapture in R. *Journal of Statistical Software*, **19**, 1–31.
- Baker, G.H. (1988) Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae). *Journal of Applied Ecology*, **25**, 889–900.
- Bank, R. (2012) Comment on Cornu Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name (Case 3518). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **69**, 279–280.
- Barker, G.M. (2001a) Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 1–146. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Barker, G.M. (ed). (2001b) *The biology of terrestrial molluscs*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Barker, G.M. (ed). (2002) *Molluscs as crop pests*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Barker, G.M. (ed). (2004) *Natural enemies of terrestrial molluscs*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Barker, G.M. & Watts, C. (2002) *Management of the invasive alien snail Cantareus aspersus on conservation land*. Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Barraquand, F. & Murrell, D.J. (2012) Intense or spatially heterogeneous predation can select against prey dispersal. *PLoS ONE*, **7**, e28924.
- Bartoń, K.A. (2012) *R package MuMIn : model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike)*.
- Bartoń, K.A., Phillips, B.L., Morales, J.M. & Travis, J.M.J. (2009) The evolution of an “intelligent” dispersal strategy: biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos*, **118**, 309–319.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) *R package lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4*.

- Baur, B. (1986) Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology*, **9**, 117–125.
- Baur, B. (1990) Egg cannibalism in hatchlings of the land snail *Helix pomatia*: nutritional advantage may outweigh lack of kin recognition. *Malacological Review*, **23**, 103–105.
- Baur, A. (1991) *Effects of competitive interactions and habitat structure on life-history traits and dispersal in land snails*. PhD thesis, Uppsala University, Uppsala.
- Baur, B. (1992) Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*: experiments and an explanation. *Animal Behaviour*, **43**, 511–518.
- Baur, A. (1993a) Effects of food availability and intraspecific and interspecific interactions on the dispersal tendency in the land snail *Chondrina clienta*. *Journal of Zoology*, **230**, 87–100.
- Baur, B. (1993b) Population structure, density, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum*. *Annales der Naturhistorisches Museum Wiens*, **94/95**, 307–321.
- Baur, B. (1994) Parental care in terrestrial gastropods. *Experientia*, **50**, 5–14.
- Baur, A. & Baur, B. (1988) Individual-movement patterns of the minute land snail *Punctum pygmaeum* (Draparnaud) (Pulmonata, Endodontidae). *Veliger*, **30**, 372–376.
- Baur, A. & Baur, B. (1990) Are roads barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*? *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 613–617.
- Baur, A. & Baur, B. (1991) The effect of hibernation position on winter survival of the rock-dwelling land snails *Chondrina clienta* and *Balea perversa* on Öland, Sweden. *Journal of Molluscan Studies*, **57**, 331–336.
- Baur, A. & Baur, B. (1993) Daily movement patterns and dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*. *Malacologia*, **35**, 89–98.
- Baur, B. & Baur, A. (1995) Habitat-related dispersal in the rock-dwelling land snail *Chondrina clienta*. *Ecography*, **18**, 123–130.
- Baur, B. & Baur, A. (1997) Random mating with respect to relatedness in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *Invertebrate Biology*, **116**, 294.

- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) Dispersal, dormancy, and metapopulations. *Ecology: from individuals to ecosystems*, pp. 168–185. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Benard, M.F. & McCauley, S.J. (2008) Integrating across life-history stages: consequences of natal habitat effects on dispersal. *The American Naturalist*, **171**, 553–567.
- Benhamou, S. (2004) How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology*, **229**, 209–220.
- Bennetts, R.E., Nichols, J.D., Lebreton, J.-D., Pradel, R., Hines, J.E. & Kitchens, W.M. (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 3–17. Oxford University Press, United Kingdom.
- Bennetts, R.E., Sparks, S.A. & Jansen, D. (2000) Factors influencing movement probabilities of Florida tree snails (*Liguus fasciatus*) in Big Cypress National Preserve following Hurricane Andrew. *Malacologia*, **42**, 31–37.
- Benton, T.G. & Bowler, D.E. (2012) Linking dispersal to spatial dynamics. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 251–265. Oxford University Press, UK.
- Berwaerts, K., Van Dyck, H. & Aerts, P. (2002) Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, **16**, 484–491.
- Bestion, E., Teyssier, A., Aubret, F., Clobert, J. & Cote, J. (2014) Maternal exposure to predator scents: offspring phenotypic adjustment and dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20140701.
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A. & Van Der Werf, W. (2009) Foraging behaviour of predators in heterogeneous landscapes: the role of perceptual ability and diet breadth. *Oikos*, **118**, 1363–1372.
- Biannic, M. (1995) *Recherches écophysiologiques sur la vie ralentie de l'escargot Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné)*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Biannic, M., Coillot, J.P. & Daguzan, J. (1995) Circadian cardiac rhythm in relation to environmental variables in the snail *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies*, **61**, 289–292.

- 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.
- Bitume, E.V., Bonte, D., Ronce, O., Olivieri, I. & Nieberding, C.M. (2014) Dispersal distance is influenced by parental and grand-parental density. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20141061.
- Blattmann, T., Boch, S., Türke, M. & Knop, E. (2013) Gastropod seed dispersal: an invasive slug destroys far more seeds in its gut than native gastropods. *PLoS ONE*, **8**, e75243.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- Bocedi, G., Heinonen, J. & Travis, J.M.J. (2012) Uncertainty and the role of information acquisition in the evolution of context-dependent emigration. *The American Naturalist*, **179**, 606–620.
- Bonte, D., Borre, J.V., Lens, L. & Maelfait, J.-P. (2006) Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour*, **72**, 655–662.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Bartoń, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (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.
- Bonte, D., De Roissart, A., Wybouw, N. & Van Leeuwen, T. (2014) Fitness maximization by dispersal: evidence from an invasion experiment. *Ecology*, in press.
- Bonte, D. & Saastamoinen, M. (2012) Dispersal syndromes in butterflies and spiders. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 161–170. Oxford University Press, UK.
- Bonte, D., Vandenbroecke, N., Lens, L. & Maelfait, J.-P. (2003) Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 1601–1607.

- Börger, L. & Fryxell, J.M. (2012) Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 222–230. Oxford University Press, UK.
- Born, I. (1778) *Index rerum naturalium Musei Caesarei Vindobonensis*. Vindobonae, ex officina Krausiana, Vienna (Austria).
- Botts, E.A., Erasmus, B.F.N. & Alexander, G.J. (2013) Small range size and narrow niche breadth predict range contractions in South African frogs. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 567–576.
- Bouchet, P., Rocroi, J.P., Fryda, J., Hausdorf, B., Ponder, W., Valdes, A. & Waren, A. (2005) Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia*, **47**, 1–368.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205–225.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2009) Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the effects of age, sex and resource availability. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1234–1241.
- Braendle, C., Davis, G.K., Brisson, J.A. & Stern, D.L. (2006) Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, **97**, 192–199.
- Brauer, V.S., Schärer, L. & Michiels, N.K. (2007) Phenotypically flexible sex allocation in a simultaneous hermaphrodite. *Evolution*, **61**, 216–222.
- Bride, J. & Gomot, L. (1991) Asynchronisme du développement du tractus génital de l'escargot *Helix aspersa* pendant la croissance et la reproduction. *Reproduction Nutrition Développement*, **31**, 81–96.
- Broquet, T. & Petit, E.J. (2009) Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 193–216.
- Brouat, C., Sennedot, F., Audiot, P., Leblois, R. & Rasplus, J.-Y. (2003) Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat specialization. *Molecular Ecology*, **12**, 1731–1745.
- Brouwers, N.C. & Newton, A.C. (2009) Movement rates of woodland invertebrates: a systematic review of empirical evidence. *Insect Conservation and Diversity*, **2**, 10–22.

- Brown, C.R., Brown, M.B. & Brazeal, K.R. (2008) Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, **76**, 1201–1210.
- Bullock, J., Kenward, R. & Hails, R. (2002) *Dispersal ecology*. Cambridge University Press.
- Buoro, M. & Carlson, S.M. (2014) Life-history syndromes: Integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters*, **17**, 756–767.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York, USA.

C

- Cain, A.J. & Currey, J.D. (1968) Ecogenetics of a population of *Cepaea nemoralis* (L.) subject to strong area effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **253**, 447–482.
- Calenge, C., Dray, S. & Royer-Carenzi, M. (2009) The concept of animals' trajectories from a data analysis perspective. *Ecological Informatics*, **4**, 34–41.
- Cameron, R.A.D. & Carter, M.A. (1979) Intra- and interspecific effects of population density on growth and activity in some helicid land snails (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Animal Ecology*, **48**, 237–246.
- Centeno-Cuadros, A., Román, J., Delibes, M. & Godoy, J.A. (2011) Prisoners in their habitat? Generalist dispersal by habitat specialists: a case study in southern water vole (*Arvicola sapidus*). *PLoS ONE*, **6**, e24613.
- Chaine, A.S., Legendre, S. & Clobert, J. (2013) The co-evolution of multiply-informed dispersal: information transfer across landscapes from neighbors and immigrants. *PeerJ*, **1**, e44.
- Charnov, E.L., Bull, J.J. & Smith, J.M. (1976) Why be an hermaphrodite? *Nature*, **263**, 125–126.
- Chase, R. (2001) Sensory organs and the nervous system. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 179–212. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Chase, R. (2007) Gastropod reproductive behavior. *Scholarpedia*, **2**, 4125.
- Chase, R. & Blanchard, K.C. (2006) The snail's love-dart delivers mucus to increase paternity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 1471–1475.

- Chase, R. & Darbyson, E. (2008) Differential survival of allosperm by location within the female storage organ of the snail *Cornu aspersum*. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 1244–1251.
- Chase, R., Pryer, K., Baker, R. & Madison, D. (1978) Responses to conspecific chemical stimuli in the terrestrial snail *Achatina fulica* (Pulmonata: Sigmurethra). *Behavioral Biology*, **22**, 302–315.
- Chernorizov, A., Shekhter, E., Arakelov, G. & Zimachev, M. (1994) The vision of the snail: The spectral sensitivity of the dark-adapted eye. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, **24**, 59–62.
- Chevalier, L., Desbuquois, C., Le Lannic, J. & Charrier, M. (2001) Poaceae in the natural diet of the snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, **324**, 979–987.
- Chevalier, L., Desbuquois, C., Papineau, J. & Charrier, M. (2000) Influence of the quinolizidine alkaloid content of *Lupinus albus* (Fabaceae) on the feeding choice of *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Molluscan Studies*, **66**, 61–68.
- Chevallier, H. (1977) La variabilité de l'escargot petit-gris *Helix aspersa* Müller. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, série III*, **448**, 425–442.
- Child, T., Phillips, B.L. & Shine, R. (2008) Abiotic and biotic influences on the dispersal behavior of metamorph cane toads (*Bufo marinus*) in tropical Australia. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **309A**, 215–224.
- Chung, D.J.D. (1986) Initiation of growth of the first dart in *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies*, **52**, 253–255.
- Civeyrel, L. & Simberloff, D. (1996) A tale of two snails: is the cure worse than the disease? *Biodiversity & Conservation*, **5**, 1231–1252.
- 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.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (eds). (2012) *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, UK.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. & Nichols, J. (eds). (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, UK.

- Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197–209.
- Clutton-Brock, T.H. & Lukas, D. (2012) The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, **21**, 472–492.
- Codling, E.A., Plank, M.J. & Benhamou, S. (2008) Random walk models in biology. *Journal of The Royal Society Interface*, **5**, 813–834.
- Comins, H.N., Hamilton, W.D. & May, R.M. (1980) Evolutionarily stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology*, **82**, 205–230.
- Cook, A. (2001) Behavioural ecology: on doing the right thing, in the right place at the right time. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 447–488. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Corcobado, G., Rodríguez-Gironés, M.A., Moya-Laraño, J. & Avilés, L. (2012) Sociality level correlates with dispersal ability in spiders. *Functional Ecology*, **26**, 794–803.
- Cordelières, F. (2005) *Manual Tracking (ImageJ Plugin)*. Paris, France.
- Correll, N., Sempo, G., de Meneses, Y., Halloy, J., Deneubourg, J.-L. & Martinoli, A. (2006) SwisTrack: a tracking tool for multi-unit robotic and biological systems. *2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, pp. 2185–2191.
- Cossignani, T. & Cossignani, V. (1995) *Atlante delle conchiglie terrestri e dulciacquicole italiane*. Mostra mondiale malacologia by L'Informatore Piceno, Ancona, Italy.
- Costello, C.M., Creel, S.R., Kalinowski, S.T., Vu, N.V. & Quigley, H.B. (2008) Sex-biased natal dispersal and inbreeding avoidance in American black bears as revealed by spatial genetic analyses. *Molecular Ecology*, **17**, 4713–4723.
- Cote, J., Boudsocq, S. & Clobert, J. (2008) Density, social information, and space use in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Behavioral Ecology*, **19**, 163–168.
- Cote, J. & Clobert, J. (2007a) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 383–390.
- Cote, J. & Clobert, J. (2007b) Social information and emigration: lessons from immigrants. *Ecology Letters*, **10**, 411–417.

- Cote, J. & Clobert, J. (2010) Risky dispersal: avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology*, **91**, 1485–1493.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S. & Sih, A. (2010a) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 4065–4076.
- Cote, J., Clobert, J. & Fitze, P.S. (2007) Mother–offspring competition promotes colonization success. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 9703–9708.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010b) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 1571–1579.
- Cowie, R.H. (2011a) Case 3518 *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **68**, 97–104.
- Cowie, R.H. (2011b) Snails and slugs. *Encyclopedia of biological invasions* (eds D. Simberloff & M. Rejmanek), pp. 634–643. University of California Press, Berkeley, CA, USA.
- Croci, S., Butet, A. & Clergeau, P. (2008) Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits ? *The Condor*, **110**, 223–240.
- Crowell, H.H. (1973) Laboratory study of calcium requirements of the brown garden snail, *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies*, **40**, 491–503.

D

- Daguzan, J., Bonnet, J.C., Perrin, Y., Perrin, E. & Rouet, H. (1981) Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. - Reproduction et éclosion des jeunes, en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. *Annales de Zootechnie*, **30**, 249–272.
- Daguzan, J., Bonnet, J.C., Perrin, Y., Perrin, E. & Rouet, H. (1982) Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). II. - Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. *Annales de Zootechnie*, **31**, 87–110.

- Daguzan, J., Bonnet, J.-C., Perrin, Y., Perrin, E. & Rouet, H. (1985) Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. - Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. *Annales de Zootechnie*, **34**, 127–148.
- Dale, S. (2001) Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos*, **92**, 344–356.
- Dan, N. (1978) *Studies on the growth and ecology of Helix aspersa Müller*. PhD thesis, University of Manchester, Manchester, United Kingdom.
- Dan, N. & Bailey, S.E.R. (1982) Growth, mortality, and feeding rates of the snail *Helix aspersa* at different population densities in the laboratory, and the depression of activity of helioid snails by other individuals, or their mucus. *Journal of Molluscan Studies*, **48**, 257–265.
- Danchin, E. & Cam, E. (2002) Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 153–163.
- Danchin, É., Giraldeau, L.A. & Cézilly, F. (eds). (2005) *Écologie comportementale : cours et questions de réflexion*. Dunod, Paris.
- Davis, J.M. (2008) Patterns of variation in the influence of natal experience on habitat choice. *The Quarterly Review of Biology*, **83**, 363–380.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M. & Mark Hewison, A.J. (2012) Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 1327–1337.
- Debeffe, L., Morellet, N., Verheyden-Tixier, H., Hoste, H., Gaillard, J.-M., Cargnelutti, B., Picot, D., Sevilá, J. & Hewison, A.J.M. (2014) Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. *Oikos*, **123**, 1121–1125.
- Delattre, T. (2010) *Influence de la structure du paysage et les conditions météorologiques sur le comportement de dispersion de Maniola Jurtina (Lepidoptera : Nymphalidae, L.) dans un agroécosystème bocager*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1 / Université Européenne de Bretagne, Rennes, France.
- Delgado, M.M., Bartoń, K.A., Bonte, D. & Travis, J.M.J. (2014) Prospecting and dispersal: their eco-evolutionary dynamics and implications for population patterns. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20132851.

- Delgado, M. del M., Penteriani, V., Revilla, E. & Nams, V.O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620–632.
- Dell, A.I., Bender, J.A., Branson, K., Couzin, I.D., de Polavieja, G.G., Noldus, L.P.J.J., Pérez-Escudero, A., Perona, P., Straw, A.D., Wikelski, M. & Brose, U. (2014) Automated image-based tracking and its application in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 417–428.
- Denny, M. (1980) Locomotion: the cost of gastropod crawling. *Science*, **208**, 1288–1290.
- Desbuquois, C. (1997) Influence of egg cannibalism on growth, survival and feeding in hatchlings of the land snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). *Reproduction Nutrition Development*, **37**, 191–202.
- Desbuquois, C., Chevalier, L. & Madec, L. (2000) Variability of egg cannibalism in the land snail *Helix aspersa* in relation to the number of eggs available and the presence of soil. *Journal of Molluscan Studies*, **66**, 273–281.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Dillen, L., Jordaens, K., van Dongen, S. & Backeljau, T. (2010) Effects of body size on courtship role, mating frequency and sperm transfer in the land snail *Succinea putris*. *Animal Behaviour*, **79**, 1125–1133.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 741–747.
- Dingle, H. & Drake, V.A. (2007) What is migration? *BioScience*, **57**, 113–121.
- Dobson, F.S. (2013) The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution. *Animal Behaviour*, **85**, 299–304.
- Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J. (2002) Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, **297**, 1168–1170.
- Dörge, N., Walther, C., Beinlich, B. & Plachter, H. (1999) The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, **8**, 1–10.

- Dubois, G.F., Gouar, P.J.L., Delettre, Y.R., Brustel, H. & Vernon, P. (2010) Sex-biased and body condition dependent dispersal capacity in the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). *Journal of Insect Conservation*, **14**, 679–687.
- Dunstan, D.J. & Hodgson, D.J. (2014) Snails home. *Physica Scripta*, **89**, 068002.
- Dupont-Nivet, M., Coste, V., Pierre Coinon, Jean-Claude Bonnet & Jean-Marie Blanc. (2000) Rearing density effect on the production performance of the edible snail *Helix aspersa* Müller in indoor rearing. *Annales de zootechnie*, **49**, 447–456.
- Duputié, A. & Massol, F. (2013) An empiricist's guide to theoretical predictions on the evolution of dispersal. *Interface Focus*, **3**, 20130028.

E

- Edworthy, A.B., Steensma, K.M.M., Zandberg, H.M. & Lilley, P.L. (2012) Dispersal, home-range size, and habitat use of an endangered land snail, the Oregon forestsnail (*Allogona townsendiana*). *Canadian Journal of Zoology*, **90**, 875–884.
- Enfjäll, K. & Leimar, O. (2005) Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos*, **108**, 465–472.
- Enfjäll, K. & Leimar, O. (2009) The evolution of dispersal – the importance of information about population density and habitat characteristics. *Oikos*, **118**, 291–299.
- Entling, M.H., Stämpfli, K. & Ovaskainen, O. (2011) Increased propensity for aerial dispersal in disturbed habitats due to intraspecific variation and species turnover. *Oikos*, **120**, 1099–1109.
- Eppley, S.M. & Jesson, L.K. (2008) Moving to mate: the evolution of separate and combined sexes in multicellular organisms. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 727–736.
- Estevez, I. & Christman, M.C. (2006) Analysis of the movement and use of space of animals in confinement: The effect of sampling effort. *Applied Animal Behaviour Science*, **97**, 221–240.
- Estoup, A., Largiader, C.R., Perrot, E. & Chourrout, D. (1996) Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **5**, 295–298.
- Evanno, G. & Madec, L. (2007) Variation morphologique de la spermathèque chez l'escargot terrestre *Cantareus aspersus*. *Comptes Rendus Biologies*, **330**, 722–727.

Evanno, G., Madec, L. & Arnaud, J.-F. (2005) Multiple paternity and postcopulatory sexual selection in a hermaphrodite: what influences sperm precedence in the garden snail *Helix aspersa*? *Molecular Ecology*, **14**, 805–812.

F

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.

Falkner, G., Obrdlik, P., Castella, E. & Speight, M.C.D. (2001) *Shelled Gastropoda of western Europe*. Friedrich Held Gesellschaft, München, Germany.

Faraway, J. (2006) *Extending the linear model with R : generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. Chapman & Hall/CRC.

Farkas, S.R. & Shorey, H.H. (1976) Anemotaxis and odour-trail following by the terrestrial snail *Helix aspersa*. *Animal Behaviour*, **24**, 686–689.

Fearnley, R.H. (1993) *Sexual selection, dispersal and reproductive behaviour in hermaphrodite land snails, with particular reference to Helix aspersa Müller (Pulmonata: Gastropoda)*. PhD thesis, University of Manchester, Manchester, United Kingdom.

Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, **125**, 1–15.

Flaherty, E.A., Smith, W.P., Pyare, S. & Ben-David, M. (2008) Experimental trials of the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) traversing managed rainforest landscapes: perceptual range and fine-scale movements. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 1050–1058.

Fletcher, R.J.J. (2007) Species interactions and population density mediate the use of social cues for habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 598–606.

Fletcher, R.J.J., Maxwell, C.W.J., Andrews, J.E. & Helmeý-Hartman, W.L. (2013) Signal detection theory clarifies the concept of perceptual range and its relevance to landscape connectivity. *Landscape Ecology*, **28**, 57–67.

Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**, 294–299.

- Fortunato, L. & Jordan, F. (2010) Your place or mine? A phylogenetic comparative analysis of marital residence in Indo-European and Austronesian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 3913–3922.
- Frair, J.L., Fieberg, J., Hebblewhite, M., Cagnacci, F., DeCesare, N.J. & Pedrotti, L. (2010) Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2187–2200.
- Friedenberg, N.A. (2003) Experimental evolution of dispersal in spatiotemporally variable microcosms. *Ecology Letters*, **6**, 953–959.
- Fromhage, L. & Kokko, H. (2010) Spatial seed and pollen games: dispersal, sex allocation, and the evolution of dioecy. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 1947–1956.
- Fronhofer, E.A., Hovestadt, T. & Poethke, H.-J. (2013) From random walks to informed movement. *Oikos*, **122**, 857–866.
- Fronhofer, E.A., Kubisch, A., Hovestadt, T. & Poethke, H.-J. (2011) Assortative mating counteracts the evolution of dispersal polymorphisms. *Evolution*, **65**, 2461–2469.

G

- Gaitán-Espitia, J.D., Belén Arias, M., Lardies, M.A. & Nespolo, R.F. (2013) Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species across a climatic gradient: lessons from the land Snail *Cornu aspersum*. *PLoS ONE*, **8**, e70662.
- Le Galliard, J.L., Ferrière, R. & Clobert, J. (2003) Mother–offspring interactions affect natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 1163–1169.
- Gallois, L. & Daguzan, J. (1989) Recherches écophysiologiques sur le régime alimentaire de l'escargot petit-gris (*Helix aspersa* Müller)(Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). *Halictis*, **19**, 77–86.
- Gandon, S. & Michalakis, Y. (1999) Evolutionarily stable dispersal rate in a metapopulation with extinctions and kin competition. *Journal of Theoretical Biology*, **199**, 275–290.
- Garcia, A., Perea, J.M., Mayoral, A., Acero, R., Martos, J., Gomez, G. & Pena, F. (2006) Laboratory rearing conditions for improved growth of juvenile *Helix aspersa* Muller snails. *Laboratory Animals*, **40**, 309–316.

- Garefalaki, M.-E., Triantafyllidis, A., Abatzopoulos, T.J. & Staikou, A. (2010) The outcome of sperm competition is affected by behavioural and anatomical reproductive traits in a simultaneously hermaphroditic land snail. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 966–976.
- Gargominy, O. & Ripken, T.E.J. (2011) Une collection de référence pour la malaco faune terrestre de France (A reference collection for French terrestrial molluscs). *MalaCo*, **Special Issue 1**, 1–108.
- Gargominy, O., Prié V., Bichain J.-M., Cucherat X. & Fontaine B. (2011) Liste de référence annotée des mollusques continentaux de France. *MalaCo*, **7**, 307–382.
- Gelperin, A. (1974) Olfactory basis of homing behavior in the giant garden slug, *Limax maximus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71**, 966–970.
- Germain, L. (1930) *Faune de France 21. Mollusques terrestres et fluviatiles (première partie)*. Paul Lechevalier Editeur, Paris, France.
- Gervais, J.A., Traveset, A. & Willson, M.F. (2009) The potential for seed dispersal by the banana slug (*Ariolimax columbianus*). *The American Midland Naturalist*, 103–110.
- Gilliland, M.G. (2006) *Dispersal ecology and control of the invasive land snail Cepaea nemoralis (L. 1758), from Ingham County, Michigan*. PhD thesis, Michigan State University.
- Giokas, S. & Mylonas, M. (2004) Dispersal patterns and population structure of the land snail *Albinaria coerulea* (Lulmonata: Clausiliidae). *Journal of Molluscan Studies*, **70**, 107–116.
- Gomes, F.R., Rezende, E.L., Grizante, M.B. & Navas, C.A. (2009) The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1088–1097.
- Gómez, B.J. (2001) Structure and functioning of the reproductive system. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 307–330. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Gomez, G.S.M. y & Van Dyck, H. (2012) Ecotypic differentiation between urban and rural populations of the grasshopper *Chorthippus brunneus* relative to climate and habitat fragmentation. *Oecologia*, **169**, 125–133.
- Gomot de Vaufléury, A. (2001) Regulation of growth and reproduction. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 331–355. CABI Publishing, Wallingford, UK.

- Gomot, L. & Enée, J. (1980) Biologie de la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* Müll.: les phases de croissance et la différenciation sexuelle. *Lavori della Società Malacologica Italiana*, **17**, 73–85.
- González, O., Pérez Camargo, G., Membiela, M., Frezza, D., Bartoloni, N. & Vieites, C. (2008) Effect of population density on snail productivity (*Helix aspersa*) in an open sky system fed with Swiss chard and a balanced food supplement. *Ciencia e investigación agraria*, **35**, 251–257.
- Goodhart, C.B. (1962) Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Journal of Animal Ecology*, **31**, 207–237.
- Goodwin, B.J., Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L. & Wegner, J.F. (1999) Testing for habitat detection distances using orientation data. *Oikos*, **84**, 160.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.
- Grimm, B. & Paill, W. (2001) Spatial distribution and home-range of the pest slug *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata). *Acta Oecologica*, **22**, 219–227.
- Gros, A., Hovestadt, T. & Poethke, H.J. (2008) Evolution of sex-biased dispersal: The role of sex-specific dispersal costs, demographic stochasticity, and inbreeding. *Ecological Modelling*, **219**, 226–233.
- Guerra, P.A. (2011) Evaluating the life-history trade-off between dispersal capability and reproduction in wing dimorphic insects: a meta-analysis. *Biological Reviews*, **86**, 813–835.
- Guillaume, F. & Perrin, N. (2006) Joint evolution of dispersal and inbreeding load. *Genetics*, **173**, 497–509.
- Guiller, A., Coutellec-Vreto, M.A., Madec, L. & Deunff, J. (2001) Evolutionary history of the land snail *Helix aspersa* in the Western Mediterranean: preliminary results inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, **10**, 81–87.
- Guiller, A. & Madec, L. (2010) Historical biogeography of the land snail *Cornu aspersum*: a new scenario inferred from haplotype distribution in the Western Mediterranean basin. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 18.
- Guiller, A., Martin, M.-C., Hiraux, C. & Madec, L. (2012) Tracing the invasion of the mediterranean land snail *Cornu aspersum aspersum* becoming an agricultural and garden pest in areas recently introduced. *PLoS ONE*, **7**, e49674.

H

- 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.
- Hakkarainen, H., Ilmonen, P., Koivunen, V. & Korpimäki, E. (2001) Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia*, **126**, 355–359.
- Hall, K.T., Baker, M.B. & Hadfield, M.G. (2010) Using dispersal rates to guide translocation across impermeable wildlife reserve boundaries: Hawaiian tree snails as a practical example. *Malacologia*, **52**, 67–80.
- Hall, K.T. & Hadfield, M.G. (2009) Application of harmonic radar technology to monitor tree snail dispersal. *Invertebrate Biology*, **128**, 9–15.
- Hamilton, W.D. & May, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature*, **269**, 578–581.
- Hamilton, P.A. & Wellington, W.G. (1981) The effects of food and density of the movement of *Arion ater* and *Ariolimax columbianus* (Pulmonata: Stylommatophora) between habitats. *Researches on Population Ecology*, **23**, 299–308.
- Hamilton, P.V. & Winter, M.A. (1982) Behavioural responses to visual stimuli by the snail *Littorina irrorata*. *Animal Behaviour*, **30**, 752–760.
- Hamilton, P.V. & Winter, M.A. (1984) Behavioural responses to visual stimuli by the snails *Tectarius muricatus*, *Turbo castanea*, and *Helix aspersa*. *Animal Behaviour*, **32**, 51–57.
- Hanski, I. (2011) Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio*, **40**, 248–255.
- Hanski, I. (2012) Dispersal and eco-evolutionary dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 290–303. Oxford University Press, UK.
- Hansson, L. (1991) Dispersal in the edible snail, *Helix pomatia*: a test case for present generalizations. *Acta oecologica*, **12**, 761–769.
- Hardouin, L.A., Nevoux, M., Robert, A., Gimenez, O., Lacroix, F. & Hingrat, Y. (2012) Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. *Oikos*, **121**, 804–812.

- Harrison, R.G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95–118.
- Hart, M.K., Svoboda, A. & Cortez, D.M. (2011) Phenotypic plasticity in sex allocation for a simultaneously hermaphroditic coral reef fish. *Coral Reefs*, **30**, 543–548.
- Hasegawa, M., Kishino, H. & Yano, T. (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, **22**, 160–174.
- Hatchwell, B.J., Gullett, P.R. & Adams, M.J. (2014) Helping in cooperatively breeding long-tailed tits: a test of Hamilton's rule. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **369**, 20130565.
- Haynes, K.J. & Cronin, J.T. (2006) Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos*, **113**, 43–54.
- Hebblewhite, M. & Haydon, D.T. (2010) Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2303–2312.
- Heidinger, I.M.M., Poethke, H.-J., Bonte, D. & Hein, S. (2009) The effect of translocation on movement behaviour--A test of the assumptions of behavioural studies. *Behavioural Processes*, **82**, 12–17.
- Heino, M. & Hanski, I. (2001) Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *The American Naturalist*, **157**, 495–511.
- Heinz, S.K., Mazzucco, R. & Dieckmann, U. (2009) Speciation and the evolution of dispersal along environmental gradients. *Evolutionary Ecology*, **23**, 53–70.
- Heller, J. (1990) Longevity in molluscs. *Malacologia*, **31**, 259–295.
- Henry, P.-Y. & Jarne, P. (2007) Marking hard-shelled gastropods: tag loss, impact on life-history traits, and perspectives in biology. *Invertebrate Biology*, **126**, 138–153.
- Hickson, T. (1972) A possible case of genetic drift in colonies of the land snail *Theba pisana*. *Heredity*, **29**, 177–190.
- Honek, A. & Martinkova, Z. (2011) Body size and the colonisation of cereal crops by the invasive slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology*, **158**, 79–86.
- Hovestadt, T., Mitesser, Oliver & Poethke, H.-J. (2014) Gender-specific emigration decisions sensitive to local male and female density. *The American Naturalist*, **184**, 38–51.

Husson, F., Josse, J., Le, S. & Mazet, J. (2013) *FactoMineR: multivariate exploratory data analysis and data mining with R*.

I

ICZN (1999) *International code of zoological nomenclature*, Fourth edition. International Trust of Zoological Nomenclature, London, UK.

Iglesias, J. & Castillejo, J. (1999) Field observations on feeding of the land snail *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies*, **65**, 411–423.

Ims, R.A. & Hjermann, D.Ø. (2001) Condition-dependent dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. Nichols), pp. 203–216. Oxford University Press, UK.

Ishikawa, A., Gotoh, H., Abe, T. & Miura, T. (2013) Juvenile hormone titer and wing-morph differentiation in the vetch aphid *Megoura crassicauda*. *Journal of Insect Physiology*, **59**, 444–449.

J

Jarne, P. & Auld, J.R. (2006) Animals mix it up too: the distribution of self-fertilization among hermaphroditic animals. *Evolution*, **60**, 1816–1824.

Jenkins, D.G., Brescacin, C.R., Duxbury, C.V., Elliott, J.A., Evans, J.A., Grablow, K.R., Hillegass, M., Lyon, B.N., Metzger, G.A., Olandese, M.L., Pepe, D., Silvers, G.A., Suresch, H.N., Thompson, T.N., Trexler, C.M., Williams, G.E., Williams, N.C. & Williams, S.E. (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 415–425.

Johnson, C.A., Fryxell, J.M., Thompson, I.D. & Baker, J.A. (2009) Mortality risk increases with natal dispersal distance in American martens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 3361–3367.

Jordaens, K., Gielen, H., Houtte, N.V., Bernon, G. & Backeljau, T. (2003) The response of the terrestrial slug *Deroceras laeve* to the mucus and air-borne odours of con- and heterospecifics (Pulmonata: Agriolimacidae). *Journal of Molluscan Studies*, **69**, 285–288.

Jørgensen, P.S. & Sørensen, N. (2008) *the invasive potential of the brown garden snail (Cantareus aspersus): a future invasive species in Denmark?* BSc, University of Copenhagen, Copenhagen.

Jung, M. (2013) LecoS - A QGIS plugin for automated landscape ecology analysis. *PeerJ PrePrints*, **1**, e116v2.

K

- Kadolsky, D. (2011) Comments on *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name (Case 3518) 1. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **68**, 282–283.
- Kadolsky, D. (2012) Comment on *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name (Case 3518). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **69**, 219–221.
- Kalarus, K., Skórka, P., Halecki, W., Jirak, A., Kajzer-Bonk, J. & Nowicki, P. (2013) Within-patch mobility and flight morphology reflect resource use and dispersal potential in the dryad butterfly *Minois dryas*. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 1221–1228.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J.E. & Franco, A.M.A. (2014) Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity*, **7**, 232–240.
- Kennedy, P. & Ward, J. (2003) Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawks (*Accipiter gentilis atricapillus*). *Oecologia*, **134**, 284–291.
- Kerney, M.P. & Cameron, R.A.D. (1999) *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- Kim, S.-Y., Torres, R. & Drummond, H. (2009) Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology*, **90**, 230–239.
- Kisdi, É. (2002) Dispersal: risk spreading versus local adaptation. *The American Naturalist*, **159**, 579–596.
- Kisdi, E., Utz, M. & Gyllenberg, M. (2012) Evolution of condition-dependent dispersal. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 139–151. Oxford University Press, UK.
- Klein-Rollais, D. (1993) *Contribution à l'étude de la balance hydrique et de sa régulation chez l'escargot petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné)*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Knop, E., Rindlisbacher, N., Ryser, S. & Gruebler, M.U. (2013) Locomotor activity of two sympatric slugs: implications for the invasion success of terrestrial invertebrates. *Ecosphere*, **4**, art92.

- Koene, J.M. & Chase, R. (1998) Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by mucus from the love dart. *The Journal of Experimental Biology*, **201**, 2313–2319.
- Koene, J.M. & Schulenburg, H. (2005) Shooting darts: co-evolution and counter-adaptation in hermaphroditic snails. *BMC Evolutionary Biology*, **5**, 25.
- Korsten, P., van Overveld, T., Adriaensen, F. & Matthysen, E. (2013) Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature Communications*, **4**.
- Kotiaho, J.S., Kaitala, V., Komonen, A. & Päävinen, J. (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 1963–1967.
- Kramarenko, S.S. (2013) The analysis of the reproductive traits of the pulmonate molluscs: a mini-review. *Ruthenica*, **23**.
- Křivan, V. (2008) Dispersal dynamics: distribution of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, **105**, 405–409.
- Krug, P.J. (2009) Not my “type”: larval dispersal dimorphisms and bet-hedging in opisthobranch life histories. *The Biological Bulletin*, **216**, 355–372.
- Kubisch, A., Fronhofer, E.A., Poethke, H.-J. & Hovestadt, T. (2013a) Kin competition as a major driving force for invasions. *The American Naturalist*, **181**, 700–706.
- Kubisch, A., Holt, R.D., Poethke, H.-J. & Fronhofer, E.A. (2013b) Where am I and why? Synthesizing range biology and the eco-evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos*, **123**, 5–22.
- Kuefler, D., Avgar, T. & Fryxell, J.M. (2012) Rotifer population spread in relation to food, density and predation risk in an experimental system. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 323–329.
- Kuhn, M., Weston, S., Wing, J., Forester, J. & Thaler, T. (2013) *R-package contrast: a collection of contrast methods*.
- Kupfernagel, S. & Baur, B. (2011) Sperm utilization in subadult and adult simultaneous hermaphrodite snails mating in the wild. *Canadian Journal of Zoology*, **89**, 1041–1049.
- Kupfernagel, S., Rusterholz, H.-P. & Baur, B. (2010) Variation in multiple paternity and sperm utilization patterns in natural populations of a simultaneous hermaphrodite land snail. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**, 350–361.

L

- Le Lann, C., Visser, B., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M. & Ellers, J. (2012) Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. *Evolutionary Ecology*, **26**, 79–94.
- Lawson Handley, L.J. & Perrin, N. (2007) Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*, **16**, 1559–1578.
- Lazaridou-Dimitriadou, M. (1978) *Contribution à l'écophysiologie d'un gastéropode pulmoné dunicole: Euparypha pisana (Müller) du littoral armoricain*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Lecompte, O., Madec, L. & Daguzan, J. (1998) Température et plasticité du chromatisme de la coquille chez le mollusque pulmoné *Helix aspersa*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, **321**, 649–654.
- Ligaszewski, M., Surówka, K. & Stekla, J. (2009) The shell features of *Cornu aspersum* (synonym *Helix aspersa*) and *Helix pomatia*: characteristics and comparison. *American Malacological Bulletin*, **27**, 173–181.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. (1996) Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 131–135.
- Lind, H. (1990) Strategies of spatial behaviour in *Helix pomatia*. *Ethology*, **86**, 1–18.
- Livshits, G.M. (1985) Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata: Enidae): mortality, burrowing and migratory activity. *Malacologia*, **26**, 213–223.
- Llewelyn, J., Phillips, B.L., Alford, R.A., Schwarzkopf, L. & Shine, R. (2010) Locomotor performance in an invasive species: cane toads from the invasion front have greater endurance, but not speed, compared to conspecifics from a long-colonised area. *Oecologia*, **162**, 343–348.
- Locher, R. & Baur, B. (2000) Mating frequency and resource allocation to male and female function in the simultaneous hermaphrodite land snail *Arianta arbustorum*. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 607–614.
- Lombaert, E., Estoup, A., Facon, B., Joubard, B., Grégoire, J.-C., Jannin, A., Blin, A. & Guillemaud, T. (2014) Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 508–517.

- Loreau, M., Mouquet, N. & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 12765–12770.
- Lorenzi, M.C., Schleicherová, D. & Sella, G. (2006) Life history and sex allocation in the simultaneously hermaphroditic polychaete worm *Ophryotrocha diadema*: the role of sperm competition. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 381–389.
- Lorvelec, O. (1988) *Contribution à l'étude des caractéristiques écophysiologiques et chronobiologiques de l'activité de l'escargot petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore)*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Lorvelec, O. (1990) Le retour au gîte chez l'escargot *Helix aspersa*. Etude au laboratoire. *Biology of Behaviour*, **15**, 107–116.
- Louvel, J., Gaudillat, V. & Poncet, L. (2013) *EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce*. Muséum national d'Histoire naturelle – Service du patrimoine naturel, Paris, France.
- Lövei, G.L., Stringer, I.A.N., Devine, C.D. & Cartellieri, M. (1997) Harmonic radar - A method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 187–193.
- Lucarz, A. & Gomot, L. (1985) Influence de la densité de population sur la croissance diamétrale et pondérale de l'escargot *Helix aspersa* Müller dans différentes conditions d'élevage. *Journal of Molluscan Studies*, **51**, 105–115.
- Luchtel, D.L. & Deyrup-Olsen, I. (2001) Body wall : form and function. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 147–179. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Lunn, D.J., Thomas, A., Best, N. & Spiegelhalter, D. (2000) WinBUGS - A Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, **10**, 325–337.
- Lush, A.L. & Baker, G.H. (2003) A novel method for the field study of mollusc movement using mucus trails. *Slugs & snails: agricultural, veterinary & environmental perspectives* (ed G.B.J. Dussart), pp. 287–292. British Crop Protection Council, Farnham.

m

- Mabry, K.E., Shelley, E.L., Davis, K.E., Blumstein, D.T. & Van Vuren, D.H. (2013) Social mating system and sex-biased dispersal in mammals and birds: a phylogenetic analysis. *PLoS ONE*, **8**, e57980.
- Madec, L. (1989) *Etude de la différenciation de quelques populations géographiquement séparées de l'espèce Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné): aspects morphologiques, écophysiologiques et biochimiques*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Manganelli, G., Salomone, N. & Giusti, F. (2005) A molecular approach to the phylogenetic relationships of the western palaearctic Helicoidea (Gastropoda: Stylommatophora). *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 501–512.
- Marentette, J.R., Wang, G., Tong, S., Sopinka, N.M., Taves, M.D., Koops, M.A. & Balshine, S. (2011) Laboratory and field evidence of sex-biased movement in the invasive round goby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2239–2249.
- Marjamäki, P.H., Contasti, A.L., Coulson, T.N. & McLoughlin, P.D. (2013) Local density and group size interacts with age and sex to determine direction and rate of social dispersal in a polygynous mammal. *Ecology and Evolution*, **3**, 3073–3082.
- Martinussen, T. & Scheike, T.H. (2006) *Dynamic regression models for survival data*, 1st ed. Springer.
- Mathieu, J., Barot, S., Blouin, M., Caro, G., Decaëns, T., Dubs, F., Dupont, L., Jouquet, P. & Nai, P. (2010) Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**, 203–209.
- Matter, S.F. & Roland, J. (2002) An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology*, **27**, 308–316.
- Matthysen, E. (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28**, 403–416.
- Matthysen, E. (2012) Multicausality of dispersal: a review. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 3–18. Oxford University Press, UK.

- May, R., van Dijk, J., Landa, A., Andersen, R. & Andersen, R. (2010) Spatio-temporal ranging behaviour and its relevance to foraging strategies in wide-ranging wolverines. *Ecological Modelling*, **221**, 936–943.
- Mayr, E. (1961) Cause and effect in biology. *Science*, **134**, 1501–1506.
- McCarthy, M.A. (2007) *Bayesian methods for ecology*, 1st ed. Cambridge University Press.
- McCauley, S.J. & Rowe, L. (2010) *Notonecta* exhibit threat-sensitive, predator-induced dispersal. *Biology Letters*, **6**, 449–452.
- Meadows, D.W. (2002) The effect of roads and trails on movement of the Ogden Rocky Mountain snail (*Oreohelix peripherica wasatchnesis*). *Western North American Naturalist*, **62**, 377–380.
- De Meester, N. & Bonte, D. (2010) Information use and density-dependent emigration in an agrobiont spider. *Behavioral Ecology*, **21**, 992–998.
- Merckx, T. & Van Dyck, H. (2007) Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour*, **74**, 1029–1037.
- Mestre, L., Bucher, R. & Entling, M.H. (2014) Trait-mediated effects between predators: ant chemical cues induce spider dispersal. *Journal of Zoology*, **293**, 119–125.
- Meyer, W.M. & Cowie, R.H. (2011) Distribution, movement, and microhabitat use of the introduced predatory snail *Euglandina rosea* in Hawaii: implications for management. *Invertebrate Biology*, **130**, 325–333.
- Miller, T.E.X. & Inouye, B.D. (2013) Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions. *Ecology Letters*, **16**, 354–361.
- Miller, T.E.X., Shaw, A.K., Inouye, B.D. & Neubert, M.G. (2011) Sex-Biased Dispersal and the Speed of Two-Sex Invasions. *The American Naturalist*, **177**, 549–561.
- Mithöfer, A. & Boland, W. (2012) Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology*, **63**, 431–450.
- Le Mitouard, E., Bellido, A., Guiller, A. & Madec, L. (2009) Spatial structure of shell polychromatism in *Cepaea hortensis* in relation to a gradient of landscape fragmentation in Western France. *Landscape Ecology*, **25**, 123–134.
- Moksnes, P.-O. (2004) Interference competition for space in nursery habitats: density-dependent effects on growth and dispersal in juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series*, **281**, 181–191.

- Moore, J.C., Loggenberg, A. & Greeff, J.M. (2006) Kin competition promotes dispersal in a male pollinating fig wasp. *Biology Letters*, **2**, 17–19.
- Moran, S. (1989) Weather- and population density-induced infantilism in the landsnail *Theba pisana* in a semi-arid climate. *International Journal of Biometeorology*, **33**, 101–108.
- Mueller, P. & Diamond, J. (2001) Metabolic rate and environmental productivity: Well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 12550–12554.
- Müller, S. & Ohnesorge, P.D.B. (1985) Die Verwendung markierter Schnecken zur Populationsdichteabschätzung und zum Studium des Migrationsverhaltens von *Arion* sp. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, **58**, 123–126.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K. & Thuiller, W. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743–756.
- Murray, J. & Clarke, B. (1984) Movement and gene flow in *Partula taeniata*. *Malacologia*, **25**, 343–348.

n

- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19052–19059.
- Neubert, E. & Bank, R.A. (2006) Notes on the species of *Caucasotachea* C. Boettger 1909 and *Lindholmia* P. Hesse 1919, with annotations to the Helicidae (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae). *Archiv für Molluskenkunde: International Journal of Malacology*, **135**, 101–132.
- Neuschulz, E.L., Brown, M. & Farwig, N. (2013) Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: the role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*, **16**, 170–179.
- Nevoux, M., Arlt, D., Nicoll, M., Jones, C. & Norris, K. (2013) The short- and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology Letters*, **16**, 438–445.
- Ng, T.P.T., Saltin, S.H., Davies, M.S., Johannesson, K., Stafford, R. & Williams, G.A. (2013) Snails and their trails: the multiple functions of trail-following in gastropods. *Biological Reviews*, **88**, 683–700.

- Nicolai, A., Filser, J., Lenz, R., Valérie, B. & Charrier, M. (2012) Composition of body storage compounds influences egg quality and reproductive investment in the land snail *Cornu aspersum*. *Canadian Journal of Zoology*, **90**, 1161–1170.
- Niitepõld, K., Smith, A.D., Osborne, J.L., Reynolds, D.R., Carreck, N.L., Martin, A.P., Marden, J.H., Ovaskainen, O. & Hanski, I. (2009) Flight metabolic rate and Pgi genotype influence butterfly dispersal rate in the field. *Ecology*, **90**, 2223–2232.
- Nunes, S., Duniec, T.R., Schweppe, S.A. & Holekamp, K.E. (1999) Energetic and endocrine mediation of natal dispersal behavior in Belding's ground squirrels. *Hormones and Behavior*, **35**, 113–124.
- Nurmi, T., Geritz, S., Parvinen, K. & Gyllenberg, M. (2008) Evolution of specialization in resource utilization in structured metapopulations. *Journal of Biological Dynamics*, **2**, 297–322.
- Nurmi, T. & Parvinen, K. (2008) On the evolution of specialization with a mechanistic underpinning in structured metapopulations. *Theoretical Population Biology*, **73**, 222–243.
- Nurmi, T. & Parvinen, K. (2011) Joint evolution of specialization and dispersal in structured metapopulations. *Journal of Theoretical Biology*, **275**, 78–92.
- Nylander, J.A.A. (2004) *MrAIC.pl*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
-
- Öckinger, E. & Van Dyck, H. (2012) Landscape structure shapes habitat finding ability in a butterfly. *PLoS ONE*, **7**, e41517.
- Okada, K., Miyatake, T., Nomura, Y. & Kuroda, K. (2008) Fighting, dispersing, and sneaking: body-size dependent mating tactics by male *Librodor japonicus* beetles. *Ecological Entomology*, **33**, 269–275.
- Olden, J.D., Schooley, R.L., Monroe, J.B. & Poff, N.L. (2004) Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1190–1194.
- Oosterhoff, L.M. (1977) Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). *Netherlands Journal of Zoology*, **27**, 1–132.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N. & Pearse, W. (2012) *Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*.

- Orrock, J.L. (2013) Exposure of unwounded plants to chemical cues associated with herbivores leads to exposure-dependent changes in subsequent herbivore attack. *PLoS ONE*, **8**, e79900.
- Örstan, A., Sparks, J.L. & Pearce, T.A. (2011) Wayne Grimm's legacy: a 40-year experiment on the dispersal of *Cepaea nemoralis* in Frederick County, Maryland. *American Malacological Bulletin*, **29**, 139–142.
- Ousterhout, B.H. & Semlitsch, R.D. (2014) Measuring terrestrial movement behavior using passive integrated transponder (PIT) tags: effects of tag size on detection, movement, survival, and growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**, 343–350.

P

- Palmer, S.C.F., Coulon, A. & Travis, J.M.J. (2014) Inter-individual variability in dispersal behaviours impacts connectivity estimates. *Oikos*, **123**, 923–932.
- Pe'er, G. & Kramer-Schadt, S. (2008) Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecological Modelling*, **213**, 73–85.
- Peer, K. & Taborsky, M. (2007) Delayed dispersal as a potential route to cooperative breeding in ambrosia beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 729–739.
- Peig, J. & Green, A.J. (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, **24**, 1323–1332.
- Penteriani, V., Delgado, M. del M., Kuparinen, A., Saurola, P., Valkama, J., Salo, E., Toivola, J., Aebischer, A. & Arlettaz, R. (2014) Bright moonlight triggers natal dispersal departures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**, 743–747.
- Perea, J., Garcia, A., Gómez, G., Acero, R., Peña, F. & Gómez, S. (2007) Effect of light and substratum structural complexity on microhabitat selection by the snail *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies*, **73**, 39–43.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R. & Walpole, M. (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, **330**, 1496–1501.
- Perrin, N. & Goudet, J. (2001) Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. Nichols), pp. 123–142. Oxford University Press, UK.

- Perrin, N. & Mazalov, V. (1999) Dispersal and inbreeding avoidance. *The American Naturalist*, **154**, 282–292.
- Perrin, N. & Mazalov, V. (2000) Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist*, **155**, 116–127.
- Peschel, M., Straub, V. & Teyke, T. (1996) Consequences of food-attraction conditioning in *Helix*: a behavioral and electrophysiological study. *Journal of Comparative Physiology A*, **178**, 317–327.
- Phillips, B.L., Brown, G.P. & Shine, R. (2010) Evolutionarily accelerated invasions: the rate of dispersal evolves upwards during the range advance of cane toads. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 2595–2601.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Webb, J.K. & Shine, R. (2006) Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, **439**, 803–803.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team. (2014) *nlme: linear and nonlinear mixed effects models*.
- Poethke, H.J., Gros, A. & Hovestadt, T. (2011) The ability of individuals to assess population density influences the evolution of emigration propensity and dispersal distance. *Journal of Theoretical Biology*, **282**, 93–99.
- Poethke, H.J., Weisser, W.W. & Hovestadt, T. (2010) Predator-induced dispersal and the evolution of conditional dispersal in correlated environments. *The American Naturalist*, **175**, 577–586.
- Poisot, T., Bever, J.D., Nemri, A., Thrall, P.H. & Hochberg, M.E. (2011) A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters*, **14**, 841–851.
- Poisot, T., Canard, E., Mouquet, N. & Hochberg, M.E. (2012) A comparative study of ecological specialization estimators. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 537–544.
- Pomiankowski, A. & Reguera, P. (2001) The point of love. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 533–534.
- Potts, D.C. (1975) Persistence and extinction of local populations of the garden snail *Helix aspersa* in unfavorable environments. *Oecologia*, **21**, 313–334.
- Purcell, J., Brelsford, A. & Avilés, L. (2012) Co-evolution between sociality and dispersal: The role of synergistic cooperative benefits. *Journal of Theoretical Biology*, **312**, 44–54.

Puurtinen, M. & Kaitala, V. (2002) Mate-search efficiency can determine the evolution of separate sexes and the stability of hermaphroditism in animals. *The American Naturalist*, **160**, 645–660.

Q

Quantum GIS Development Team. (2014) *Quantum GIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation.

Quinn, J.L., Cole, E.F., Patrick, S.C. & Sheldon, B.C. (2011) Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 918–928.

R

R Development Core Team. (2014) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. & Montiglio, P.-O. (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 4051–4063.

Rémy, A., Le Galliard, J.-F., Odden, M. & Andreassen, H.P. (2014) Concurrent effects of age class and food distribution on immigration success and population dynamics in a small mammal. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 813–822.

Revell, L.J. (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 319–329.

Reynolds, A.M., Bohan, D.A. & Bell, J.R. (2007) Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology Letters*, **3**, 237–240.

Ridley, M. (2004) *Evolution*, 3rd ed. Blackwell Publishing, Malden, USA.

Ries, L. & Debinski, D.M. (2001) Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 840–852.

Roff, D. (1977) Dispersal in Dipterans: its costs and consequences. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 443–456.

Rollo, C.D. & Wellington, W.G. (1981) Environmental orientation by terrestrial Mollusca with particular reference to homing behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, **59**, 225–239.

- 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.
- Ronce, O. & Clobert, J. (2012) Dispersal syndromes. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 119–138. Oxford University Press, UK.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**, 1572–1574.
- Rotheray, E.L., Bussière, L.F., Moore, P., Bergstrom, L. & Goulson, D. (2014) Mark recapture estimates of dispersal ability and observations on the territorial behaviour of the rare hoverfly, *Hammerschmidtia ferruginea* (Diptera, Syrphidae). *Journal of Insect Conservation*, **18**, 179–188.

S

- Saastamoinen, M., Brakefield, P.M. & Ovaskainen, O. (2012) Environmentally induced dispersal-related life-history syndrome in the tropical butterfly, *Bicyclus anynana*. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 2264–2275.
- Saastamoinen, M., Ikonen, S. & Hanski, I. (2009) Significant effects of Pgi genotype and body reserves on lifespan in the Glanville fritillary butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1313–1322.
- Saccheri, I.J. & Brakefield, P.M. (2002) Rapid spread of immigrant genomes into inbred populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**, 1073–1078.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Lande, R. (1999) Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**, 113–118.
- Sakovitch, N.J. (2002) Integrated management of *Cantareus aspersus* (Müller)(Helicidae) as a pest of citrus orchards in California. *Molluscs as crop pests* (ed G.M. Barker), pp. 353–360. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Samietz, J. & Köhler, G. (2012) A fecundity cost of (walking) mobility in an insect. *Ecology and Evolution*, **2**, 2788–2793.
- Schärer, L. (2009) Tests of sex allocation theory in simultaneously hermaphroditic animals. *Evolution*, **63**, 1377–1405.

- Schärer, L., Sandner, P. & Michiels, N.K. (2005) Trade-off between male and female allocation in the simultaneously hermaphroditic flatworm *Macrostomum sp.* *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 396–404.
- Scharf, I., Filin, I. & Ovadia, O. (2008) An experimental design and a statistical analysis separating interference from exploitation competition. *Population Ecology*, **50**, 319–324.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972) Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, **177**, 222–228.
- Schooley, R.L. & Wiens, J.A. (2003) Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos*, **102**, 559–570.
- Schooley, R.L. & Wiens, J.A. (2004) Movements of cactus bugs: Patch transfers, matrix resistance, and edge permeability. *Landscape Ecology*, **19**, 801–810.
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Van Dyck, H. & Baguette, M. (2007) Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 4.
- Schtickzelle, N., Mennechez, G. & Baguette, M. (2006) Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*, **87**, 1057–1065.
- Schulhof, M. & Lindberg, D.R. (2013) The ontogeny of the lower reproductive tract of the landsnail *Helix aspersa* (Gastropoda: Mollusca). *Organisms Diversity & Evolution*, **13**, 559–568.
- Selander, R.K. & Kaufman, D.W. (1975) Genetic structure of populations of the brown snail (*Helix aspersa*). I. Microgeographic variation. *Evolution*, **29**, 385–401.
- Serrano, D., Oro, D., Ursúa, E. & Tella, J.L. (2005) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *The American Naturalist*, **166**, E22–E31.
- Serrano, D. & Tella, J.L. (2003) Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 400–410.
- Service SIG de Rennes Métropole. (2012) Orthophotographie aérienne 2011. URL <http://www.data.rennes-metropole.fr>

- Severns, P.M. (2009) A conspicuous, water-resistant ink for marking terrestrial snails. *Journal of Molluscan Studies*, **75**, 93–94.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 415–436.
- Skjelseth, S., Ringsby, T.H., Tufto, J., Jensen, H. & Saether, B.-E. (2007) Dispersal of introduced house sparrows *Passer domesticus*: an experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1763–1771.
- Sloggett, J.J. & Weisser, W.W. (2002) Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, **98**, 323–333.
- Smith, L.H.J. (1981) Quantified aspects of pallial fluid and its affect on the duration of locomotor activity in the terrestrial gastropod *Triodopsis albolabris*. *Physiological Zoology*, **54**, 407–414.
- Socha, R. & Zemek, R. (2003) Wing morph-related differences in the walking pattern and dispersal in a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Oikos*, **100**, 35–42.
- Speiser, B. (2001) Food and feeding behaviour. *The biology of terrestrial molluscs* (ed G.M. Barker), pp. 259–288. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P. & Van Der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, **64**, 583–639.
- Stamps, J.A. (2001) Habitat selection by dispersers : integrating proximate and ultimate approaches. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. Nichols), pp. 230–242. Oxford University Press, United Kingdom.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Reid, M.L. (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology*, **86**, 510–518.
- Starrfelt, J. & Kokko, H. (2012a) The theory of dispersal under multiple influences. *Dispersal ecology and evolution* (eds J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton & J.M. Bullock), pp. 19–28. Oxford University Press, UK.
- Starrfelt, J. & Kokko, H. (2012b) Bet-hedging—a triple trade-off between means, variances and correlations. *Biological Reviews*, **87**, 742–755.
- Steifetten, Ø. & Dale, S. (2012) Dispersal of male ortolan buntings away from areas with low female density and a severely male-biased sex ratio. *Oecologia*, **168**, 53–60.

- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J. & Baguette, M. (2013) Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications*, **6**, 630–642.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Van Dyck, H., Clobert, J. & Baguette, M. (2012) How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters*, **15**, 74–86.
- 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.
- Stratton, L.W. (1964) The non-marine Mollusca of the Parish of Dale. *Field Studies*, **2**, 41–52.
- Sturm, C.F., Pearce, T.A. & Valdés, Á. (2006) *The Mollusks: a guide to their study, collection, and preservation*. Universal-Publishers.
- Sturtz, S., Ligges, U. & Gelman, A. (2005) R2WinBUGS: A package for running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software*, **12**, 1–16.
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K. & Lertzman, K.P. (2000) Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*, **4**, 16.
- Sysoev, A.V. & Schileyko, A.A. (2009) *Land snails and slugs of Russia and adjacent countries*. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.
- Szlavec, K. (1986) Food selection and nocturnal behavior of the land snail *Monadenia hillebrandi mariposa* A. G. Smith (Pulmonata: Helminthoglyptidae). *The Veliger*, **29**, 183–190.
- 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.
- Szulkin, M., Stopher, K.V., Pemberton, J.M. & Reid, J.M. (2013) Inbreeding avoidance, tolerance, or preference in animals? *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 205–211.
- ↑
- Tack, A.J.M. & Roslin, T. (2009) Overrun by the neighbors: Landscape context affects strength and sign of local adaptation. *Ecology*, **91**, 2253–2260.

- Tarwater, C.E. (2012) Influence of phenotypic and social traits on dispersal in a family living, tropical bird. *Behavioral Ecology*, **23**, 1242–1249.
- Tesson, S.V. & Edelaar, P. (2013) Dispersal in a changing world: opportunities, insights and challenges. *Movement Ecology*, **1**, 1–10.
- Teyke, T. (1995) Food-attraction conditioning in the snail, *Helix pomatia*. *Journal of Comparative Physiology A*, **177**, 409–414.
- Therneau, T. (2012) *R package coxme : mixed effect Cox models*.
- Tomiyama, K. (1996) Mate-choice criteria in a protandrous simultaneously hermaphroditic land snail *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae). *Journal of Molluscan Studies*, **62**, 101–111.
- Tomiyama, K. & Nakane, M. (1993) Dispersal patterns of the giant African snail, *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae), equipped with a radio-transmitter. *Journal of Molluscan Studies*, **59**, 315–322.
- Tomba, A.S. (1984) Land snails (Stylommatophora). *The Mollusca, volume 7: reproduction* (eds A.S. Tomba, N.H. Verdonk & J.A.M. van den Biggelaar), pp. 48–140. Academic Press Inc, Orlando, USA.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, 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., Mustin, K., Bartoń, K.A., Benton, T.G., Clobert, J., Delgado, M.M., Dytham, C., Hovestadt, T., Palmer, S.C.F., Van Dyck, H. & Bonte, D. (2012) Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 628–641.
- Travis, J.M.J., Mustin, K., Benton, T.G. & Dytham, C. (2009) Accelerating invasion rates result from the evolution of density-dependent dispersal. *Journal of Theoretical Biology*, **259**, 151–158.
- Tucker, A.D., McCallum, H.I., Limpus, C.J. & McDonald, K.R. (1998) Sex-biased dispersal in a long-lived polygynous reptile (*Crocodylus johnstoni*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **44**, 85–90.
- Tuda, M. & Shima, K. (2002) Relative importance of weather and density dependence on the dispersal and on-plant activity of the predator *Orius minutus*. *Population Ecology*, **44**, 0251–0257.

Turchin, P. (1998) *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.

Türke, M., Andreas, K., Gossner, M.M., Kowalski, E., Lange, M., Boch, S., Socher, S.A., Müller, J., Prati, D., Fischer, M., Meyhöfer, Rainer & Weisser, W.W. (2012) Are gastropods, rather than ants, important dispersers of seeds of myrmecochorous forest herbs? *The American Naturalist*, **179**, 124–131.

Türke, M., Heinze, E., Andreas, K., Svendsen, S.M., Gossner, M.M. & Weisser, W.W. (2010) Seed consumption and dispersal of ant-dispersed plants by slugs. *Oecologia*, **163**, 681–693.

U

Ungless, M.A. (1998) A Pavlovian analysis of food-attraction conditioning in the snail *Helix aspersa*. *Animal Learning & Behavior*, **26**, 15–19.

Ungless, M.A. (2001) Dissociation of food-finding and tentacle-lowering, following food-attraction conditioning in the snail, *Helix aspersa*. *Behavioural Processes*, **53**, 97–101.

V

Välimäki, P. & Itämies, J. (2003) Migration of the clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* in a network of suitable habitats – effects of patch characteristics. *Ecography*, **26**, 679–691.

Vardakis, M., Goos, P., Adriaensen, F. & Matthysen, E. (submitted) Discrete choice modelling of natal dispersal: “Choosing” where to breed from a finite set of available areas. *submitted to Methods in Ecology and Evolution*.

Venail, P.A., MacLean, R.C., Bouvier, T., Brockhurst, M.A., Hochberg, M.E. & Mouquet, N. (2008) Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, **452**, 210–214.

Vercken, E., de Fraipont, M., Dufty Jr., A.M. & Clobert, J. (2007) Mother’s timing and duration of corticosterone exposure modulate offspring size and natal dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior*, **51**, 379–386.

Vignes, F., Fedele, M., Pinna, M., Mancinelli, G. & Basset, A. (2012) Variability of *Lekanesphaera monodi* metabolic rates with habitat trophic status. *Acta Oecologica*, **41**, 58–64.

Vizoso, D.B. & Schärer, L. (2007) Resource-dependent sex-allocation in a simultaneous hermaphrodite. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1046–1055.

W

Wade, C.M., Hudelot, C., Davison, A., Naggs, F. & Mordan, P.B. (2007) Molecular phylogeny of the helicoid land snails (Pulmonata: Stylommatophora: Helicoidea), with special emphasis on the Camaenidae. *Journal of Molluscan Studies*, **73**, 411–415.

Wajnberg, E., Fauvergue, X. & Pons, O. (2000) Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, **11**, 577–586.

Welter-Schultes, F. (2012) *European non-marine Molluscs, a guide for species identification*. Planet Poster Editions, Göttingen, Germany.

Welter-Schultes, F.W., Altaba, C. & Audibert, C. (2013) Comment on *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name (Case 3518). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **70**, 41–42.

Welter-Schultes, F. & Audibert, C. (2012) Comment on *Cornu* Born, 1778 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Helicidae): request for a ruling on the availability of the generic name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **69**, 124–127.

Wijdenes, J., Schluter, N.C.M., Gomot, L. & Boer, H.H. (1987) In the snail *Helix aspersa* the gonadotropic hormone-producing dorsal bodies are under inhibitory nervous control of putative growth hormone-producing neuroendocrine cells. *General and Comparative Endocrinology*, **68**, 224–229.

Wilson, R.P., Griffiths, I.W., Legg, P.A., Friswell, M.I., Bidder, O.R., Halsey, L.G., Lambertucci, S.A. & Shepard, E.L.C. (2013) Turn costs change the value of animal search paths. *Ecology Letters*, **16**, 1145–1150.

Wolf, M. & Weissing, F.J. (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 452–461.

Woodruff, D.S. & Gould, S.J. (1980) Geographic differentiation and speciation in *Cerion*—a preliminary discussion of patterns and processes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**, 389–416.

Y

- Yamane, T., Okada, K., Nakayama, S. & Miyatake, T. (2010) Dispersal and ejaculatory strategies associated with exaggeration of weapon in an armed beetle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 1705–1710.
- Yoder, J.M., Marschall, E.A. & Swanson, D.A. (2004) The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, **15**, 469–476.

Z

- Zera, A.J. (2004) The endocrine regulation of wing polymorphism in insects: state of the art, recent surprises, and future directions. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 607–616.
- Zera, A.J. & Denno, R.F. (1997) Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, **42**, 207–230.
- Zollner, P.A. & Lima, S.L. (1999) Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, **80**, 1019–1030.

Index des espèces

Noms complets de toutes les espèces, excepté *Cornu aspersum* (Müller 1774) mentionnées nommément dans cette thèse.

- Achatina fulica* (Férussac 1821), 33, 34, 50, 77, 102, 196, 216, 244
- Arianta arbustorum* (Linnaeus 1758), 34, 105, 125, 168, 177, 185, 187, 188, 189, 196, 211, 231
- Ariolimax columbianus* (Gould 1851), 35, 224, 226
- Arion ater* (Linnaeus 1758), 34, 35, 226
- Arion lusitanicus* (Mabille 1868), 34, 76, 225, 227
- Boloria eunomia* (Esper 1799), 146
- Brephulopsis bidens* (Krynicky 1833), 35, 231
- Bubo bubo* (Linnaeus 1758), 22
- Caenorhabditis elegans* Maupas 1910, 16
- Callosobruchus maculatus* (Fabricius 1775), 26, 195
- Carcinus maenas* (Linnaeus 1758), 21, 234
- Cepaea hortensis* (Müller 1774), 168, 177, 185, 187, 188, 189, 234
- Cepaea nemoralis* (Linnaeus 1758), 32, 34, 35, 168, 185, 187, 188, 189, 215, 224, 225, 236, 237
- Cepaea sylvatica* (Draparnaud 1801), 168, 185, 187, 188, 189
- Cernuella neglecta* (Draparnaud 1805), 168, 185, 187, 188, 189
- Chelinidea vittiger* Uhler 1863, 158
- Chondrina clienta* (Westerlund 1883), 33, 211
- Ciliella ciliata* (Hartmann 1821), 168, 185, 187, 188, 189
- Cochlicella acuta* (Müller 1774), 168, 185, 187, 188, 189
- Corylus avellana* Linnaeus 1753, 150
- Cytisus scoparius* Link 1822, 148
- Dactylis glomerata* Linnaeus 1753, 117
- Drosophila melanogaster* Meigen 1830, 23
- Elona quimperiana* (Férussac 1821), 168, 173, 185, 187, 188, 189
- Eobania vermiculata* (Müller 1774), 168, 185, 187, 188, 189
- Euhadra quaesita* (Deshayes 1850), 195
- Falco naumanni* Fleischer 1818, 21
- Festuca rubra* Linnaeus 1753, 63, 117

- Gambusia affinis* (Baird & Girard 1853), 19, 218
- Hedera helix* Linnaeus 1753, 64, 116
- Helicodonta obvoluta* (Müller 1774), 168, 170, 177, 185, 187, 188, 189
- Helix ligata* Müller 1774, 168, 176, 177, 185, 187, 188, 189
- Helix lucorum* Linnaeus 1758, 168, 185, 187, 188, 189
- Helix pomatia* Linnaeus 1758, 44, 126, 168, 185, 187, 188, 189, 211, 226, 231, 244
- Homo sapiens* Linnaeus 1758, 25
- Lolium perenne* Linnaeus 1753, 63, 117
- Lysmata wurdemanni* (Gibbes 1850), 103, 196
- Maniola jurtina* (Linnaeus 1758), 22
- Melitaea cinxia* (Linnaeus 1758), 19, 24, 221
- Monacha cantiana* (Montagu 1803), 168, 173, 185, 187, 188, 189
- Monacha cartusiana* (Müller 1774), 168, 185, 187, 188, 189
- Monadenia hillebrandi* (Newcomb, 1864), 34, 243
- Oreohelix peripheralis* (Ancey, 1881), 36, 234
- Oxychilus draparnaudi* (Beck 1837), 168, 173, 176
- Pararge aegeria* (Linnaeus 1758), 147, 212, 234
- Platyscapa awekei* Wiebes 1977, 15
- Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus 1758), 18, 242
- Sancassania berlesei* (Michael 1903), 24
- Tetranychus urticae* (Koch 1836), 15, 20, 204
- Theba pisana* (Müller 1774), 35, 168, 185, 187, 188, 189, 210, 227, 235
- Triodopsis albolabris* (Say 1816), 28, 104, 242
- Trochoidea elegans* (Gmelin 1791), 168, 185, 187, 188, 189
- Trochulus hispidus* (Linnaeus 1758), 168, 185, 187, 188, 189
- Ulex europaeus* Linnaeus 1753, 148
- Ursus americanus* Pallas 1780, 15
- Urtica dioica* Linnaeus 1753, 42, 64, 116, 134, 148
- Xeropicta derbentina* Krynicki 1836, 33, 37, 124, 168, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 209
- Zootoca vivipara* (Jacquin 1787), 14, 21, 22

Remerciements

Et voici le bout du chemin (ou plutôt de ce chemin), le moment où l'on se retourne sur 3 ans et demi de vie, et pas les moins importants...C'est quand j'ai commencé à dresser la liste de toutes les personnes que je voulais remercier que je me suis vraiment rendu compte à quel point la thèse est, avant toute chose, une aventure humaine, faite de rencontres et de souvenirs partagés.

Avant toute chose, je tiens à exprimer toute ma gratitude envers mes directeurs de thèse, Armelle Ansart et Luc Madec. Merci pour votre enthousiasme, votre motivation et votre disponibilité, pour m'avoir fait confiance pendant ces 3,5 années, même lorsque je présentais des idées qui n'avaient pas l'air, à première vue, de mener quelque part ; merci aussi de m'avoir guidé et recadré à chaque fois que je laissais une *deadline* un peu couler, que je me lançais dans une des digressions dont j'ai le secret ou lorsque je m'engageais vers des idées qui ne menaient, pour le coup, réellement nulle part... Merci également de m'avoir laissé encadrer plusieurs stagiaires ; me retrouver de l'autre côté du miroir de temps en temps a été particulièrement formateur !

Merci aussi à mes anciens maîtres de stage, qui m'ont mis, et gardé, sur le chemin de la recherche depuis l'époque où je n'étais qu'un pauvre étudiant de licence un peu perdu: Chloé Vasseur et Jacques Baudry, puis Sébastien Dugravot et Maurice Hullé.

Merci aux membres du jury pour avoir accepté de lire et de juger ces travaux : Michel Baguette, Dries Bonte, Benoît Facon et Jean-François Le Galliard. J'espère être à la hauteur !

Merci aux membres du comité de thèse, dont les commentaires et les avis, parfois très pointus, ont beaucoup contribué à faire de certains manuscrits ce qu'ils sont : Thomas Broquet, Marie-Agnès Coutellec, Blandine Doligez, Laurence Henry (ma tutrice de thèse), Annie Guiller et Eric Petit.

Merci à tous les membres des équipes Stratevo, puis ESDD, pour leur accueil et leur intérêt, leurs questions et conseils pertinents. Une mention spéciale aux autres membres de « l'équipe escargot » : Jacqueline, Annie et Marie-Claire. Anne, Julie, bonne chance et bon courage pour la suite !

Merci d'ailleurs à Annie et à Marie-Claire pour m'avoir (un peu) redonné goût aux méthodes de génétique (dommage que ces tests n'aient rien débouché sur rien), et pour avoir accepté de collaborer à cet autre article.

Speaking of collaborations, thanks to Michalis for his help and his availability, and good luck ! (Note aux jeunes masters et doctorants qui passeraient par-là : n'hésitez jamais à parler aux gens en colloque, ou même à les contacter après ; c'est comme ça que commencent les collaborations !)

A celles dont on oublie parfois l'importance et sans l'aide desquelles tout, au quotidien, aurait été beaucoup, mais alors beaucoup plus fastidieux : merci à Fabienne, Isabelle, Sandra, Tifenn et Valérie H. Une mention spéciale à Valérie B., qui a toujours réussi à me dégoter, avec le sourire, tous les articles que j'ai pu lui demander, y compris les plus obscurs et les plus rares.

Je tiens aussi à remercier Stéphanie pour son aide exceptionnelle dans les élevages d'escargots. Je n'aurais pas cru, au début de cette thèse, que savoir découper des collants correctement serait une compétence aussi importante ; il ne me reste plus qu'à savoir la valoriser ! Merci également à Thierry, Fouad et Louis, pour avoir mis en place les paysages expérimentaux du parc de l'Evenière. La météo ne nous a pas souvent aidés, mais on a fini par y arriver !

Une pensée à tous les anciens étudiants de Licence et de Master qui ont dû subir mes premiers pas en tant qu'enseignant pendant mes 64h de monitorat. Je me demande qui a appris le plus, eux ou moi... Merci à Aude et Anne-Marie, mais aussi à Andreas, Armelle, Cédric, Cendrine, Eric, Julien, Liliane, Pascaline, pour leurs conseils, leur confiance et leur soutien pendant ces enseignements, toujours avec le sourire !

Merci à la fine équipe des stagiaires de licence et de master : Eric, pour sa motivation et sa joie de vivre sans faille, qui ont conduit à ce qui est probablement le meilleur article de cette thèse, Hanna, tellement gentille qu'elle a réussi à ne pas avoir envie de m'étrangler après avoir passé des heures à regarder des escargots remuer les tentacules ; Alice, qui peut se targuer d'avoir chassé l'une des proies les moins exaltantes du monde dans l'un des paysages les moins exotiques ; Romain, pour avoir découvert quelle était la position optimale de la coquille d'escargot sur lequel coller une pile de boulons ; Youn, qui entre deux chasses à

l'escargot, a été un des lanceurs bien malgré lui de la tradition des gâteaux à laquelle tous les stagiaires du couloir ont dû se plier ensuite ; et Alexandre, pour avoir passé un mois à traquer les escargots en train de s'accoupler au milieu des briques et herbes. Je n'aurai (littéralement) pas pu faire la moitié de ce boulot sans votre aide. Bonne continuation !

A tous les habitués de la cafèt' du 2^e (3^e ??) étage du bâtiment 14a : Alexandrine, Andreas, Aude, Cécile, Cendrine, David, Elmina, Grégoire, Hervé, Lisa, Maryvonne, Maud, Morgane, Rémi... Je me souviendrai longtemps des discussions très haut perchées (ou très bas de plafond) et des fous rires qui vont avec ! Je vais tâcher de propager la tradition du gâteau partout où j'irai.

Aux mentors, aux anciens, aux guides (oui, j'exagère un peu, mais il y a des pdf de thèses qui ont servi de modèle pendant la rédaction de celle-ci) : Anne-Kristel, Benjamin, Mathieu, Marie, Philippe, Rémi, Stefaniya, Stéphane, Thomas. Merci en particulier à Thiago et Nico ; on va essayer de refiler le bébé Journal Club et son petit frère Apéro Club à peu près en bon état à de bons parents ! Bonne continuation à tous !

Survivre une thèse au quotidien, c'est un mélange savant de jeux idiots, de vidéos bizarres et de soirées au bar (et de cafés / thés dans une cafèt' secrète, accessoirement). Un grand MERCI à tous ceux sans qui cela n'aurait pas été possible :

- Flore, j'insiste, ta mission, c'est de rédiger ta thèse dans le même style que les mails !

L'équipe du « bureau » de M2 :

- Hugo « le Mexicain », à qui toutes les aventures du monde sont arrivées, un jour où l'autre. J'ose pas imaginer les histoires qui traînent sur notre compte maintenant du côté de Toulouse....

- Au « Professeur » Xavier : j'ai perdu mon âme à cause de toi, et plus d'une fois ! On se fera cette soirée jeux un jour...

- A Mamadou, aussi solide et posé qu'un roc dans cette tempête de folie (enfin, pas toujours...).

Son plus que digne successeur (ne serait-ce parce que deux des trois susmentionnés en font aussi partie), le bureau 237 :

-Kévin, je ne suis pas vraiment sûr que tu savais à quoi t'attendre quand tu nous a laissés entrer dans ce bureau. J'ose espérer que tu ne le regrettes pas. Bon courage à toi et à Cécile !

-Sarah, on a toujours été séparés, par une étagère ou par un bâtiment entier, pendant tout le temps de cette thèse. Mais ça ne nous a pas empêché de nous amuser, même si des fois on y peut-être allés fort à tes dépens. Bon courage à toi aussi !

-Tiphaine, ta mission, si tu l'acceptes, est de t'assurer que personne, je dis bien personne, de sain d'esprit ne s'installe durablement à mon bureau. Fais tous les petits bruits qu'il faut, mais l'échec est impossible (...ii !). Merci pour l'aide à la relecture !

-Marion, j'aurais jamais cru que tu survivrais dans ce bureau, et pourtant, tu l'as fait, et haut la main ! Bonne chance pour la suite et trouve-nous un yack mou !

-Au voisin, mais membre de cœur, Bastien, inventeur du *coffee shot* et directeur du MAL devant l'éternel : le S ne se prononce pas, bon sang !! On dit « moins », pas « moinSSSE » !

Enfin, un immense merci à Adeline, pour son soutien et sa patience à toute épreuve, même lorsque les escargots ont commencé à coloniser physiquement l'appartement. Merci pour les moments passés ensemble, pour les rires, les soirées sérieuses, les escapades, le quotidien et les moments spéciaux ; en fait, merci pour tout, bien au-delà du contexte de cette thèse.

Déterminants individuels et environnementaux de la dispersion chez une espèce hermaphrodite, l'escargot *Cornu aspersum*

Les comportements de dispersion, c'est-à-dire les mouvements conduisant à des flux de gènes dans l'espace, jouent un rôle majeur dans de nombreux processus écologiques et évolutifs. Les Gastéropodes terrestres sont des hermaphrodites simultanés dont le mouvement est extrêmement coûteux, une combinaison de traits très intéressante pour étudier les liens entre dispersion et autres traits d'histoire de vie. Dans le cadre de cette thèse, nous avons étudié (i) les relations complexes entre dispersion, croissance, reproduction mâle et femelle chez le petit-gris *Cornu aspersum*, un escargot anthropophile, (ii) comment la dispersion et le comportement exploratoire de cette espèce varient en fonction de la compétition ressentie et de l'hétérogénéité environnementale, (iii) comment la propension à disperser coévolve avec d'autres traits à l'échelle interspécifique. *Cornu aspersum* passe par une phase subadulte mâle de durée variable avant de devenir adulte et hermaphrodite. Le comportement de dispersion s'exprime principalement pendant cette phase subadulte, et sa diminution chez les adultes est liée à l'accroissement de l'investissement dans la fonction femelle. Cette espèce disperse de façon très densité-dépendante : les individus quittent les sites à haute densité et s'installent dans ceux peu peuplés, une stratégie qui facilite la colonisation et la persistance en environnements instables. La propension à explorer augmente en environnements urbains fragmentés, malgré les coûts plus élevés du mouvement. Au niveau interspécifique, dispersion et généralisme sont liés, ce qui rend les espèces spécialistes doublement vulnérables, mais facilite le succès des généralistes en milieux hétérogènes. Cette combinaison de traits a probablement joué un rôle majeur dans la colonisation de nombreux milieux anthropisés par cette espèce à travers le monde.

Mots clés : analyse comparative, compétition, compromis évolutifs, coûts du mouvement, *Helix aspersa*, paysages anthropisés, protandrie, stratégies d'histoire de vie, syndromes de dispersion.

Individual and environmental drivers of dispersal in a hermaphrodite species, the land snail *Cornu aspersum*

Dispersal behaviours, i.e. movements leading to gene flow in space, play a key role in many ecological and evolutionary processes. Terrestrial gastropods are simultaneous hermaphrodites and have an extremely high cost of locomotion, a seldom studied combination of traits which makes them very valuable to investigate the links between dispersal and other life-history traits. During this project, we investigated (i) the complex relationships and trade-offs between dispersal behaviour, growth, male and female reproduction in the anthropophilous brown garden snail *Cornu aspersum*, (ii) how its dispersal and exploration vary as a function of competition and environmental heterogeneity, (iii) how dispersal ability coevolved with other traits at the interspecific level. This snail presents a male-biased subadult phase of varying duration before reaching adulthood and hermaphroditism. Dispersal behavior was mostly expressed during this subadult stage, and its decrease in adults was linked to investment in the female function. Brown garden snail dispersal is highly density-dependant: snails leave crowded sites and settle readily in low-density patches, a strategy that facilitates colonization and persistence in spatio-temporally variable environments. Their movement propensity increases in urban, fragmented habitats, despite the higher costs of movement. At the interspecific level, dispersal and ecological generalism are linked in a dispersal syndrome, which makes specialist species doubly vulnerable, but increases success odds of generalists in heterogeneous landscapes. This combination of traits is likely to have played a major role in the successful worldwide colonization of many anthropogenic landscapes by this species.

Key words: anthropogenic landscapes, competition, comparative analysis, costs of movement, dispersal syndromes, *Helix aspersa*, life-history strategies, protandry, trade-offs