

# Thermorégulation et adaptation aux variations climatiques chez les papillons de montagne.

## 1) Contexte

Le réchauffement climatique déstabilise durablement les écosystèmes, et fait partie des facteurs responsables de l'effondrement de la biodiversité<sup>1</sup>. Malgré l'urgence de documenter ce phénomène, **on connaît encore mal la réponse des assemblages d'espèces aux variations des conditions environnementales**. Les montagnes abritent de nombreux gradients écologiques<sup>2</sup>, avec des changements rapides de conditions climatiques avec l'altitude. **Les écosystèmes de montagne forment donc un terrain d'étude particulièrement pertinent pour comprendre l'adaptation des espèces le long de gradients écologiques, notamment les gradients climatiques**. Documenter et comprendre cette adaptation permettra de mieux anticiper les effets du changement climatique sur la biodiversité.

Les insectes constituent une proportion importante de la biodiversité, et sont très diversifiés dans les écosystèmes de montagne<sup>3,4</sup>. En tant qu'ectothermes, ils sont particulièrement sensibles aux variations climatiques : leur activité est conditionnée à des exigences thermiques particulières, et leur survie est limitée par leurs tolérances thermiques<sup>5,6</sup>. Parmi les insectes, **les papillons de jour présentent de nombreux atouts pour étudier l'adaptation aux conditions climatiques**. Ils forment une superfamille riche en espèce, dont la systématique est bien résolue<sup>7</sup>, et sont faciles à observer du fait de leur grande taille et leur mode de vie aérien. De plus, la taille et la structure bidimensionnelle des ailes de papillons permettent de caractériser facilement leurs propriétés optiques et thermiques. En effet, du fait de leur microstructure (membrane couverte par des écailles) et des pigments qu'elles contiennent, les ailes des papillons jouent un rôle important dans la régulation de la température, en permettant de dissiper la chaleur en cas de surchauffe, ou au contraire de concentrer l'énergie solaire lorsqu'il fait froid<sup>8,9</sup>. Ainsi, chez les ectothermes, où l'activité des individus est conditionnée à une température corporelle suffisante, les individus et espèces exposées à des conditions plus froides sont généralement plus sombres<sup>2,10,11</sup> (hypothèse du mélanisme thermique), ce qui augmente l'absorption des radiations solaires et permet d'accumuler plus de chaleur.

Cette thèse vise à comprendre **l'adaptation des espèces de papillons aux conditions climatiques le long de gradients altitudinaux tempérés** (Alpes), en mobilisant des approches de **biologie expérimentale** et d'analyses comparatives d'une part, et de **physique** optique et thermique d'autre part.

## 2) Objectifs scientifiques

La thèse se propose de répondre à trois questions :

*(i) Les propriétés optiques et thermiques des papillons sont-elles liées à leur niche climatique dans les Alpes ?*

L'hypothèse du mélanisme thermique prédit une augmentation du mélanisme avec les environnement plus froids, donc entre autres avec l'altitude<sup>10</sup>. Plus généralement, on peut également prédire que les ailes des espèces de papillons de plus haute altitude absorbent plus, donc réfléchissent moins les radiations solaires, particulièrement dans l'infra-rouge (IR), et s'échauffent plus vite. Le/a doctorant/e testera ces hypothèses en s'appuyant sur les jeux de **données de distribution de papillons** des Alpes de l'INPN, ce qui permettra de définir une **niche climatique** moyenne pour chaque espèce, et en mesurant les **propriétés optiques** (réflexion sur la gamme UV-visible-IR) et **thermiques** (vitesse d'échauffement et température maximum) de ces espèces à partir de spécimens de collections.

*(ii) Les espèces de haute altitude, exposées à des températures plus fraîches, sont-elles capables de voler à des températures plus basses et de mieux réguler leur température que les espèces de plus basse altitude ?*

Des données préliminaires en montagnes tempérées<sup>12</sup> (Alpes) et tropicales<sup>6</sup> (Andes) suggèrent que les espèces de haute altitude ont des exigences thermiques plus faibles. Le/a doctorant/e testera cette hypothèse sur des communautés de papillons alpins à différentes altitudes en mesurant la **température des papillons et de l'air sur le terrain**, et en mesurant la **température nécessaire à l'envol** en station.

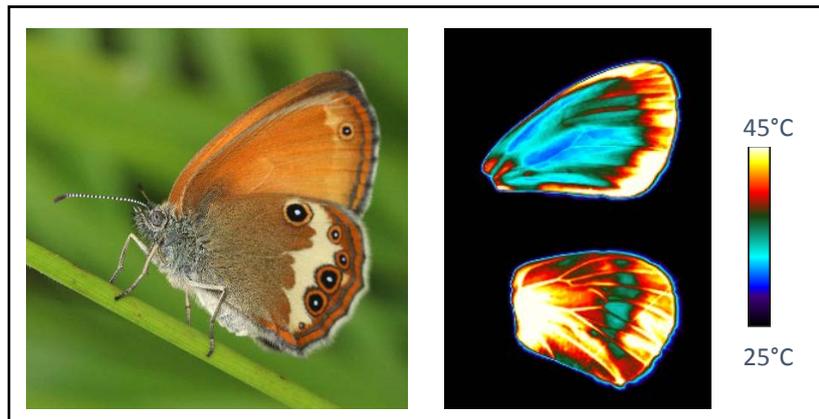
(iii) *Les tolérances aux températures extrêmes des papillons sont-elles liées à leur niche climatique dans les Alpes ?*

Des données d'un projet en cours sur des papillons des Andes (Equateur) suggèrent que chez ces papillons les espèces de haute altitude résistent mieux au froid et moins bien au chaud que les espèces de basse altitude<sup>13</sup>. Le/a doctorant/a examinera si c'est le cas chez les papillons des Alpes, en **exposant les papillons de communautés de différentes altitudes à des températures chaudes** (48°C) et **froides** (2°C) et en mesurant le temps jusqu'au KO, puis le temps de récupération du papillon à température ambiante.

### 3) Méthodologie scientifique

*Distribution et niches climatiques des espèces alpines.* Les données de distribution des espèces de papillons de jour des départements alpins seront extraites à partir du site openobs de l'INPN (openobs.mnhn.fr, 230 espèces alpines, environ 500.000 données géoréférencées depuis 2000). Combinées aux données climatiques CHELSA (chesa-climate.org), les données géoréférencées permettront de calculer la niche climatique réalisée moyenne de chaque espèce dans les Alpes.

*Mesures optiques et thermiques.* Des mesures de la réflectance (quantité de lumière réfléchie) sur l'ensemble du corps et des ailes et pour la gamme UV-visible (300 – 700nm) et pour le proche infra-rouge (700 – 2500nm) seront obtenues en caméra hyperspectrale<sup>14</sup> pour 6 individus de chaque espèce. Les mesures thermiques seront obtenues de la façon suivante : les papillons seront brièvement illuminés à l'aide d'une lampe émettant dans l'UV-visible-IR de 300W, et la température de chaque point des ailes et du corps sera enregistrée avant, pendant et après l'illumination à l'aide d'une caméra thermique FLIRT660<sup>13</sup>. La vitesse d'échauffement et la température maximale atteinte seront enregistrées (Figure 1). Comme les propriétés thermiques des ailes sont aussi déterminées par les propriétés des écailles<sup>8</sup>, les mesures optiques et thermiques seront complétées par des mesures de taille, forme et disposition des écailles sur des images de microscopie digitale<sup>15</sup>.



**Figure 1.** Le papillon alpin *Coenonympha arcania* (gauche, © Bouyon), et image en caméra thermique de la température des différentes zones des ailes juste après illumination par une lampe (droite, © Ossola & Elias). Les zones les plus sombres, en l'occurrence les parties grises-brunes des ailes postérieures, chauffent plus que les zones plus claires.

*Températures sur le terrain, température d'envol, tolérance thermique au froid et au chaud.* Ces mesures seront réalisées dans le parc des Ecrins, à 3 altitudes différentes (1000m, 1600m, 2200m). Sur le terrain, la température de chaque papillon sera mesurée immédiatement après la capture au moyen d'un thermocouple, ainsi que la température de l'air<sup>5,16</sup>. Les papillons seront ensuite amenés à la station, placés au réfrigérateur puis exposés à une lampe chauffante et leur température corporelle sera mesurée avec un thermomètre infra-rouge jusqu'à l'envol, de façon à déterminer la température d'envol<sup>12</sup>. Pour tester les tolérances thermiques, les papillons seront placés dans un bocal dans une enceinte à 2°C jusqu'à ce qu'ils tombent (KO), puis à température ambiante jusqu'à ce qu'ils se relèvent<sup>16,17</sup>. La même procédure sera ensuite répétée avec une température de 48°C<sup>6,16</sup>. Les temps de KO et de récupération seront enregistrés.

- *Analyses statistiques.* Les différences entre espèces pour les différentes variables mesurées seront testées à l'aide d'ANOVA, et pour chaque variable le signal phylogénétique<sup>18</sup> sera estimé au moyen de la phylogénie des papillons européens<sup>19</sup>. Les corrélations entre les différentes propriétés des papillons entre elles et avec les variables climatiques seront analysées au moyen de modèles mixtes phylogénétiques<sup>11</sup>.

#### 4) Pertinence et faisabilité

En documentant à la fois les processus physiques et biologiques responsables de l'adaptation aux conditions climatiques, ce projet interdisciplinaire accroîtra notre compréhension de la dynamique de la biodiversité, dans un contexte de crise face aux changements d'origine anthropique, notamment les changements climatiques. La thèse sera co-encadrée par Marianne Elias (ISYEB), biologiste de l'évolution dont les recherches portent sur l'écologie et l'évolution de papillons de montagnes tropicaux et tempérés<sup>20,21</sup>, Agnès Maître (INSP), physicienne opticienne spécialiste de l'interaction de la lumière avec la matière<sup>22</sup>, et Anne Michelin (CRC), physicienne, qui a une grande expérience de l'analyse des propriétés physiques de surfaces colorées<sup>14</sup>. Les équipes de l'ISYEB, de l'INSP et du CRC impliquées dans ce projet ont participé à un précédent projet interdisciplinaire sur les propriétés optiques des ailes de papillons tropicaux (ANR CLEARWING, 2017-2022). Ce projet mobilisera donc pleinement les compétences et l'expertise des co-encadrantes. Les outils de mesure sont disponibles (caméra thermique et microscope Keyence à l'INSP, caméra hyperspectrale au CRC), les protocoles ont déjà été appliqués à des papillons lors du projet CLEARWING, et les sites de terrain ont déjà fait l'objet d'un repérage lors d'une mission exploratoire. Enfin, l'accès aux riches collections du MNHN garantira la disponibilité des spécimens pour les mesures.

#### 5) Références (nos références sont indiquées en bleu)

- 1 IPCC. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* (Cambridge University Press, 2022).
- 2 Hodkinson, I. D. (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol Rev* **80**, 489-513.
- 3 Dore, M. *et al.* (2022) Anthropogenic pressures coincide with Neotropical biodiversity hotspots in a flagship butterfly group. *Diversity and Distributions* **28**, 2912-2930.
- 4 Lefebvre, V., Villemant, C., Fontaine, C. & Daugeron, C. (2018) Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Scientific Reports* **8**.
- 5 Bladon, A. J. *et al.* (2020) How butterflies keep their cool: Physical and ecological traits influence thermoregulatory ability and population trends. *J Anim Ecol* **89**, 2440-2450.
- 6 Montejo-Kovacevich, G. *et al.* (2020) Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. *Journal of Experimental Biology* **223**.
- 7 Chazot, N. *et al.* (2021) Conserved ancestral tropical niche but different continental histories explain the latitudinal diversity gradient in brush-footed butterflies. *Nature Communications* **12**.
- 8 Krishna, A. *et al.* (2020) Infrared optical and thermal properties of microstructures in butterfly wings. *Proc Natl Acad Sci USA* **117**, 1566-1572.
- 9 Tsai, C. C. *et al.* (2020) Physical and behavioral adaptations to prevent overheating of the living wings of butterflies. *Nature Communications* **11**.
- 10 Clusella Trullas, S., van Wyk, J. H. & Spotila, J. R. (2007) Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **32**, 235-245.
- 11 Kang, C. *et al.* (2021) Climate predicts both visible and near-infrared reflectance in butterflies. *Ecol Let* **24**, 1869-1879.
- 12 Nève, G. & Després, L. (2020) Cold adaptation across the elevation gradient in an alpine butterfly species complex. *Ecol Entomol* **45**, 997-1003.
- 13 Ossola, V. *et al.* (in prep) Aposematic clearwing butterflies challenge the thermal melanism hypothesis.
- 14 Pottier, F. *et al.* (2019) Macroscopic reflectance spectral imaging to reveal multiple and complementary types of information for the non-invasive study of an entire polychromatic manuscript. *Journal of Cultural Heritage* **35**, 1-15.
- 15 Pinna, C. S. *et al.* (2021) Mimicry can drive convergence in structural and light transmission features of transparent wings in Lepidoptera. *eLife* **10**.
- 16 Ossola, V. *et al.* (in prep) Adaptation to altitude in Andean clearwing butterflies.
- 17 Khazan, E. S., Haggard, J., Rios-Malaver, I. C., Shirk, P. & Scheffers, B. R. (2022) Disentangling drivers of thermal physiology: Community-wide cold shock recovery of butterflies under natural conditions. *Biotropica* **54**, 205-214.
- 18 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.
- 19 Wiemers, M., Chazot, N., Wheat, C. W., Schweiger, O. & Wahlberg, N. (2020) A complete time-calibrated multi-gene phylogeny of the European butterflies. *ZooKeys*, 97-124.
- 20 Chazot, N. *et al.* (2014) mutualistic mimicry and filtering by altitude shape the structure of Andean butterfly communities. *Am Nat* **183**, 26-39.
- 21 Doré, M. *et al.* (2023) Mutualistic interactions shape global spatial congruence and climatic niche evolution in Neotropical mimetic butterflies. *Ecol Let* (in press).
- 22 Ngo, Q. M. *et al.* (2011) A quantitative analysis of the optical reflection properties of self-assembled opal films. *Current Applied Physics* **11**, 643-648.