

Influence de l'habitat sur la relation hôte – parasitoïde entre *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomiae*



ROGEAU Anaïs

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur : Nicolas Schtickzelle (Earth & Life Institute)

Encadrant : Victor Brans (Earth & Life Institute)

Année académique 2024 - 2025

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à exprimer ma sincère gratitude à mon promoteur, Monsieur Nicolas Schtickzelle, Professeur d'écologie et de conservation, membre de l'« Earth and Life Institute », pour m'avoir permis de réaliser ce mémoire au sein de son équipe. Ses conseils avisés, en particulier sur les analyses statistiques, ont enrichi la qualité scientifique de ce travail.

Je remercie également très chaleureusement mon encadrant, Victor Brans, doctorant au sein du même institut, pour son encadrement rigoureux, bienveillant et toujours stimulant. Son accompagnement tout au long de l'expérimentation de terrain, ses retours pertinents ainsi que son soutien constant au cours de l'analyse et de la rédaction m'ont permis de progresser et de gagner en confiance dans mes capacités de biologiste. Grâce à lui, cette dernière étape de mon cursus s'est transformée en véritable expérience formatrice.

Un grand merci également à Fanny Perot et Tanguy Duy Do, pour les agréables moments partagés sur le terrain avec Victor, à la recherche de chenilles et de papillons, ainsi qu'au gîte de Malempré. Leur présence, leur bonne humeur et leur engagement ont rendu cette aventure scientifique aussi enrichissante qu'agréable. Je n'aurais pas pu espérer meilleurs partenaires pour la réalisation de ce mémoire.

Enfin, je souhaite remercier du fond du cœur ma famille - mes parents et mes frères - ainsi que Constantine et mes amis, pour leur précieux soutien moral et leur présence à mes côtés tout au long de cette période. Un tout grand merci en particulier à Olivier, Isabelle et Damien pour leur relecture attentive et leurs corrections orthographiques, qui ont grandement contribué à la qualité finale de ce mémoire.

Résumé

Les interactions hôte-parasitoïde constituent des mécanismes écologiques majeurs. Elles influencent la structuration des communautés d'insectes et la dynamique des populations. Ce travail de recherche explore comment les facteurs environnementaux affectent la relation spécialisée entre *Boloria eunomia* (papillon inféodé aux tourbières et prairies humides) et *Cotesia eunomiae*, son unique parasitoïde. L'étude repose sur une approche combinant travail de terrain et l'élevage en incubateur. Elle suit trois axes principaux : (1) la caractérisation de l'habitat des chenilles ; (2) les facteurs influençant la prévalence du parasitisme ; (3) l'effet du parasitisme sur le comportement et le développement larvaire.

Concernant l'habitat des chenilles, les résultats montrent qu'elles se localisent préférentiellement dans des microhabitats riches en bistorte (*Bistorta officinalis*), leur plante hôte. Elles se retrouvent aussi dans des microhabitats légèrement plus humides que leur environnement immédiat. Cela souligne l'importance de ces conditions pour leur survie. A l'échelle du site, seul le recouvrement en bistorte reste significatif. La prévalence du parasitisme est associée à des zones moins lumineuses, possiblement en lien avec des comportements de thermorégulation qui rendent les chenilles plus exposées. En revanche, la proximité entre individus ne semble pas affecter significativement le risque de parasitisme. Toutefois, une légère tendance à l'agrégation spatiale des individus parasités a été observé, suggérant un effet potentiel à une échelle plus fine ou localisée. Enfin, les chenilles parasitées sont moins actives et présentent un développement plus lent que les chenilles saines. En effet, l'émergence des cocons du parasitoïde intervient en moyenne 15 jours après la métamorphose en chrysalide des chenilles saines.

Ces résultats soulignent l'importance de l'hétérogénéité du micro-habitat dans la régulation des interactions entre hôtes et parasitoïdes. Ils montrent que certaines conditions environnementales locales peuvent moduler l'exposition des hôtes à leurs ennemis naturels. Ainsi, une approche intégrée, tenant compte à la fois des ressources et des interactions biotiques (tel le parasitisme), s'avère pertinente pour mieux comprendre et orienter les actions de conservation des espèces spécialisées vivant dans des milieux menacés.

Mots-clés : interaction hôte-parasitoïde . *Boloria eunomia* . *Cotesia eunomiae* . microhabitat . parasitisme

Abstract

Host-parasitoid interactions are key ecological mechanisms. They shape insect community structure and population dynamics. This research investigates how environmental factors influence the specialized relationship between *Boloria eunomia* (a butterfly restricted to bogs and wet meadows) and its exclusive parasitoid, *Cotesia eunomiae*. The study combines fieldwork and incubator rearing. It is structured around three main objectives: (1) characterizing the habitat of *B. eunomia* larvae, (2) identifying factors affecting the prevalence of parasitism, and (3) assessing the impact of parasitism on larval behaviour and development.

Regarding larval habitat, results show that the caterpillars preferentially occur in microhabitats with a high cover of bistort (*Bistorta officinalis*), their host plant. They are also found in microhabitats that are slightly more humid than their immediate surroundings. This highlights the importance of these conditions for their survival. At the site scale, only bistort cover remained significant. The prevalence of parasitism is associated with shadier areas, possibly linked to thermoregulatory behaviour that increases their exposure. In contrast, larval proximity did not significantly influence parasitism risk. Nevertheless, a slight tendency for spatial aggregation of parasitized larvae was observed, suggesting a potential effect at a finer or more localized scale. Finally, parasitized larvae were less active and showed delayed development, with parasitoids cocoons emerging on average 15 days after healthy larvae reached the chrysalis stage.

These findings highlight the role of microhabitat heterogeneity in shaping host-parasitoid interactions. They demonstrate that specific local environmental conditions can modulate host exposure to natural enemies. Thus, an integrated approach that considers both resources and biotic interactions (such as parasitism) proves relevant for better understanding and guiding conservation efforts for specialist species inhabiting threatened environments.

Keywords : host-parasitoid interaction . *Boloria eunomia* . *Cotesia eunomiae* . microhabitat . parasitism

Table des matières

1. Introduction	1
1.1. Relation hôte-parasitoïde chez les insectes.....	1
1.1.1. Qu'est-ce qu'un parasitoïde ?.....	2
1.1.2. L'hôte <i>Boloria eunomia</i> et son parasitoïde <i>Cotesia eunomiae</i>	3
1.1.3. Méthodes de recherche des larves hôtes.....	9
1.1.4. Mécanismes de défenses des chenilles face aux parasitoïdes	9
1.2. La qualité de l'habitat.....	11
1.2.1. Définition de l'habitat structurel et fonctionnel et de la qualité d'habitat.....	11
1.2.2. Influence de la qualité d'habitat sur la démographie et la dynamique des populations ..	13
1.2.3. Modification en une structure de métapopulation.....	14
1.3. Influence du parasitisme sur les populations d'hôtes	17
1.4. Objectifs et hypothèses.....	19
2. Matériel et méthodes	23
2.1. Zone d'étude et délimitation des patchs	23
2.2. Recherche des chenilles sur le terrain.....	24
2.3. Prises de mesures.....	26
2.3.1. Caractérisation de l'habitat des chenilles	26
2.3.2. Caractérisation du parasitisme de <i>Boloria eunomia</i>	27
2.3.3. Caractérisation de l'activité des chenilles	28
2.4. Analyses statistiques.....	29
2.4.1. Préparation des données environnementales (indices d'Ellenberg)	29
2.4.2. Analyses de l'habitat des chenilles.....	30
2.4.3. Analyses des facteurs environnementaux et spatiaux associés au parasitisme	32
2.4.4. Analyses du comportement des chenilles en fonction du parasitisme	34
3. Résultats.....	39
3.1. Habitat des chenilles.....	39
3.2. Facteurs associés au parasitisme.....	43
3.3. Comportement et développement des chenilles saines et parasitées	48
4. Discussion.....	56
4.1. Déterminer l'habitat des chenilles de <i>Boloria eunomia</i>	56
4.2. Déterminer les facteurs influençant la prévalence du parasitoïde <i>Cotesia eunomiae</i>	59
4.3. Déterminer l'influence du parasitisme sur le comportement et le développement des chenilles	64

4.4.	Limites et perspectives	70
5.	Conclusion.....	74
6.	Bibliographie.....	76

1.Introduction

1.1.Relation hôte-parasitoïde chez les insectes

Toutes les espèces présentes sur Terre interagissent les unes avec les autres, formant ainsi des réseaux de relations biotiques. Ces interactions, dont l'intensité varie, peuvent se produire à des échelles temporelles et spatiales très différentes. Elles exercent une influence importante sur la structuration des communautés écologiques. La relation interspécifique peut être positive, négative ou neutre pour les espèces concernées (Chouett, 2011). C'est ce qui va définir le type d'interaction (Tableau 1).

Tableau 1 : Classification des différents types d'interactions entre espèces sur base de leurs effets mutuels (Ricklefs, 2008)

Effect on species 1	Effect on species 2	Type of interaction
+	–	Consumer–resource interactions, including predator–prey, herbivore–plant, and parasite–host interactions
–	–	Competition
+	+	Mutualism
+	0	Commensalism
–	0	Amensalism, perhaps mostly incidental

Les insectes sont impliqués dans un grand nombre d'interactions interspécifiques. Sur Terre, ils regroupent le plus grand nombre d'espèces et sont présents dans la grande majorité des écosystèmes. En conséquence, ils jouent des rôles essentiels au sein de leurs communautés et écosystèmes. Ils sont aussi bien proies que prédateurs, parasites, pollinisateurs ou herbivores. Pour certains, ils sont la ressource, pour d'autres le consommateur. Les ennemis naturels des insectes herbivores sont nombreux. Evaluer l'importance de l'impact de ces ennemis sur les populations d'insectes herbivores est un point essentiel en écologie. Parmi leurs prédateurs, on retrouve des parasitoïdes. Les relations hôtes-parasitoïdes sont très présentes dans la nature et tout particulièrement chez les insectes (Chouett, 2011). Les chercheurs estiment qu'il y aurait 10 millions d'espèces d'insectes et 1 à 2 millions d'espèces de parasitoïdes sur Terre. Les parasitoïdes constitueraient donc environ 20% de toutes les espèces d'insectes (Eggleton et Belshaw, 1992 ; Ricklefs, 2008).

1.1.1. Qu'est-ce qu'un parasitoïde ?

Eggleton propose une définition très générale d'un parasitoïde : c'est un organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme unique (« hôte »), en extrait de la nourriture et le tue en conséquence directe ou indirecte de ce développement (Eggleton et Belshaw, 1992). Ce qui différencie le parasitoïde d'un parasite, c'est qu'il tue inévitablement son hôte à un moment de son développement. L'effet est donc similaire à celui de la prédation (Waeyenbergh, 1996). Comme la majorité des parasitoïdes sont des insectes, certains scientifiques donnent une définition plus ciblée. Les parasitoïdes sont des espèces d'insectes dont les larves atteignent leur maturité en se nourrissant des corps encore vivants d'autres organismes, généralement des insectes, qu'ils finissent par tuer et quitter au stade adulte (Shaw, Stefanescu, et van Nouhuys, 2009b). Dans la suite du rapport, nous ne nous référerons plus qu'à cette définition.

Les insectes parasitoïdes qui ont été décrits sont pour les trois quarts de l'ordre des Hyménoptères et ceux du quart restant sont de l'ordre des Diptères ou des Coléoptères (Eggleton et Belshaw, 1992). Ce travail se focalise principalement sur la relation lépidoptère-hyménoptère. Le cycle de vie des parasitoïdes est divisé en deux phases principales : les larves qui sont des prédateurs et parasites et les adultes qui sont libres. Chez les endoparasitoïdes, le développement se fait à l'intérieur de l'hôte et sa présence ne se remarque donc qu'à l'émergence des adultes ou des larves du parasitoïde. A l'inverse, chez les ectoparasitoïdes, l'hôte transporte les larves qui se développent à l'extérieur de lui. Une distinction peut aussi être faite en fonction du moment de la mort de l'hôte causée par le développement des larves. Les koinobiontes permettent à leur hôte de continuer son développement après la ponte des œufs par la femelle parasitoïde. Le spécimen parasité peut donc encore se nourrir et adopter des comportements d'autoconservation. A l'inverse, les idiobiontes tuent ou immobilisent irrémédiablement l'hôte au moment de l'attaque, ce qui arrête donc définitivement son développement lors de la ponte. On distingue aussi les parasitoïdes solitaires des grégaires, avec respectivement un seul ou plusieurs individus au sein du spécimen parasité (Shaw, 2006 ; Shaw, Stefanescu, et van Nouhuys, 2009b). Les parasitoïdes sont soit spécialistes et ne s'attaquent qu'à une seule espèce cible, soit généralistes et ont un éventail d'hôtes plus important (Waeyenbergh, 1996). Le Tableau 2 résume toutes ces caractéristiques distinctives des parasitoïdes. Certains parasitoïdes nécessitent même des hôtes déjà parasités, soit par un individu de la même espèce, soit par un individu d'une autre espèce. On parle respectivement de superparasitisme et d'hyperparasitisme (Waeyenbergh, 1996).

Tableau 2 : Principales caractéristiques distinctives des parasitoïdes (Choutt, 2011a)

2 types of parasitoids	endoparasitoids: develop in host body ectoparasitoids: develop on host body
Host survival after parasitoid oviposition	koinobiont: allow the host to develop until parasitoid egression idiobiont: the host is killed or irreparably immobilized at oviposition
Number of individual emerging from the host	solitary: one individual gregarious: more than one individual
Number of hosts	specialist: one host species generalist: more than one host species

1.1.2. L'hôte *Boloria eunomia* et son parasitoïde

Cotesia eunomia

La grande majorité des espèces de papillons sont l'hôte d'un ou de plusieurs parasitoïdes. Ils peuvent être parasités à chaque stade de leur développement, à l'exception du stade adulte (Waeyenbergh, 1996). Les genres les plus importants de parasitoïdes appartiennent aux guêpes hyménoptères et aux mouches diptères (Shaw, Stefanescu, et van Nouhuys, 2009b). Les hyménoptères du genre *Cotesia* font partie des principaux ennemis des larves de lépidoptères (Shaw, 2009a). L'interaction hôte – parasitoïde entre *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomia* est un bon exemple de relation spécialiste chez les insectes entre un parasitoïde guêpe et son hôte, la chenille. *Cotesia eunomia* est spécialiste de *Boloria eunomia* et en est aussi le seul parasitoïde, ce qui est rare dans la nature. Comprendre l'interaction entre deux organismes est important pour mieux les protéger (Choutt et al., 2011).

1.1.2.1. L'hôte : *Boloria eunomia*

Description

Boloria eunomia ou le Nacré de la bistorte est un papillon diurne de la famille des Nymphalidae. La surface supérieure de ses ailes est assez similaire à celle des autres Nacrés. Elle est de couleur brun-orangé à beige avec des marques noires triangulaires dessus. Le contour extérieur des ailes est bordé de chevrons argentés (Figure 1). Cependant, à l'état adulte, *B. eunomia* est surtout reconnaissable à sa rangée submarginale de taches nacrées entourées

d'un bord noir sur la face inférieure de l'aile postérieure. La face inférieure est orange et possède aussi de légères bandes plus claires (Figure 2). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel : mâle et femelle ne sont pas exactement les mêmes. La face supérieure des ailes des femelles est plus foncée que celle des mâles. Elles sont aussi plus grandes et ont un abdomen plus gros. Le papillon reste de petite taille et possède une envergure de 32 à 44 mm (Choutt, 2011 ; Claerebout, 2014). Les chenilles de *B. eunomia* sont d'un brun rougeâtre et avec de courtes épines (Figure 3) (Turlure et al., 2011).



Figure 1 : Face supérieure Boloria eunomia



Figure 2 : Face inférieure B. eunomia, mâle à gauche et femelle à droite



Figure 3 : Chenille de Boloria eunomia



Figure 4 : Boloria eunomia qui butine une fleur de bistorte

Distribution et habitat

B. eunomia est largement répandu en Europe, Asie et Amérique du Nord. En Europe de l'Ouest, c'est une relique de la période glaciaire où elle présente une distribution boréo – alpine discontinue. En Belgique, son occupation est réduite aux régions ardennaises et de la Lorraine (Turlure et al., 2010a). En matière de conservation, sa situation est préoccupante en Europe de l'Ouest. Dans le Livre rouge des papillon européens, cette espèce est répertoriée comme vulnérable (Radchuk, Turlure, et Schtickzelle, 2013 ; Turlure et al., 2011).

Les individus de *B. eunomia* ont, pour habitat favori les tourbières et prairies humides, là où de la bistorte (*Bistorta officinalis*) pousse. Dans cette partie de son aire de distribution, c'est un papillon spécialiste qui se nourrit exclusivement de bistorte quel que soit son stade de développement. Au stade larvaire, il se nourrit des feuilles et au stade adulte, il butine le nectar des fleurs (Figure 4). C'est aussi sur cette plante hôte que l'imago femelle pond la majorité de ses œufs. Des évènements de pontes sur d'autres espèces sont également assez fréquents, mais ils ont toujours lieu à proximité de la bistorte (Mennechez, Schtickzelle, et Baguette, 2003). La bistorte est à l'origine du nom vernaculaire du papillon, le Nacré de la bistorte. Au sein de patches de la plante hôte, les chenilles cherchent des endroits plus froids, sombres et humides où rester à l'abri. Ces conditions micro-environnementales leurs sont fournies par des touradons, principalement de *Deschampsia cespitosa* ou de *Molinia caerulea*. *B. eunomia* est une espèce ectotherme qui dépend de ces conditions thermiques optimales pour son bon développement (Turlure et al., 2011).

Cycle de vie

B. eunomia est univoltine, une espèce d'insecte n'ayant qu'une seule génération annuelle. Pour maximiser le nombre d'accouplements, les mâles apparaissent avant les femelles. C'est ce qu'on appelle la protandrie. Les adultes ou imagos capables de voler sont présents de mai à juin. Durant cette période, les mâles cherchent activement les femelles émergentes dans les plantes hautes afin de s'accoupler. Lorsqu'il y a eu accouplement, la femelle va pondre des lots de 1 à 20 œufs couleur crème, soit sous les feuilles de la plante hôte, soit sur des plantes environnantes (Chouet, 2011 ; Mennechez, Schtickzelle, et Baguette, 2003). Après deux à trois semaines, les chenilles ou larves sortent des œufs. Pendant environ 2 mois, elles se nourrissent de feuilles de bistorte et passent par plusieurs mues, car ce sont des holométaboles. Puis, elles entrent en diapause sous les feuilles ou dans le sol aux alentours de septembre-octobre, jusqu'à

environ mi-avril. La diapause est un état de dormance pour survivre à l'hiver. Les chenilles se réveillent lorsque les températures augmentent et que les conditions deviennent favorables à l'activité. Elles se nourrissent pendant un mois à nouveau de feuilles de bistorte et passent par quelques nouvelles mues. Ensuite, aux alentours de début mai à début juillet, les chenilles entrent en chrysalide jusqu'à devenir des papillons adultes. Un nouveau cycle de vie (Figure 5) pour la génération suivante du Nacré de la bistorte peut commencer. Les imagos meurent une quinzaine de jours après leur émergence. Les périodes du cycle de vie peuvent varier en fonction des conditions climatiques et des positions géographiques. Les changements climatiques tel que l'augmentation des températures en hiver peuvent aussi perturber la survie, la reproduction de l'espèce et la ponte des œufs (Radchuk, Turlure, et Schtickzelle, 2013).

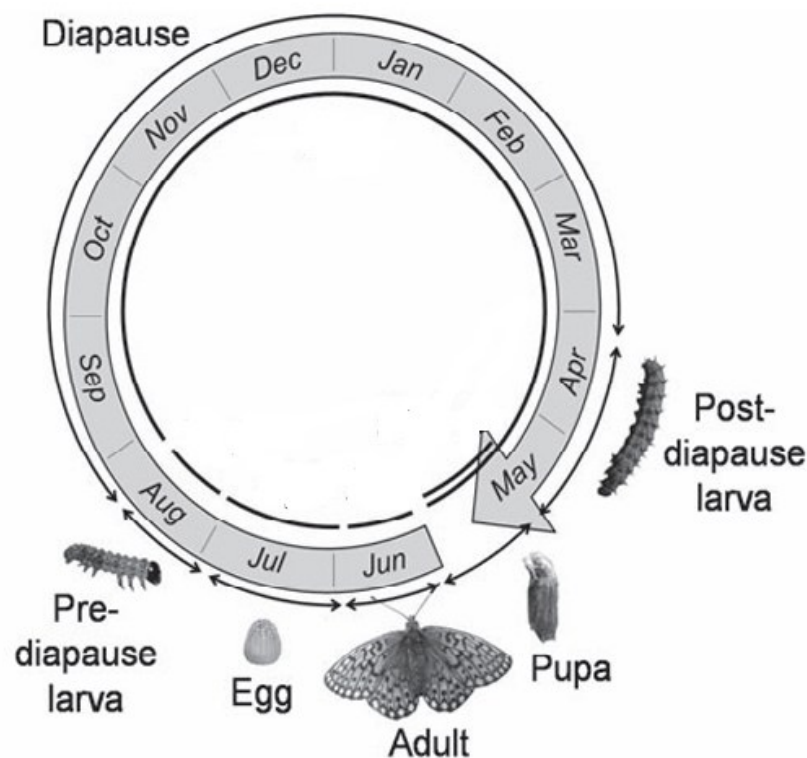


Figure 5 : Cycle de vie annuelle de Boloria eunomia. Les individus passent en un an par le stade d'œuf, de larve en pré-diapause, diapause et post-diapause, de pupa et d'adulte. L'échelle de temps en mois est donnée. À tout moment, presque tous les individus se trouvent au même stade. Adaptée de Radchuk, Turlure, et Schtickzelle (2013).

1.1.2.2. Parasitoïde : *Cotesia eunomia*

Description et distribution

Les chenilles de *Boloria eunomia* se font parasiter par *Cotesia eunomia*. Le parasitoïde adulte (Figure 6) est une petite guêpe de 2,4 mm appartenant à l'ordre des hyménoptères et à la famille des Braconidae (Choutt, 2011). C'est au sein des hyménoptères que l'on retrouve le groupe le plus important d'insectes parasitoïdes (Shaw et Hochberg, 2001). La famille des Braconidae qui fait partie de cet ordre est la deuxième plus grande famille de guêpes parasites. Avant d'être reconnue comme une espèce à part entière, *Cotesia eunomia* a été mal identifiée comme étant l'espèce *Cotesia vestalis* (Shaw, 2003). Lorsque les larves du parasitoïde s'extirpent de la chenille, elles tissent un cocon jaune vif pour s'y métamorphoser (Figure 7) (Shaw, 2009a). Les individus adultes ont un corps noir et une membrane alaire légèrement brune. Les mâles et les femelles sont morphologiquement identiques, seules leurs organes génitaux permettent de les différencier (Choutt, 2011).

C. eunomia est un parasitoïde spécialiste de *B. eunomia*. Son aire de répartition est donc très similaire à celle de son hôte, qui dépend elle-même de la distribution de sa plante hôte, la bistorte (Choutt, 2011). Au moins trois espèces d'hyperparasitoïde (Figure 8) attaquant les cocons de *C. eunomia* sont connues (Choutt, 2011). Leur présence peut indirectement influencer les populations de Nacré de la bistorte en ayant un effet direct sur les populations du Braconidae.



Figure 6 : Le parasitoïde adulte *Cotesia eunomia* (Shaw, 2009a)



Figure 7 : Le parasitoïde *Cotesia eunomia* au stade larvaire qui sort de la chenille (Shaw, 2009a)

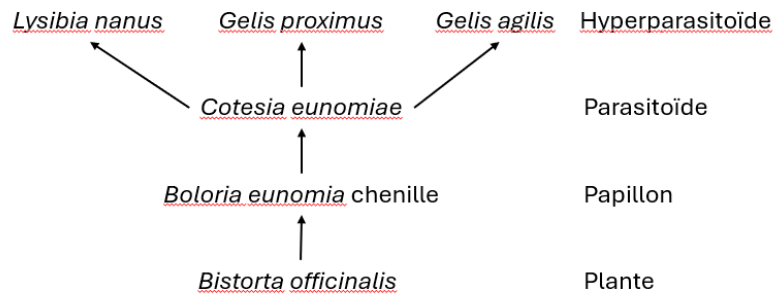


Figure 8 : Réseau trophique associé à *Boloria eunomia*
Adapté de Choutt (2011a)

Cycle de vie

Plusieurs aspects du cycle de vie de *Cotesia eunomiae* sont encore méconnus (Figure 9). Toutes les espèces du genre *Cotesia* sont des endoparasitoïdes koinobiontes. Au mois de juin-juillet, les femelles guêpes pondent leurs œufs à l'intérieur des chenilles de premiers stades larvaires de *Boloria eunomia*. Après la diapause, les larves de parasitoïdes émergent simultanément de leur hôte au mois de mai et tissent, une fois sorties, de petits cocons jaunes autour d'elles. Les chenilles sont à ce moment-là dans leurs derniers stades larvaires. Les larves de *C. eunomiae* forment leurs cocons à l'extérieur de l'hôte et muent en adulte. La pupaison dure en moyenne 14 jours, avant que les adultes de Braconidae n'émergent. Les chenilles parasitées finissent par s'extirper de l'enveloppe formée par les parasitoïdes et meurent quelques jours plus tard (Shaw, 2009a).

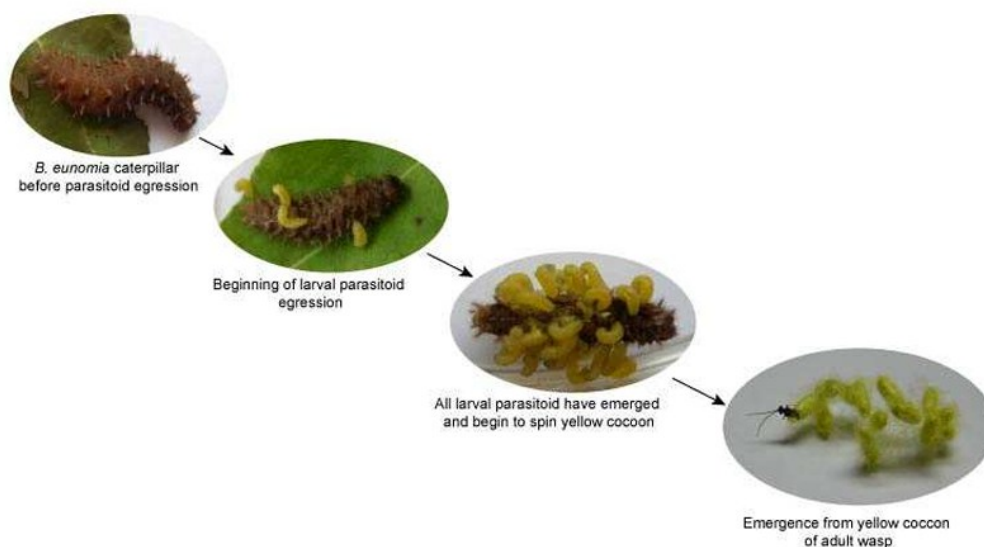


Figure 9 : Etapes successives de la sortie des larves de *Cotesia eunomia* de son hôte, les chenilles de *Boloria eunomia* (Choutt, 2011a)

1.1.3. Méthodes de recherche des larves hôtes

La découverte du parasitisme de *B. eunomia* par *C. eunomiae* soulève une question centrale : comment le parasitoïde localise-t-il son hôte ? *Cotesia eunomiae* est attirée vers *Boloria eunomia* via des signaux olfactifs ou visuels émis par les chenilles et/ou par *Bistorta officinalis* lorsque ses feuilles se font manger (Choutt, 2011). Régulièrement, les parasitoïdes utilisent des composés secondaires volatils relâchés par les plantes hôtes lorsqu'elles sont attaquées par les chenilles. C'est un signal longue distance pour les conduire à une zone générale où ils sont susceptibles de trouver leurs hôtes (Röse, Lewis, et Tumlinson, 1998 ; Turlings et al., 1991). Ces composés chimiques sont principalement émis en journée, afin de se défendre en attirant les ennemis naturels des herbivores, à un moment où les parasitoïdes sont les plus actifs (Röse, Lewis, et Tumlinson, 1998 ; Turlings et al., 1995). Une fois la zone générale repérée, des indices olfactifs plus spécifiques, tels que les déjections, la salive, les soies, les exuvies de l'hôte ou les signaux émis par les plantes endommagées, sont nécessaires pour permettre une localisation précise de l'hôte (Röse, Lewis, et Tumlinson, 1998 ; Turlings et al., 1991). Une densité élevée de chenilles rend les signaux plus détectables et facilite la localisation des hôtes par le parasitoïde. Une structure complexe de la végétation peut rendre la recherche des larves plus compliquée pour le parasitoïde (Choutt, 2011). De plus, une espèce de plante est aussi souvent attaquée par différents herbivores, mais elle n'a pas la capacité de choisir spécifiquement quels ennemis naturels elle attire (Turlings et al., 1995).

1.1.4. Mécanismes de défenses des chenilles face aux parasitoïdes

Face à ces stratégies de localisation mises en œuvre par les parasitoïdes, les chenilles ont développé différents mécanismes de défense pour s'en protéger. Ces mécanismes comprennent des moyens comportementaux, morphologiques et physiologiques, ou une combinaison de ceux-ci. Ils peuvent être séparés en trois catégories qui diffèrent spatialement et temporellement (Choutt, 2011 ; Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012).

La première inclut toutes les caractéristiques de l'hôte qui réduisent sa probabilité d'être trouvé. Il s'agit de traits morphologiques, écologiques et comportementaux. La coloration des hôtes est un moyen de défense morphologique qui influence fortement l'attrance des parasitoïdes. Une chenille brune ou noire est moins visible et attire donc moins les ennemis qu'une plus colorée. Les traits écologiques comprennent les stratégies de ponte des papillons adultes, le

nombre de générations par an et le nombre de plantes hôtes. En modifiant leur comportement, les chenilles peuvent aussi réduire la probabilité d'être attaquée par un parasitoïde. Elles peuvent, par exemple, bâtir un abri pour se cacher. Cependant, un groupe de chenilles est plus visible qu'une seule. Se cacher ou se nourrir en groupe augmente la probabilité d'être trouvé (Finnie et al., 2024 ; Gross, 2003).

La deuxième catégorie inclut tous les mécanismes de défenses de l'hôte qui réduisent sa probabilité d'être parasité après avoir été détecté. Il s'agit de traits morphologiques et comportementaux. Comme défenses morphologiques chez les chenilles, on retrouve par exemple : des poils, des épines et des sécrétions défensives (Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012). Suivant la logique de la course à l'armement, processus évolutif où hôtes et parasitoïdes développent sans cesse des adaptations et contre-adaptations pour améliorer leur défense ou leur attaque. Chacun s'adapte en réponse à l'autre (Brown, Shine, et Rollins, 2024). En conséquence, le parasitisme des chenilles épineuses est réservé à un nombre réduit de parasitoïdes spécialistes adaptés. Les cuticules plus épaisses des chenilles plus âgées peuvent également empêcher l'oviposition des parasitoïdes. Lorsque l'hôte est parasité à l'état d'œuf, augmenter la dureté ou l'épaisseur du chorion (membrane externe de l'œuf fécondé chez les mammifères placentaires) est aussi un moyen de défense morphologique (Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012 ; Gross, 2003). Certaines larves de papillons sont capables de comportements évasifs lorsqu'elles sont attaquées par un ennemi. Au contact d'un parasitoïde, elles tremblent vigoureusement, se débattent, roulent ou se recroquevillent (Finnie et al., 2024 ; Gross, 2003). La chute est aussi un moyen de défense efficace. Il suffit aux larves de se débattre, ou simplement de relâcher l'adhérence au substrat pour tomber et échapper au parasitoïde. Quelques rares larves adoptent un comportement agressif pour se défendre. A l'approche ou au contact de l'ennemi, elles peuvent mordre, donner des coups de tête ou de queue, ou produire des sécrétions défensives. Ces sécrétions permettent de dissuader ou d'immobiliser temporairement les parasitoïdes qui attaquent. Des associations entre chenilles et d'autres organismes, tels que des fourmis qui se nourrissent de prédateurs invertébrés dont les parasitoïdes font partie, offrent une protection aux larves (Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012).

Si les deux premières lignes de défense ne suffisent pas, il en existe une troisième. Elle comprend les différents mécanismes physiologiques qui permettent à l'hôte de tuer les œufs ou les larves de parasitoïdes, qu'ils soient localisés à l'intérieur ou sur la cuticule de l'hôte. Deux moyens de défense physiologiques face aux endoparasitoïdes sont l'encapsulation et la séquestration de substances allélochimiques ou secondaire de la plante (Erb et Robert, 2016 ;

Gross, 2003 ; Stenoien et al., 2019). Lors du processus d'encapsulation, l'hôte forme une capsule autour des œufs ou des larves de parasitoïdes qui peut les tuer (Blumberg, 1997). D'autres larves, telles que celles de la Mélitée du plantain (*Melitaea cinxia*) sont capables de séquestrer des iridoïdes, qui sont des toxines de leur plante hôte pour se défendre (Nieminen et al., 2003). Des mécanismes comportementaux et les mues permettent de déloger ou de tuer des ectoparasitoïdes. Certaines chenilles sont capables de tuer les œufs ou les larves de parasitoïdes en les mordant, les écrasant, les perçant ou en les ingérant (Gross, 2003).

1.2. La qualité de l'habitat

1.2.1. Définition de l'habitat structurel et fonctionnel et de la qualité d'habitat

Comprendre les interactions entre hôtes et parasitoïdes implique aussi de prendre en compte le contexte environnemental dans lequel elles s'expriment, en particulier la qualité de l'habitat. Or, cette notion n'est pas simple à définir, tant elle peut varier selon les espèces et les échelles considérées. Commençons tout d'abord par approfondir la notion d'habitat. Sa définition est complexe car elle est multidimensionnelle, regroupant les combinaisons d'interactions entre organismes et leur environnement (Turlure et al., 2009). Il est aussi intéressant de différencier l'habitat structurel de l'habitat fonctionnel. En clair, l'habitat structurel d'une espèce comprend l'ensemble des biotopes dans lesquels on retrouve cette espèce. Plus précisément, le concept d'habitat structurel correspond à la composition et la disposition des composantes physiques à un endroit. Ce modèle physique permet d'héberger les modèles et processus écologiques, tel que les interactions biotiques (Byrne, 2007). Pour les espèces terrestres, l'habitat structurel est souvent défini comme des parcelles physiques d'un certain type de végétation dans une matrice de non-habitat (Vanreusel et Van Dyck, 2007). La surface et la structure du site sont donc comprises dans sa définition, mais aussi la connectivité entre les sites (Wallisdevries, 2004).

Les habitats d'insectes herbivores ont régulièrement été définis trop étroitement, souvent par rapport à leur plante hôte. Les ressources non consommables ou éléments structurels ont parfois été ignorés (Dennis, 2004 ; Turlure et al., 2010a). Pour intégrer l'habitat dans les analyses de viabilité de population et être plus précis, il ne faut pas se limiter à un seul facteur, mais s'intéresser à l'ensemble des conditions ressources nécessaires au cycle de vie des individus. Les dimensions spatiales et temporelles choisies doivent être appropriées. L'habitat axé sur

l'ensemble des ressources est appelé l'habitat fonctionnel. C'est une notion importante en biologie de la conservation (Turlure et al., 2010a ; Vanreusel et Van Dyck, 2007).

L'habitat fonctionnel est directement lié au concept de niche écologique (Dennis, Shreeve, et Van Dyck, 2003 ; Turlure et al., 2009). Pour rappel, ce concept écologique fondamental décrit la position d'une espèce dans un écosystème. Elle englobe à la fois les conditions nécessaires à la persistance de l'espèce et son rôle écologique dans l'écosystème. Toutes les interactions entre une espèce et l'environnement biotique et abiotique sont donc comprises dans la définition. Il est aussi intéressant de différencier la niche fondamentale de la niche réalisée d'une espèce. La première est un nuage multidimensionnel de conditions favorables déterminées par toutes les variables environnementales (biotiques et abiotiques) dans lesquelles une espèce peut se reproduire et survivre. La seconde niche est un sous-ensemble de la première. Ce sont les conditions favorables dans lesquelles une espèce peut persister étant donnée la présence d'autres espèces concurrentes pour les mêmes ressources (Polechová et Storch, 2018). Ce qui différencie la niche écologique de l'habitat est qu'elle formule l'espace biologique à l'aide de vecteurs d'agents influents, tandis que l'habitat décrit les conditions réelles du sol, tel que l'espace occupé (Dennis, Shreeve, et Van Dyck, 2006).

La qualité d'habitat désigne la capacité d'un milieu à permettre la survie, le développement, la reproduction et le maintien des populations d'une espèce donnée. Elle dépend de l'habitat fonctionnel, qui inclut trois paramètres interconnectés : la composition, la configuration et la disponibilité des ressources. La composition des ressources fait référence à la présence de l'ensemble des éléments requis par chaque individu pour survivre. La configuration des ressources désigne la façon dont ces ressources sont réparties et organisées dans l'espace de l'habitat. Enfin, la disponibilité correspond à leur accessibilité au moment où les individus en ont besoin.

Chez *Boloria eunomia*, par exemple, la composition comprend la présence de bistorte, plante hôte indispensable au développement des chenilles, mais aussi d'autres éléments comme des microclimats favorables ou des touradons, qui offrent à la fois une végétation refuge contre les ennemis naturels et un support essentiel à leur thermorégulation. La configuration renvoie à la répartition de ces ressources en patches plus ou moins connectés dans les milieux humides. La disponibilité dépend de la synchronisation phénologique entre les ressources (notamment la bistorte) et les stades larvaires, ainsi que leur accessibilité pour les femelles lors de la ponte. De manière analogue, la qualité de l'habitat pour *Cotesia eunomiae*, son parasitoïde spécialisé,

repose sur la présence de l'hôte à un stade parasitable, mais aussi sur des conditions abiotiques qui pourraient influencer la détection de l'hôte et la réussite du cycle parasitaire. La variation de l'un de ces éléments peut influencer la démographie et la dynamique des populations, tant chez l'hôte que chez le parasitoïde (Choutt et al., 2011 ; Turlure et al., 2009, 2011, 2019).

1.2.2. Influence de la qualité d'habitat sur la démographie et la dynamique des populations

La qualité d'habitat influence la démographie et la dynamique des populations du Nacré de la bistorte et de son parasitoïde spécialisé *Cotesia eunomia*. L'étude de Choutt et al. (2011) a montré que les zones où la qualité de l'habitat est élevée pour les chenilles présentent une densité plus forte d'hôtes, mais également un taux de parasitisme plus élevé. A l'inverse, les habitats considérés comme suboptimaux, bien que moins favorables au développement larvaire, présentent une prévalence de parasitisme significativement plus faible, ce qui peut améliorer la survie globale des chenilles.

Ces résultats suggèrent que les femelles de *B. eunomia* pourraient adopter une stratégie de ponte diversifiée, en déposant leurs œufs aussi dans des microhabitats suboptimaux afin de réduire le risque de parasitisme pour leur descendance. Un tel comportement soutient l'idée que la coexistence d'habitats de qualité variable, au sein d'un même paysage, joue un rôle clé dans la stabilité des interactions hôte-parasitoïde. L'hétérogénéité de l'habitat permettrait ainsi de limiter la pression de parasitisme sur les populations hôtes, tout en favorisant la coexistence durable des deux espèces (Choutt et al., 2011b).

Par ailleurs, la distribution spatiale des ressources influe sur la mobilité des individus au sein des paysages (Bergerot et al., 2012). La qualité d'habitat conditionne non seulement la survie locale, mais aussi les comportements de déplacement, notamment lors de la recherche de sites de ponte ou de nouveaux habitats (Turlure, Schtickzelle, et Baguette, 2010b). Chez *Melitaea cinxia*, il a été démontré que la structure de la matrice entourant les patchs peut modifier la perméabilité de leurs frontières, affectant ainsi les décisions de mouvement des individus (Schtickzelle et Baguette, 2003b). Ces dynamiques spatiales sont essentielles à prendre en compte, car elles influencent la probabilité de rencontre entre l'hôte et son parasitoïde, et donc les mécanismes régulant leurs interactions à l'échelle du paysage.

Les changements environnementaux, et notamment climatiques, viennent complexifier davantage cette dynamique. Les interactions entre hôtes et parasitoïdes reposent sur une

correspondance phénologique précise entre leurs cycles respectifs (Van Nouhuys et Lei, 2004). Une perturbation de ces conditions peut entraîner un déséquilibre : par exemple, une augmentation des températures pourrait allonger la période d'activité des parasitoïdes, augmentant leur taux de succès, au détriment des hôtes. Puisque chaque espèce dépend de ressources et de conditions spécifiques, un même changement peut bénéficier à l'une tout en nuisant à l'autre (Stireman et al., 2005). Connaître les exigences écologiques précises des espèces menacées est donc fondamental pour anticiper les effets des changements globaux et orienter les actions de conservation (Wallisdevries, 2004).

La protection des espèces menacées par ces changements nécessite d'agir sur plusieurs leviers : augmenter la connectivité, la superficie et la qualité des habitats. Cependant, l'application de ces mesures varie selon la population ciblée et la configuration du réseau d'habitats. L'occupation d'un site dépend de la qualité de celui-ci, déterminé par sa surface, la présence de ressources spécifiques et la connectivité avec d'autres parcelles (Radchuk, WallisDeVries, et Schtickzelle, 2012). Il convient donc d'abandonner une vision binaire des habitats (favorables ou défavorables) au profit d'une approche en gradient. Cette complexité rend la gestion des milieux plus exigeante, mais aussi plus fidèle à la réalité écologique (Wallisdevries, 2004). En conclusion, les éléments structurels et fonctionnels des écosystèmes exercent un impact direct sur la survie des espèces et la stabilité de leurs interactions (Sandström, Angelstam, et Khakee, 2006).

1.2.3. Modification en une structure de métapopulation

Parmi les cinq causes majeures du déclin de la biodiversité mondiale, la perte d'habitat est la plus importante (Vijeta, Shikha, et Anamika, 2021). Les activités humaines modifient profondément les milieux naturels, provoquant une réduction de la superficie des habitats, un isolement croissant dû à la fragmentation des terres et l'apparition d'effets bords (Haddad et al., 2015). Dans ce mémoire, le terme fragmentation est utilisé dans son sens large, englobant à la fois la perte d'habitat et la fragmentation de l'habitat au sens strict, qui est la subdivision d'une surface en plusieurs fragments, sans diminution de la surface totale. Les deux processus sont séparés pour la clarté, mais habituellement ils ont lieu ensemble (Schtickzelle, 2003a ; Vandewoestijne, Schtickzelle, et Baguette, 2008).

La fragmentation affecte particulièrement les espèces spécialistes comme *Boloria eunomia*, inféodée à une plante hôte spécifique. Leurs populations se trouvent confinées à des fragments d'habitats de plus en plus isolés et dispersés (Schtickzelle, 2003a). Ces populations

conspécifiques, bien que partiellement isolées, restent parfois connectées par des échanges d'individus, formant ainsi ce qu'on appelle une métapopulation. Ce concept repose sur trois éléments principaux. Premièrement, les patches d'habitats favorables sont spatialement séparés par des habitats inadéquats, appelé la matrice. En conséquence, leur distribution semble discrète ou presque. Deuxièmement, les populations des différents patches montrent une certaine asynchronie dans leur dynamique. Pour terminer, ces mêmes populations sont liées par la dispersion, ce qui permet aux individus provenant de populations différentes de se reproduire et de maintenir la diversité génétique (Schtickzelle et Quinn, 2007b).

Cette structure spatiale fragmentée soulève des enjeux majeurs pour la dynamique des populations. Il devient alors essentiel d'intégrer à ces modèles la variation de la qualité d'habitat, qui influence directement la démographie, les probabilités d'extinction locale et les flux de dispersion (Schtickzelle et Quinn, 2007b). La dispersion joue un rôle clé dans la dynamique et la régulation des métapopulations (Hanski, 1991 ; Holyoak et Lawler, 1996). Elle permet une émigration et une immigration d'individus parfois densité-dépendantes (Bergerot et al., 2012). Les disperseurs et la fluctuation asynchrone contribuent à limiter l'extinction globale en maintenant des échanges entre sous-populations. Ainsi, les espèces peuvent subir des extinctions locales tout en persistant au niveau régional grâce à la recolonisation assurée par les individus dispersants (Holyoak et Lawler, 1996 ; Schtickzelle et Baguette, 2003). L'étude des différences spatiales est donc primordiale lorsqu'on s'intéresse à la métapopulation (Schtickzelle et Quinn, 2007b ; van Nouhuys et Hanski, 2002).

Ce sont les papillons qui ont permis de développer la théorie de la métapopulation (Hanski, 1997). Leur physiologie et leur écologie, comparables à celles d'autres herbivores, en font des modèles utiles pour généraliser les résultats à d'autres groupes (Hellmann, 2002). Chez le Nacré de la bistorte, la capacité de dispersion est faible, en particulier au stade larvaire, où les déplacements sont extrêmement restreints. En conséquence, les déplacements sont particulièrement sensibles à la matrice paysagère. La mobilité des individus adultes peut être gênée par des obstacles, tels que des forêts denses ou des milieux anthropisés (Merlet et Houard, 2012). Une étude de Schtickzelle, Mennechez et Baguette (2006) a montré que dans un paysage très fragmenté, les papillons de *B. eunomia* dispersent moins et présentent une mortalité plus faible. Les individus tendent à éviter de franchir les limites des parcelles et adoptent des trajectoires plus linéaires au sein de la matrice, ce qui réduit l'efficacité des échanges entre fragments (Schtickzelle et al., 2006). Ces restrictions de mouvements illustrent une connectivité fonctionnelle affaiblie, c'est-à-dire une diminution réelle des déplacements

entre habitats favorables, indépendamment de la distance physique entre eux. Cette limitation du flux de gènes entre sous-populations peut entraîner des conséquences génétiques importantes, en particulier dans les petites populations isolées. La fragmentation peut en effet favoriser la dérive génétique et la reproduction consanguine, conduisant à une perte de diversité génétique (Rochat et al., 2017 ; Templeton et al., 1990). Or, une diversité génétique réduite diminue la capacité d'adaptation des populations, les rendant plus vulnérables aux maladies, aux changements environnementaux, et au risque d'extinction (Rochat et al., 2017 ; Vandewoestijne, Schtickzelle, et Baguette, 2008). Dans une autre étude, Schtickzelle et Baguette (2003) ont observé que lorsque la perméabilité des bordures de patchs est faible, les papillons quittent plus fréquemment les petites parcelles que les grandes. Cela suggère que la taille des parcelles interagit avec leur configuration pour influencer les comportements de sortie et, in fine, les dynamiques de dispersion à l'échelle du paysage.

La question se pose alors de savoir si le parasitoïde *Cotesia eunomia* fonctionne également selon une dynamique de métapopulation. Bien que cette structure soit bien démontrée chez l'hôte, elle reste plus incertaine chez le parasitoïde, notamment en raison de sa dépendance à un hôte lui-même fragmenté. La persistance locale du parasitoïde dépend de sa capacité à coloniser de nouvelles populations d'hôtes lorsque celles-ci s'éteignent localement. Les extinctions de sous-populations de parasitoïdes peuvent résulter d'une forte variabilité des effectifs de l'hôte, mais aussi de pressions telles que la prédation ou l'hyperparasitisme. Dans ce contexte, une dynamique de métapopulation du parasitoïde peut exister, dans la mesure où les conditions de fragmentation, d'asynchronie et de dispersion sont remplies (Bonsall, French, et Hassell, 2002 ; Van Nouhuys et Lei, 2004).

De plus, les variations environnementales, notamment les différences de température entre sites ou entre années, peuvent affecter directement l'émergence de parasitoïdes et donc contribuer à une dynamique spatio-temporelle typique des métapopulations (Van Nouhuys et Lei, 2004). La structure spatiale du réseau de patchs influence ainsi non seulement la persistance de chaque espèce, mais aussi celle de leur interaction, soulignant que les relations trophiques hôte-parasitoïde dépendent elles aussi du paysage (Bonsall, French, et Hassell, 2002).

1.3. Influence du parasitisme sur les populations d'hôtes

Au sein des systèmes hôte-parasitoïde, les pressions exercées par ces ennemis naturels peuvent profondément impacter les populations d'hôtes, en modifiant leur abondance, leur répartition spatiale, leurs comportements et parfois même leur évolution. Après avoir exploré l'influence de la qualité d'habitat sur la persistance des espèces, il convient d'examiner spécifiquement le rôle du parasitisme dans la régulation des populations hôtes.

Il a régulièrement été suggéré que les parasitoïdes jouent un rôle prépondérant dans la dynamique des populations de papillons, mais ceci reste à confirmer en milieu naturel (Audusseau et al., 2021 ; Badillo-Montaña et al., 2022). Au sein de nombreuses espèces, les parasitoïdes provoquent des fluctuations temporelles de la taille des populations locales. Plusieurs études ont démontré que les parasitoïdes peuvent réduire significativement les effectifs de leurs hôtes et, dans certains cas, contribuer à leur extinction locale. Ce constat s'explique aisément : la relation parasitoïde-hôte est une interaction de type consommateur-ressource, dans laquelle l'hôte est systématiquement tué. Une réduction du nombre d'imagos entraîne mécaniquement une diminution du nombre de descendants larvaires produits pour la génération suivante (Hanski et al., 1995 ; Hawkins et al., 1999).

Au-delà de ces effets démographiques, le parasitisme peut également affecter la distribution spatiale des hôtes. En réponse à la pression exercée par leurs ennemis naturels, certaines espèces modifient leur utilisation de l'habitat et peuvent être poussées à occuper des zones où le risque de parasitisme est moindre. Les parasitoïdes spécialistes, en particulier, exercent une pression sélective sur le choix de la plante hôte ou du microhabitat. Par exemple, chez certaines espèces de la famille des Pieridae, le changement de plante nourricière pourrait être en partie attribué à la sélection exercée par les parasitoïdes (Ohsaki et Sato, 1994). De la même manière, chez *B. eunomia*, le choix de sites de ponte suboptimaux pourrait constituer une stratégie pour réduire le risque de parasitisme (Choutt et al., 2011b).

Le parasitisme peut également modifier le comportement des hôtes à différents moments de leur cycle de vie. Avant même toute attaque, certaines espèces d'insectes adoptent une stratégie de dissimulation individuelle ou, au contraire, forment des groupes afin de construire un abri servant de refuge contre les ennemis naturels. Lorsqu'une attaque a lieu, des comportements évasifs, voire agressifs, peuvent être observés chez certaines chenilles (Finnie et al., 2024 ;

Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012 ; Gross, 2003). Une fois parasité, l'hôte subit des modifications comportementales résultant de changements physiologiques liés à la présence de l'endoparasitoïde. Ces altérations se traduisent souvent par une diminution de l'activité locomotrice, mais aussi par un ralentissement de développement. Ces perturbations influencent non seulement la survie de l'hôte, mais aussi sa vulnérabilité aux prédateurs ou son aptitude à se reproduire (Beckage et Gelman, 2004 ; Chen et al., 2017).

Du point de vue de la conservation, la prise en compte du parasitoïde est également cruciale. La protection d'un parasitoïde spécialiste peut bénéficier indirectement à son hôte. Etant situé à un niveau trophique supérieur, le parasitoïde est souvent plus sensible aux altérations de l'habitat et dépend étroitement de la présence et de l'abondance de son hôte. En protégeant l'habitat du parasitoïde, on préserve ainsi les conditions nécessaires à la survie de l'hôte lui-même (Shaw, 2006).

En conclusion, la qualité de l'habitat et la pression exercée par les ennemis naturels comme les parasitoïdes ont des effets profonds sur la dynamique et la viabilité des métapopulations. Ces deux facteurs influencent conjointement la distribution spatiale et temporelle des papillons. Leurs conséquences se font principalement ressentir sur la taille des populations, en influençant la capacité de charge des habitats, c'est-à-dire le nombre maximal d'individus qu'un milieu peut accueillir durablement en fonction des ressources disponibles et des pressions écologiques comme le parasitisme. Cependant, l'impact relatif de la qualité d'habitat et du parasitisme a souvent été examiné séparément (Chouett et al., 2011b). Si la qualité d'habitat est communément intégrée à la définition d'habitat fonctionnel, la place du parasitisme reste plus discutée. Néanmoins, de plus en plus d'auteurs s'accordent sur le fait que les forces venant « du bas » (comme les ressources) et « du haut » (comme la pression du parasitisme) interagissent simultanément pour structurer les communautés naturelles. Ces éléments plaident en faveur de l'intégration du parasitisme dans la définition opérationnelle de l'habitat fonctionnel.

1.4. Objectifs et hypothèses

De nombreuses recherches ont déjà été menées sur le Nacré de la bistorte (*Boloria eunomia*), un organisme modèle en écologie des papillons. Cependant, plusieurs aspects de son écologie restent à explorer pour améliorer sa conservation ainsi que celle d'espèces aux exigences similaires. Ce travail de recherche se concentre sur l'habitat des chenilles et son influence dans l'interaction avec leur parasitoïde, *Cotesia eunomiae*. Plus spécifiquement, ce mémoire vise à étudier l'effet des facteurs spatiaux sur la dynamique de cette relation hôte-parasitoïde, à travers trois objectifs principaux.

Le premier est d'identifier les conditions environnementales essentielles aux chenilles et d'évaluer leur influence sur la dynamique spatiale des larves. Les variables environnementales analysées incluent le recouvrement en bistorte, le nombre de touradons, la luminosité, la température, l'acidité du sol, la teneur en azote du sol et l'humidité. A travers l'expérimentation menée sur le terrain, nous visons à répondre aux questions suivantes :

a) Au sein d'un patch, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre l'endroit où une chenille est trouvée et le reste du patch ?

Les chenilles de *B. eunomia* se nourrissent exclusivement de feuilles de bistorte. En dehors des périodes d'alimentation, elles se réfugient dans des touradons, qui leurs offrent des conditions micro-environnementales optimales (ombragées, fraîches, et humides) pour réguler leur température corporelle. Nous nous attendons donc à retrouver les larves principalement à ces deux endroits. Ainsi, nous formulons l'hypothèse qu'au sein d'un patch, le recouvrement en bistorte, le nombre de touradons et l'humidité sont significativement plus élevés aux endroits où une chenille est trouvée par rapport au reste du patch.

b) Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits où des chenilles sont trouvées et le reste du site ?

De manière analogue à la question précédente, nous émettons l'hypothèse qu'au sein d'un site, le recouvrement en bistorte et le nombre de touradons sont significativement plus élevés là où des chenilles sont trouvées par rapport au reste du site.

c) Quelles variations significatives des conditions environnementales pourraient expliquer la présence plus élevée de chenilles dans un site par rapport à un autre ?

Entre les sites, nous nous attendons à avoir des variations de densité d'individus en fonction de la quantité et de la qualité des ressources disponibles, de la composition de la végétation et du microclimat. Plus les conditions environnementales d'un site s'approchent des conditions optimales pour le développement et la survie des chenilles de *Boloria eunomia*, plus le nombre de larves y sera élevé.

Le deuxième objectif de cette étude est d'identifier les conditions environnementales susceptibles d'expliquer pourquoi la prévalence du parasitoïde *Cotesia eunomiae*, spécifique des chenilles de *Boloria eunomia*, est plus élevée dans certaines zones que dans d'autres. Grâce à l'expérimentation sur le site Pisserotte, nous cherchons à répondre aux questions suivantes :

a) Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits occupés par des chenilles saines et ceux occupés par des chenilles parasitées.

Nous émettons l'hypothèse que les conditions environnementales diffèrent significativement entre chenilles saines et parasitées. Une amélioration de la qualité d'habitat (mesurée notamment par le recouvrement en bistorte et le nombre de touradons) devrait entraîner une augmentation du nombre de chenilles, et par conséquent du nombre de parasitoïdes. Il est probable que les chenilles saines soient associées à des indices d'Ellenberg plus élevés pour la lumière et la température, ces conditions pouvant les inciter à se réfugier dans des microhabitats plus frais au sein de la végétation. A l'inverse, nous nous attendons à ce que les chenilles parasitées soient plus fréquemment observées dans des zones associées à un indice d'humidité plus élevé, car ces conditions plus fraîches et humides pourraient les amener à sortir davantage de la végétation et donc à s'exposer aux parasitoïdes.

b) La proximité avec d'autres chenilles diffère-t-elle significativement entre les chenilles parasitées et les chenilles saines ?

Nous formulons l'hypothèse que la probabilité qu'une chenille soit parasitée diminue à mesure que la distance entre les chenilles augmente. Des chenilles dispersées pourraient compliquer la recherche d'hôtes par les parasitoïdes adultes. A l'inverse, lorsque les chenilles sont regroupées, les parasitoïdes pourraient les localiser plus facilement. Le

coût lié à la recherche d'un hôte et au déplacement entre hôtes potentiels est moins important si les chenilles se trouvent à proximité les unes des autres.

Un troisième objectif s'est ajouté après le début de l'expérimentation de terrain. Nos réflexions nous ont amenées à nous interroger sur l'influence du parasitisme sur le comportement des chenilles (manger, se déplacer ou rester immobile) au cours du temps. Une activité plus élevée chez certaines chenilles pourrait les rendre plus visibles et donc plus facilement détectables sur le terrain, ce qui pourrait potentiellement biaiser nos résultats. Grâce à l'élevage au sein d'un incubateur des chenilles trouvées sur le terrain et l'observation de leur comportement et de leur développement, nous cherchons à répondre aux questions suivantes :

a) Le parasitisme influence-t-il la probabilité qu'une chenille soit active (en déplacement ou en train de se nourrir) ?

Nous émettons l'hypothèse que les chenilles saines ont une probabilité plus élevée d'être actives que les chenilles parasitées. Le parasitisme pourrait entraîner une réduction de l'énergie disponible pour le déplacement et l'alimentation des larves, notamment en consommant les ressources internes de l'hôte. De plus, les parasitoïdes pourraient affaiblir physiologiquement leur hôte afin de limiter ses défenses immunitaires et d'optimiser leur propre développement.

b) Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles saines augmente-t-il significativement à mesure de la diminution du nombre de jours précédant la chrysalide ?

Nous supposons que l'activité des chenilles saines augmente à l'approche de la transformation en chrysalide, probablement en lien avec la recherche active d'un site propice à la pupaison. A ce stade, les larves devraient également accumuler un maximum de réserves énergétiques pour soutenir la métamorphose. En revanche, dans les derniers moments précédant la transformation, l'activité des chenilles devrait diminuer progressivement, jusqu'à ce qu'elles deviennent immobiles.

c) Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles parasitées diminue-t-il significativement à mesure que le nombre de jours qui précède l'émergence des cocons de parasitoïdes diminue ?

A l'inverse de la question précédente, nous émettons l'hypothèse que l'activité des chenilles parasitées diminue progressivement à l'approche de l'émergence des cocons de parasitoïdes. Cela pourrait être dû à l'affaiblissement progressif de l'hôte à mesure que les parasitoïdes se développent à l'intérieur de lui. En effet, les endoparasitoïdes se nourrissent de l'intérieur de leurs hôtes, et l'impact physiologique de certains d'entre eux limite les défenses immunitaires de l'hôte, favorisant ainsi leur propre développement au détriment de celui-ci.

d) Existe-t-il une différence significative entre la date moyenne de métamorphose en chrysalide des chenilles saines et la date moyenne de l'émergence des cocons de parasitoïdes chez les chenilles parasitées ?

Nous supposons que la date moyenne de chrysalide précède significativement l'émergence des cocons de parasitoïdes, ces derniers apparaissant alors que l'hôte est encore au stade larvaire. Ce décalage serait dû à un ralentissement du développement induit par le parasitisme. Les larves de *C. eunomia* utilisent les ressources de l'hôte pour se développer, ce qui pourrait empêcher la progression de ce dernier vers le stade de chrysalide.

2. Matériel et méthodes

2.1. Zone d'étude et délimitation des patches

Les trois zones d'études retenues pour ce mémoire de recherche se nomment : Pisserotte, Grande Fange et Bihain (Figure 10). Ces tourbières et prairies humides sont situées sur le plateau des Tailles, dans l'Ardenne belge, au sud-est de la Belgique. Le choix des zones repose sur la présence de métapopulations du Nacré de la Bistorte, ainsi que sur leur connexion par un réseau hydrique, facilitant les potentielles dispersions des papillons le long du cours d'eau. Les trois sites offrent des conditions favorables à l'établissement de populations de *Boloria eunomia*, grâce à la présence de vastes étendues de leur plante hôte, la bistorte. Afin de recueillir les données nécessaires, nous avons consacré 12 semaines à la recherche sur le terrain, de mi-avril à début juillet. Cette période correspond au développement de la plante hôte ainsi qu'à la phase où la chenille et le papillon sont visibles dans leur habitat.



Figure 10 : Localisation des trois zones d'étude (Pisserotte, Grande Fange et Bihain) reliées par un réseau hydrique (Auteur : Victor Brans)

Avant toute chose, il a été nécessaire de délimiter de nouveaux patchs de végétation homogène au sein des différents sites. Ces parcelles nouvellement créées correspondent à des zones où la bistorte est présente. Chaque parcelle se caractérise par un assemblage relativement homogène d'espèces végétales dans des conditions environnementales similaires, et se distingue néanmoins des parcelles voisines. Le site Pisserotte a ainsi été divisé en 132 patchs. Afin de faciliter l'identification de chaque patch sur le terrain, un bambou portant un nœud de ruban de signalisation rouge et blanc et le numéro de la parcelle correspondante (Figure 11) a été placé en son centre. Les coordonnées GPS des bambous ont été enregistrées dans deux GPS portables, un Garmin GPSMAP 64s et un Garmin etrex 20.



Figure 11 : Bâton de repérage (type bambou) placé au centre d'un patch, portant son numéro d'identification (ici, 135) (Crédit photo : Victor Brans)

2.2. Recherche des chenilles sur le terrain

De mi-avril à mi-mai, nous sommes allés à la recherche des chenilles de *Boloria eunomia* sur le terrain. Cette période correspond à la phase post-diapause, précédant la nymphose, et est celle où les chenilles sont les plus visibles en extérieur. Elles sont principalement observées en train de se nourrir sur les feuilles de bistorte ou dissimulées à l'intérieur des touradons, où elles bénéficient de conditions thermiques optimales. La description complète de l'espèce étudiée est disponible au point 1.1.2.1.

Un indice clé pour repérer la présence de larves est l'observation de feuilles de bistorte récemment grignotées. Ces feuilles présentent des extrémités découpées par de petits demi-cercles (Figure 12). Lorsqu'un tel signe est détecté, il est très probable qu'une chenille soit à proximité. Pour la repérer, il faut scruter attentivement les environs de la feuille grignotée, observer les feuilles de bistorte avoisinantes et écarter délicatement les brins de touradons en prenant garde à ne pas faire tomber la chenille. Sur les feuilles de touradons de molinie ou de Canche cespiteuse, les chenilles sont très souvent positionnées horizontalement le long des feuilles (Figure 13). Par ailleurs, au printemps 2023, des bambous ont été placés dans des zones d'oviposition de femelles de *Boloria eunomia*. Ces marqueurs ont permis d'orienter efficacement nos recherches, car la probabilité d'y trouver des chenilles à proximité était élevée. Nos efforts de recherche ont été répartis de manière équitable entre les trois sites d'étude. Pour garantir un échantillonnage représentatif, nous avons veillé à consacrer un temps de recherche proportionnel à la taille de chaque site et à en couvrir toute la surface.



Figure 12 : Feuilles de bistorte (*Bistorta officinalis*) présentant des découpes caractéristiques en forme de petits demi-cercles aux extrémités, signe probable du passage des chenilles de *Boloria eunomia* (Crédit photo : Victor Brans)



Figure 13 : Chenille de *Boloria eunomia* positionnée horizontalement le long des feuilles d'un touradon (Crédit photo : Victor Brans)

Les chenilles observées sur le terrain ont été récoltées et placées individuellement dans des tubes à essai contenant une feuille de bistorte. Chaque individu a reçu un identifiant unique. De plus, un bambou numéroté a été installé à l'emplacement exact de la récolte, et ses coordonnées GPS ont été enregistrées.

2.3. Prises de mesures

Pour atteindre mes trois principaux objectifs et répondre à mes questions de recherche, la collecte des données s'est structurée en trois grandes parties. La première consiste à récupérer des données sur l'habitat des chenilles de *B. eunomia*, afin d'évaluer les conditions environnementales qui influencent la qualité d'habitat de l'espèce. La deuxième partie de la prise de mesures implique d'identifier, parmi les larves prélevées sur le terrain, celles parasitées par *C. eunomiae* et celles qui ne le sont pas. Lors de la troisième partie, l'activité des individus récoltés sur le terrain a été observée dans le but de la comparer entre les deux groupes mentionnés précédemment.

2.3.1. Caractérisation de l'habitat des chenilles

Le premier objectif de ce travail est d'identifier les facteurs environnementaux susceptibles de définir l'habitat fonctionnel de *B. eunomia* au stade larvaire. Le but est de comprendre quelles conditions environnementales influencent leur répartition spatiale, à l'échelle du patch, du site et entre sites. Pour ce faire, nous avons réalisé des relevés de végétation à l'aide de quadrats dans chaque patch et à chaque emplacement où une chenille a été trouvée.



Figure 14 : Exemple type de quadrat de végétation réalisé sur le terrain (Crédit photo : Victor Brans)

Un quadrat est un cadre de 1 m², divisé en 25 carrés égaux, utilisé pour recueillir des données sur la composition et la densité de la végétation. Il est posé au sol à l'emplacement de chaque bambou, permettant ainsi d'identifier les espèces végétales présentes et d'évaluer leur abondance au sein des 25 carrés. Les plantes ont été identifiées jusqu'à l'espèce. Au sein du quadrat, nous avons également compté le nombre de touradons.

2.3.2. Caractérisation du parasitisme de *Boloria eunomia*



Figure 15 : Chenilles de *B. eunomia* élevées dans un incubateur. Elles sont réparties de manière aléatoire, chacune placée dans une boîte de Pétri contenant une feuille de bistorte pour l'alimentation et un morceau de coton humidifié pour maintenir l'hydratation (Crédit photo : Anaïs Rogeau).

Le deuxième objectif de ce mémoire est d'identifier les conditions qui influencent la probabilité de parasitisme chez les chenilles par leur parasitoïde spécifique, *Cotesia eunomiae*. Il est donc essentiel de déterminer, pour chaque individu échantillonné, s'il a été parasité ou non. Les larves trouvées sur le terrain sont collectées puis élevées au sein d'un incubateur (Figure 15). Chaque larve est placée individuellement dans une boîte de Pétri, avec une feuille de bistorte pour l'alimentation et un morceau de coton humidifié pour assurer son hydratation. Tous les deux jours, la feuille de bistorte et le morceau de coton sont remplacés afin d'éviter qu'ils ne pourrissent. L'ensemble des boîtes contenant les chenilles est disposé de manière aléatoire à l'intérieur d'un incubateur, où température et luminosité sont régulées afin de reproduire les

conditions extérieures. Après un certain temps, 2 cas principaux peuvent se produire : soit la chenille se métamorphose en chrysalide (Figure 16), soit elle succombe à l'émergence des cocons de l'endoparasitoïde (Figure 17). Cependant, il arrive aussi que certaines chenilles meurent avant d'atteindre l'un de ces stades, ce qui ne permet pas toujours de les classer comme saines ou parasitées. Les dates de chacune de ces observations ont été consignées. Par la suite, les papillons et les parasitoïdes adultes sont relâchés précisément à l'endroit où ils ont été collectés sur le terrain.



Figure 16 : Chenille de B. eunomia métamorphosée en chrysalide (Crédit photo : Victor Brans)



Figure 17 : Emergence des cocons du parasitoïde Cotesia eunomiae à partir de leur chenille hôte, B. eunomia (Crédit photo : Victor Brans)

2.3.3. Caractérisation de l'activité des chenilles

Dans l'objectif d'évaluer l'éventuelle influence du parasitisme sur le comportement des chenilles, nous avons observé l'activité de chaque chenille à deux reprises sur une période de 24 heures dans l'incubateur. Le comportement des chenilles est classé en cinq catégories : se nourrir (M), se déplacer (D), rester immobile sur la bistorte (B), rester immobile en dehors de la bistorte (A), et être métamorphosée en chrysalide (C). Chaque heure, l'état comportemental de chaque individu a été noté. Pendant toute la durée de l'expérience, la température et la luminosité de l'incubateur ont été ajustées pour reproduire au mieux les conditions naturelles de l'habitat des chenilles. Les données recueillies ont permis de comparer l'activité des chenilles parasitées et non parasitées, répondant ainsi au troisième objectif de cette étude.

2.4. Analyses statistiques

2.4.1. Préparation des données environnementales (indices d'Ellenberg)

Dans le cadre de ce travail de recherche, l'objectif principal est d'analyser l'influence de l'habitat sur la relation hôte-parasitoïde entre *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomiae*. Les relevés de végétation effectués à l'échelle des patchs et des microhabitats occupés par des chenilles jouent un rôle central dans cette approche, car ils permettent d'estimer indirectement la qualité de l'habitat à travers la composition floristique.

Pour cela, les données floristiques ont été exploitées à l'aide des indices d'Ellenberg, qui associent la présence et l'abondance des espèces végétales à certaines conditions environnementales. Ces indices reposent sur l'idée que les communautés végétales, par leur composition et leur structure, sont le reflet des propriétés physicochimiques du milieu dans lequel elles se développent. Chaque espèce est ainsi associée à une valeur indicatrice pour différents facteurs abiotiques, reflétant ses préférences écologiques. En agrégeant ces valeurs pour l'ensemble des espèces présentent dans un quadrat, il devient possible d'estimer les gradients environnementaux locaux de manière indirecte mais robuste.

Dans ce travail, nous avons utilisé le système révisé par Dengler et al. (2023), qui propose une échelle continue de 0 à 10 pour cinq des principales dimensions de la niche écologique des plantes : la lumière (L), la température (T), la réaction du sol (pH) (R), la teneur en nutriments (azote) (N) et l'humidité édaphique (M). Ce système, harmonisé à l'échelle européenne, repose sur la standardisation de 31 ensembles de valeurs indicatrices issues de différents pays. Une espèce préférant les milieux ombragés se verra attribuer une faible valeur pour l'indice de lumière, tandis qu'une espèce de milieu ouvert aura une valeur élevée (Tichý et al., 2023).

Ainsi, pour chaque quadrat, les indices d'Ellenberg ont été calculés selon une moyenne pondérée, prenant en compte à la fois la valeur indicatrice de chaque espèce et son poids dans la communauté végétale. La formule utilisée est la suivante :

$$X = \frac{\sum_{i=1}^n w_i x_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

Où X est la valeur d'Ellenberg du quadrat, X_i la valeur d'Ellenberg de l'espèce végétale i , w_i son poids (défini comme le rapport entre son abondance et la largeur de sa niche écologique), et n le nombre d'espèces présentes. Ce calcul accorde une plus grande influence aux espèces abondantes et spécialisées (niche écologique restreinte), considérées comme de meilleurs indicateurs des conditions locales (Tichý et al., 2023). Les valeurs obtenues pour chaque quadrat permettent ainsi de caractériser les conditions abiotiques locales associées à la présence de chenilles. Elles servent également à évaluer si ces conditions diffèrent selon que les individus soient parasités ou non.

2.4.2. Analyses de l'habitat des chenilles

Les tableaux utilisés pour les analyses des objectifs 1 et 2 regroupent exclusivement les données issues des chenilles trouvées sur le site d'étude de Pisserotte. Nous n'avons pas pu créer de tableaux similaires pour Bihain et Grande Fange, faute d'avoir trouvé suffisamment de chenilles sur ces deux autres sites pour réaliser des analyses statistiques robustes. En effet, seulement deux chenilles de *Boloria eunomia* ont été trouvées sur Bihain, et trois sur Grande Fange. Par conséquent, nous n'avons pas pu répondre à la question c de l'objectif 1, qui nécessite une comparaison entre les sites. Le fait de trouver plus de larves sur Pisserotte s'explique par sa taille plus grande et par le fait qu'il abrite l'une des plus importantes populations de *B. eunomia* sur le plateau des Tailles.

a) Au sein d'un patch, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre l'endroit où une chenille est trouvée et le reste du patch ?

Pour répondre à cette question, un premier tableau, intitulé « Habitat chenilles_Pisserotte » a été créé. Il contient une ligne par individu trouvé sur le site d'étude de Pisserotte, et pour chaque chenille, il compile à la fois les conditions environnementales relevées à son emplacement exact, ainsi que celles du patch plus large auquel cet emplacement appartient.

Une fois ce jeu de données importé dans RStudio, un test t pairé a été réalisé afin d'évaluer si la différence moyenne entre des paires de mesures issues de deux groupes dépendants – en l'occurrence, les valeurs relevées dans le quadrat où une chenille a été trouvée et celles du quadrat du patch auquel elle appartient – est significativement différente de zéro. Les variables réponses analysées sont : le nombre de touradons, les cinq indices d'Ellenberg (température, luminosité, humidité, azote et pH), ainsi que le recouvrement en bistorte.

Afin de choisir le test approprié, la normalité des différences entre les paires de mesures a d'abord été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk, complété par une évaluation visuelle via un graphique de densité et QQ-plot. Selon le test de Shapiro-Wilk, seuls les indices d'Ellenberg pour l'azote et le pH respectaient l'hypothèse de normalité. Toutefois, l'examen des QQ-plots pour chaque variable réponse a montré que la normalité des différences était suffisamment respectée pour permettre l'utilisation d'un test t pairé. Ce test est en effet relativement robuste face à de légères violations de l'hypothèse de normalité.

b) Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits où des chenilles sont trouvées et le reste du site ?

Un deuxième tableau, intitulé « Habitat chenilles et autre_Pisserotte », a été élaboré pour répondre à cette question. Contrairement au précédent, chaque ligne correspond soit à une chenille, soit un patch du site d'étude de Pisserotte. Pour chaque cas, le tableau renseigne les conditions environnementales associées, à savoir : le nombre de touradons, les cinq indices d'Ellenberg (température, luminosité, humidité, azote et pH), ainsi que le recouvrement en bistorte du quadrat concerné.

Afin de comparer les moyennes des variables environnementales entre les quadrats des chenilles et l'ensemble des quadrats des patches du site Pisserotte, un test t pour échantillons indépendants a été effectué à partir des données du tableau. Ce test permet d'évaluer si les moyennes de deux groupes de données distincts diffèrent de manière statistiquement significative.

Avant de procéder à l'analyse, il a été nécessaire de vérifier la normalité des résidus. Cela a été effectué à l'aide du test de Shapiro-Wilk, complété par l'examen des QQ-plots et des graphiques de densité. L'hypothèse de normalité a ainsi été confirmée pour toutes les conditions environnementales testées. L'homogénéité des variances entre les deux groupes a été évaluée à l'aide du test de Bartlett (applicable uniquement lorsque la normalité est

respectée) ainsi que du test de Levene pour chacune des variables environnementales. En complément, une approche visuelle a été utilisée, consistant en l'examen du graphique des résidus et des boxplots (un pour chaque groupe) de chaque variable. Pour toutes les conditions environnementales, à l'exception de l'indice d'Ellenberg relatif à la luminosité et à la teneur en azote, l'hypothèse d'homogénéité des variances n'était pas respectée. En conséquence, pour les variables ne respectant pas cette hypothèse, j'ai utilisé un test t de Welch. Ce test, variante du test t indépendant classique, ne suppose pas l'égalité des variances et est plus robuste lorsque cette condition est violée.

2.4.3. Analyses des facteurs environnementaux et spatiaux associés au parasitisme

Alors que l'objectif 1 portait sur l'habitat des chenilles indépendamment de leur statut parasitaire, l'objectif 2 s'intéresse spécifiquement aux différences de conditions environnementales entre chenilles saines et parasitées. Le statut parasitaire devient donc un critère central de l'analyse. Pour garantir la fiabilité des comparaisons, les chenilles mortes sans trace de parasitoïdes ont été exclues. En effet, la cause de leur mort étant inconnue, il est impossible de déterminer (sans analyses plus poussées) si elles étaient réellement parasitées (avec un échec d'émergence) ou non. Les inclure dans l'un ou l'autre groupe sans certitude aurait risqué de biaiser les résultats.

a) Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits occupés par des chenilles saines et ceux occupés par des chenilles parasitées ?

Dans le tableau « Habitat chenilles_Pisserotte », une colonne indiquant le statut parasité ou non de chaque chenille a été ajoutée aux données environnementales. Afin de déterminer si les moyennes des variables environnementales (variables réponses) diffèrent significativement entre les quadrats des chenilles saines et parasitées (variable explicative), un test t indépendant a été effectué. Avant de procéder au test, une vérification des conditions d'applications a été réalisée. Tout d'abord, l'hypothèse de normalité des résidus a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk, ainsi que des QQ-plots et des graphiques de densité.

Ensuite, pour tester l'homogénéité des variances entre les deux groupes, les tests de Bartlett et de Levene ont été réalisés, accompagnés d'un examen visuel du graphique des résidus et des boxplots pour chaque variable. Les résultats du test statistique et de l'approche visuelle ont

confirmé que l'hypothèse d'homogénéité des variances était respectée pour toutes les variables, à l'exception du recouvrement en bistorte et de l'indice d'Ellenberg relatif à la température et à l'humidité. Pour les variables ne respectant pas cette hypothèse, un test t de Welch a été utilisé, ce test étant plus approprié lorsque les variances sont inégales.

b) La proximité avec d'autres chenilles diffère-t-elle significativement entre les chenilles parasitées et les chenilles saines ?

Pour répondre à cette question, deux colonnes supplémentaires ont été ajoutées au tableau « Habitat chenilles_Pisserotte ». Elles indiquent respectivement, pour chaque chenille saine ou parasitée trouvée à Piserotte, la distance au plus proche voisin et la distance au plus proche voisin parasité, calculé à l'aide du logiciel QGIS.

Dans le but d'étudier l'influence de la proximité entre les chenilles sur leur probabilité d'être parasitées, la distance moyenne d'une chenille saine à son plus proche voisin a été comparée avec celle d'une chenille parasitée à son plus proche voisin. Le test de Shapiro-Wilk a montré une p-valeur significative, indiquant que les données ne suivent pas une distribution normale. L'examen visuel du QQ-plot et du graphique de densité confirme également le non-respect de l'hypothèse de normalité. De plus, les boxplots des deux groupes, ainsi que l'analyse des résidus, ont révélé que l'hypothèse d'homogénéité des variances n'était pas respectée. Plusieurs tentatives de transformations des données n'ont pas non plus permis d'améliorer le respect de ces hypothèses. Face à la violation des conditions d'application du test t pour échantillons indépendants, un test de Wilcoxon a été utilisé à la place. Ce test non paramétrique est adapté, car il ne nécessite ni normalité des données ni égalité des variances.

Pour répondre de manière plus précise à la question, nous avons souhaité tester si les chenilles parasitées sont, en moyenne, plus proches d'une autre chenille parasitée que ne le sont les chenilles saines. Afin de répondre à cette question, un test t pour échantillons indépendants a été réalisé, comparant la distance moyenne séparant une chenille saine de son plus proche voisin parasité à celle d'une chenille parasitée de son plus proche voisin également parasité.

Le test de Shapiro-Wilk, ainsi que l'examen visuel du QQ-plot, n'ont pas permis de valider l'hypothèse de normalité des résidus dans un premier temps. Cependant, une transformation logarithmique des distances au plus proche voisin parasité a permis d'améliorer cette normalité. Après transformation logarithmique, la valeur du test de Shapiro-Wilk s'est rapprochée du seuil de 5%, et les observations issues du QQ-plot ainsi que du graphique de densité ont indiqué une distribution suffisamment proche de la normale pour justifier l'utilisation d'un test t.

Par ailleurs, sur les données transformées, les p-valeurs non significatives obtenues aux tests de Bartlett et de Levene ont confirmé l'hypothèse d'égalité des variances entre les deux groupes.

2.4.4. Analyses du comportement des chenilles en fonction du parasitisme

Pour l'ensemble des analyses liées à l'objectif 3, contrairement aux objectifs 1 et 2, toutes les chenilles trouvées sur les trois sites d'études (Pisserotte, Grande Fange et Bihain) ont été prises en compte. Toutefois, les chenilles mortes sans trace de parasitoïde ont été exclues, leur statut parasitaire étant inconnu. Cette exclusion vise à garantir la fiabilité des comparaisons, dans la mesure où l'état parasitaire constitue une variable essentielle pour cet objectif.

a) Le parasitisme influence-t-il la probabilité qu'une chenille soit active, en déplacement ou en train de se nourrir ?

Pour illustrer l'activité des chenilles saines et parasitées sur une période de 24 heures, un troisième tableau intitulé « Activité » a été créé. Pour chaque heure de la journée, il contient le pourcentage de chenilles saines actives (manger et se déplacer) et inactives (être immobile sur bistorte ou ailleurs) et le pourcentage de chenilles parasitées actives et inactives. Pour calculer le pourcentage de chenilles saines actives à une heure précise, on calcule la somme du nombre de chenilles saines en train de manger ou de se déplacer à cette heure-là et on divise par le nombre de chenilles saines. Ensuite, on multiplie par 100, car c'est en pourcentage. Pour les chenilles saines inactives, on procède exactement de la même manière, mais cette fois, il faut faire la somme du nombre de chenilles immobiles sur bistorte ou ailleurs dans la boîte de Pétri. Les chenilles en chrysalide sont obligatoirement passives. De ce fait, on ne les prend pas en compte car cela induirait un biais. Pour obtenir les pourcentages des chenilles parasitées actives et inactives, les calculs sont les mêmes à la différence près que seules les chenilles parasitées sont prises en compte.

Par ailleurs, afin de répondre à la question à l'aide d'une approche statistique, les données ont été organisées dans une table de contingence. Nous voulons tester la dépendance entre les deux critères de classification suivants : le parasitisme (chenille parasitée ou saine) et l'activité (chenille active ou inactive). Dans la table de contingence, il a donc été nécessaire de comptabiliser, pour chaque heure des deux jours d'expérience, le nombre de chenilles réparties selon quatre catégories, résultant de la combinaison des niveaux des deux critères. Le nombre

de chenilles attendu dans chacune de ces catégories, dans l'hypothèse où le parasitisme et l'activité sont indépendants, a également été calculé. De plus, deux autres tables de contingence ont été créées selon le même principe que la première table. Cette fois, le but est de tester l'éventuelle dépendance entre le parasitisme et le fait de se déplacer ou non, ainsi que le fait de se nourrir ou non.

A partir des données issues des tables de contingences, trois tests du χ^2 d'indépendance ont été réalisés afin d'évaluer les liens entre l'état parasitaire des chenilles (parasitées ou saines) et trois comportements distincts : l'activité générale (active ou inactive), le déplacement (en déplacement ou non) et l'alimentation (en phase d'alimentation ou non). Le test du χ^2 permet de vérifier si la répartition des comportements varie selon l'état parasitaire, sous l'hypothèse nulle d'indépendance. Cette hypothèse suppose que le fait qu'une chenille soit parasitée n'exerce aucune influence sur son comportement.

Dans le cas du comportement alimentaire, une correction de continuité de Yates a été appliquée au test du χ^2 , en raison de la présence d'un effectif faible ($n=5$) dans l'une des cellules de la table de contingence, combinée à la structure en 2×2 (deux facteurs à deux niveaux). Cette correction rend le test plus conservateur, en réduisant légèrement la valeur du χ^2 et en augmentant la p-valeur, ce qui limite le risque de conclure à tort à une association significative (erreur de type I).

En complément, trois tests exacts de Fisher ont été menés sur les mêmes données. Contrairement au test du χ^2 , qui repose sur une approximation, le test de Fisher calcule une probabilité exacte. Cela le rend particulièrement adapté aux situations où les échantillons sont petits ou lorsque la distribution des données dans la table est déséquilibrée. Il garantit ainsi des résultats fiables même lorsque les conditions d'application du test du χ^2 ne sont pas entièrement remplies. Sa précision en fait également un outil pertinent dans le cas de tests simples avec un seul degré de liberté, comme dans cette étude. Le test exact de Fisher offre une validation complémentaire utile lorsque les conditions d'application du test du χ^2 sont partiellement remplies ou discutables.

b) Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles saines augmente-t-il significativement à mesure de la diminution du nombre de jours précédant la chrysalide ?

Les analyses statistiques menées pour répondre à cette question reposent sur un nouveau jeu de données, intitulé « Ensemble_chenilles_saines ». Ce quatrième tableau renseigne, pour chaque chenille saine, le pourcentage d'activité quotidienne lors des deux journées d'observation comportementale, ainsi que le nombre de jours séparant chaque jour d'observation de sa date de métamorphose en chrysalide. Le pourcentage d'activité est calculé en divisant, pour chaque jour, le nombre d'heures durant lesquelles la chenille est active (c'est-à-dire en déplacement ou en phase d'alimentation) par 24, puis en multipliant ce rapport par 100. Ce calcul a été effectué séparément pour chaque individu et pour chacun des deux jours d'observation.

Afin de modéliser l'évolution du pourcentage d'activité quotidienne des chenilles saines en fonction du nombre de jours précédant la métamorphose en chrysalide, un modèle linéaire a été testé. Les conditions d'application de ce modèle ont été vérifiées. La normalité des résidus a été confirmée par le QQ-plot et par la courbe de densité. Cependant, l'analyse du graphique des résidus en fonction des valeurs ajustées n'a pas permis de valider les hypothèses de linéarité et d'homoscédasticité. Les résidus n'étaient pas répartis de manière aléatoire autour de zéro, et leur dispersion était plus importante pour les faibles valeurs prédites.

En réponse aux violations des conditions du modèle initial, un modèle polynomial de degré 2 a été ajusté sur les données transformées en logarithme. La transformation logarithmique a permis de stabiliser la variance des résidus, tandis que l'ajout d'un terme quadratique (X^2) a capté une éventuelle relation courbe entre les variables. Cette fois-ci, le diagnostic visuel a montré une répartition satisfaisante des résidus, sans hétéroscédasticité marquée. Le test de Breusch-Pagan ($p = 0,73$) a confirmé statistiquement que la condition d'homoscédasticité était respectée. La relation entre le pourcentage d'activité quotidienne et le nombre de jours avant la chrysalide n'étant pas strictement linéaire, l'ajout d'un terme quadratique permet de modéliser cette courbure. Grâce à cette spécification, la condition de linéarité (bonne adéquation du modèle à la forme de la relation) peut être considérée comme globalement respectée.

Enfin, la colinéarité entre les prédicteurs linéaire (X) et quadratique (X^2) a été vérifiée. Comme ces termes sont mathématiquement liés, leur inclusion simultanée dans un modèle peut affecter la stabilité du modèle. Pour y remédier, la variable explicative a été centrée en soustrayant sa moyenne, ce qui a fortement réduit la corrélation entre X et X^2 . Les facteurs d'inflation de variance (VIF), initialement critiques ($\approx 11,34$), sont passés à 1,47 après centrage, confirmant une multicolinéarité négligeable et une bonne interprétabilité des coefficients. Le modèle polynomial centré, avec transformation logarithmique de la variable réponse, a donc été retenu pour la représentation graphique et l'interprétation.

c) Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles parasitées diminue-t-il significativement à mesure que le nombre de jours qui précède l'émergence des cocons de parasitoïdes diminue ?

Un cinquième tableau, intitulé « Ensemble_chenilles_parasitées », reprend des données similaires à celles du tableau précédent, mais pour les chenilles parasitées. Ce tableau a été utilisé pour répondre à la question posée. Il indique, pour chacune de ces larves, le pourcentage d'activité quotidienne enregistré lors des deux journées d'observation, ainsi que le nombre de jours écoulé entre cette expérience et l'émergence des cocons du parasitoïde. Le calcul du pourcentage d'activité quotidienne a été réalisé selon la même méthode que pour la question précédente.

L'évolution du pourcentage d'activité quotidienne des chenilles parasitées en fonction du nombre de jours précédant l'émergence des cocons de parasitoïdes a été analysée à l'aide d'un modèle linéaire. Comme précédemment, les conditions d'application du modèle ont été vérifiées en amont de l'analyse. Le QQ-plot et test de Shapiro-Wilk ont confirmé la normalité des résidus. Le nuage de résidus en fonction des valeurs ajustées ne montrait pas de motif clair d'hétéroscédasticité. En revanche, le graphique des résidus en fonction de la variable explicative (nombre de jours avant l'émergence) présentait un léger profil en U inversé, suggérant une possible non-linéarité. Pour évaluer cette hypothèse de non-linéarité, plusieurs modèles alternatifs ont été testés. Un modèle quadratique, ainsi que deux modèles intégrant une transformation logarithmique et racine carré de la variable explicative ont été ajustés. Toutefois, aucun n'a permis d'améliorer significativement l'ajustement par rapport au modèle linéaire. Les tests du rapport de vraisemblance ont donné des p-valeurs non significatives et les AIC obtenus étaient tous supérieurs à celui du modèle linéaire initial.

Ces résultats suggèrent que le modèle linéaire demeure le plus parcimonieux et le mieux adapté aux données. L'ensemble des conditions d'applications du modèle linéaire pouvant donc être considéré comme respecté, la régression linéaire a pu être réalisée sur les données contenues dans le sixième tableau.

d) Existe-t-il une différence significative entre la date moyenne de métamorphose en chrysalide des chenilles saines et la date moyenne de l'émergence des cocons de parasitoïdes chez les chenilles parasitées ?

Une colonne indiquant la date de métamorphose en chrysalide (pour les chenilles saines) ou d'émergence des cocons du parasitoïde (pour les chenilles parasitées) a été ajoutée au tableau « Habitat chenilles_Pisserotte », qui contenait déjà une colonne « Groupe » désignant les individus sains ou parasités. A partir de ces données, un test t pour échantillons indépendants a été réalisé afin d'évaluer l'existence d'une différence significative entre la date moyenne de transformation en chrysalide et celle de l'émergence des cocons de parasitoïdes. Le test t compare les moyennes de deux groupes indépendants sur une variable quantitative continue. En conséquence, les dates ont été converties en valeurs numériques, correspondant au nombre de jours écoulées depuis une date de référence. La date la plus ancienne du jeu de données (16/05/2025) a été choisie comme référence, ce qui est recommandé dans le cadre de phénomènes biologiques chronologiques.

Concernant les conditions d'application, la normalité des résidus a été vérifiée à l'aide, du QQ-plot, de la courbe de densité des résidus, ainsi que du test de Shapiro-Wilk. L'homogénéité des variances a été confirmée par les tests de Bartlett et de Levene, mais aussi visuellement par la dispersion des résidus autour de la moyenne de leur groupe et par l'inspection des boxplots. Ces conditions étant réunies, la réalisation du test t indépendant était justifiée.

3. Résultats

3.1. Habitat des chenilles

Sur le site de Pisserotte, 16 chenilles ont été retrouvées au total. Celles-ci ont été observées soit sur des feuilles de bistorte, soit à l'intérieur ou à la base de touradons.

QUESTION A : Au sein d'un patch, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre l'endroit où une chenille est trouvée et le reste du patch ?

Tableau 3 : Résultats des tests t pairés sur le site de Pisserotte comparant les valeurs des variables environnementales mesurées dans les quadrats des chenilles à celles mesurées dans les quadrats de leurs patches correspondants

Variable testée	Moyenne des différences (chenille - patch correspondant)	t	df	p-valeur	Conclusion différence
Recouvrement bistorte	4	4,3175	15	0,00061	Significative
Ellenberg humidité	0,06	3,5077	15	0,0032	Significative
Ellenberg température	-0,05	-1,7845	15	0,095	Non significative
Ellenberg luminosité	0,06	1,0752	15	0,30	Non significative
Nombre de touradons	-0,13	-0,5649	15	0,58	Non significative
Ellenberg azote	0,01	0,1503	15	0,88	Non significative
Ellenberg pH	-0,0083	-0,1058	15	0,92	Non significative

Afin d'évaluer s'il existe des différences significatives entre les conditions environnementales des quadrats occupés par les chenilles et celles de leurs patches correspondants, des tests t pairés ont été réalisés pour plusieurs variables écologiques (Tableau 3). Parmi les variables analysées, le recouvrement en bistorte présente une différence statistiquement significative, indiquant une présence plus élevée de bistorte dans les quadrats des chenilles comparées aux quadrats des patches correspondants. A la Figure 18, cette tendance est visuellement illustrée par les boxplots et les lignes de liaison, qui montrent une augmentation systématique du recouvrement en bistorte dans les zones où les chenilles ont été observées.

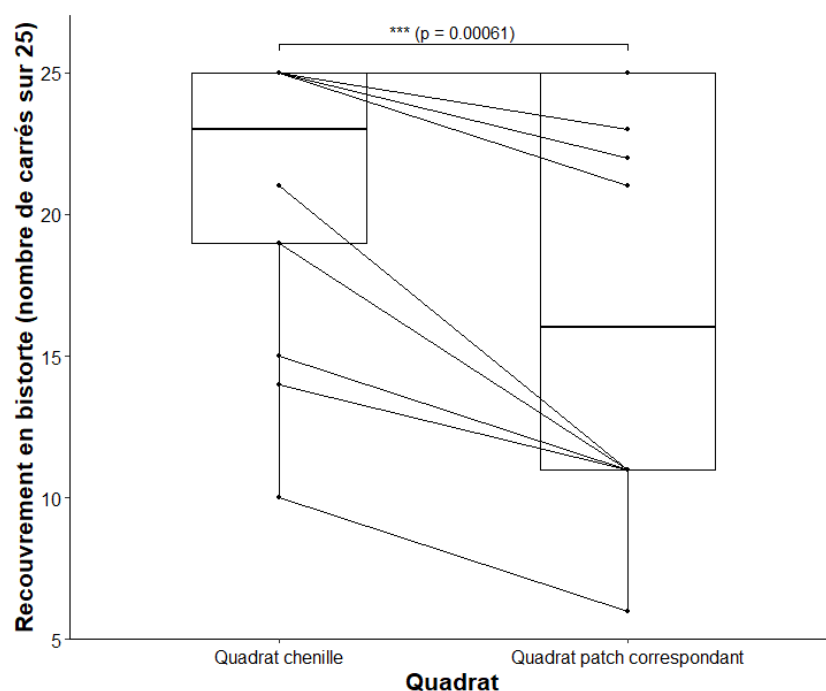


Figure 18 : Comparaison du recouvrement en bistorte (sur 25 carrés) entre les quadrats des chenilles et leurs patches correspondants sur le site de Pisserotte. Les lignes relient chaque paire de données du test t pairé. La barre au-dessus du graphe indique une différence hautement significative (*** ; $p = 0,00061$), avec un recouvrement plus élevé dans les quadrats des chenilles.

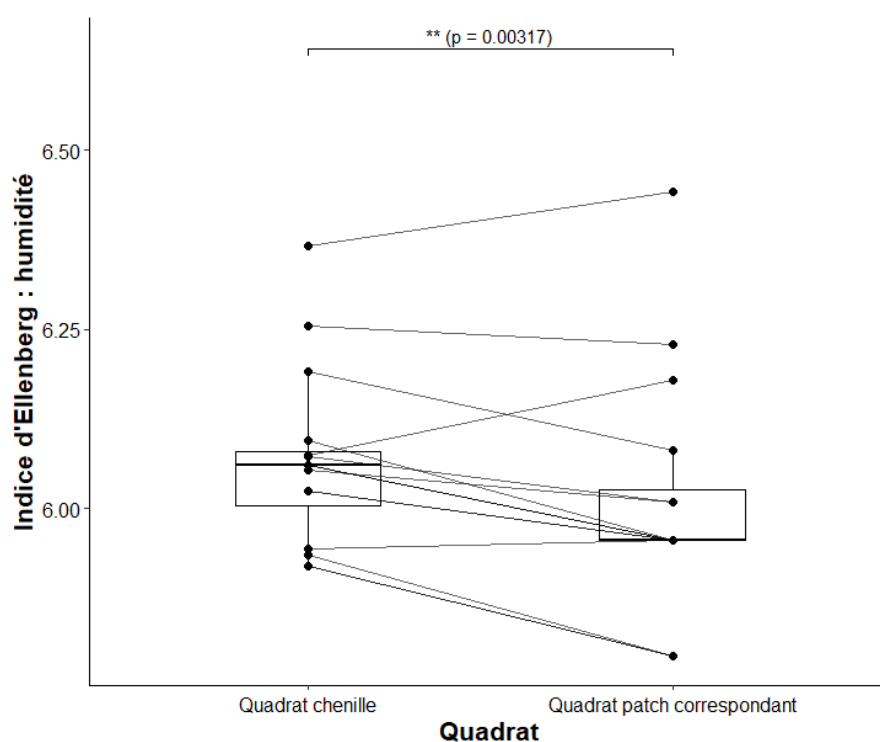


Figure 19 : Comparaison, sur le site de Pisserotte, de l'indice d'humidité d'Ellenberg des quadrats des chenilles avec celui de leurs patches correspondants sur le site de Pisserotte. Les paires de données du test t pairé sont reliées par des lignes. La barre au-dessus indique une différence significative ($p = 0,0032$; **), avec une humidité légèrement plus élevée dans les quadrats des chenilles.

Une différence significative est également observée pour l'indice d'Ellenberg relatif à l'humidité ($p = 0,0032$), suggérant que les chenilles occupent des zones légèrement plus humides au sein de leurs patchs. A la Figure 19, cette tendance est illustrée par les boxplots et les lignes de liaison, qui montrent, dans la majorité des cas, une valeur d'humidité plus élevée dans les quadrats des chenilles par rapport aux quadrats de leurs patchs correspondants. En revanche, les autres variables (température, luminosité, pH, azote, nombre de touradons) ne présentent pas de différence significative entre les deux types de quadrats ($p > 0,05$).

QUESTION B : Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits où des chenilles sont trouvées et le reste du site ?

Tableau 4 : Résultats des tests t pour échantillons indépendants comparant les variables environnementales entre les quadrats des chenilles et l'ensemble des quadrats de patchs du site de Pisserotte

Variable testée	Moyenne quadrats chenilles	Moyenne quadrats patchs Pisserotte	t	df	p-valeur	Conclusion
Recouvrement bistorte	21,13	16,91	2,9142	30,639	0,0066	Significatif
Ellenberg humidité	6,07	6,13	-1,7378	33,951	0,091	Non significatif
Ellenberg luminosité	7,15	7,26	-1,3142	117	0,19	Non significatif
Ellenberg azote	3,86	3,95	-0,6628	117	0,51	Non significatif
Ellenberg température	3,73	3,74	-0,6339	42,051	0,53	Non significatif
Nombre de touradons	3,88	3,99	-0,5263	32,024	0,60	Non significatif
Ellenberg pH	4,46	4,45	0,2322	40,001	0,82	Non significatif

Afin d'évaluer si les conditions environnementales diffèrent significativement entre les endroits où des chenilles ont été trouvées et l'ensemble des patchs du site de Pisserotte, des tests t pour échantillons indépendants ont été réalisés (Tableau 4). Parmi les variables analysées, seul le recouvrement en bistorte présente une différence significative entre les quadrats des chenilles et l'ensemble des quadrats des patchs ($p = 0,0066$). La couverture en bistorte est en moyenne plus élevée dans les quadrats occupés par les chenilles (21,13) que dans l'ensemble des patchs du site de Pisserotte (16,91), ce qui est également illustré par la Figure 20. Les autres caractéristiques mesurées ne semblent pas influencer significativement la présence des chenilles à l'échelle du site.

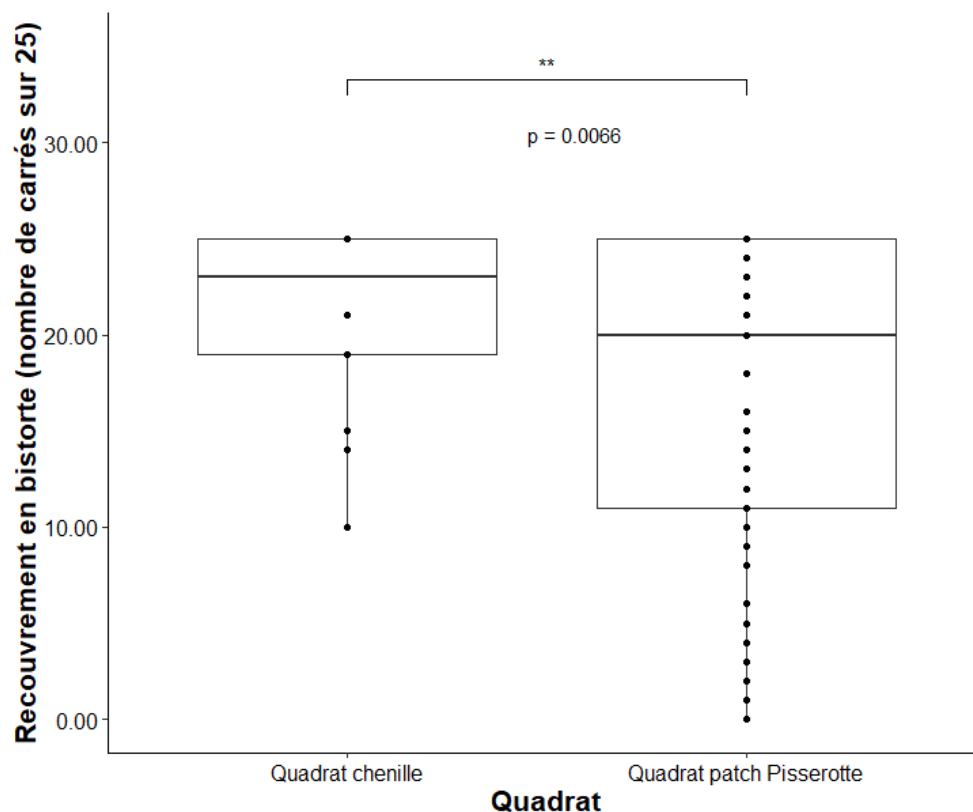


Figure 20 : Comparaison du recouvrement en bistorte (nombre de carrés sur 25) entre les quadrats des chenilles et l'ensemble des quadrats des patches du site de Pisserotte. La barre horizontale au-dessus du graphique indique une différence statistiquement significative ($p = 0,0066$), représentée par deux astérisques (**), signalant un seuil de significativité inférieur à 1% (test t de Welch).

Il est intéressant de noter que la seconde p-valeur la plus faible concerne l'indice d'humidité d'Ellenberg. Bien que le test t de Welch ne soit pas significatif ($p = 0,091$), le résultat s'en approche et peut suggérer une tendance potentiellement informative. Fait notable, cette tendance est inverse à celle observée dans l'analyse de la question précédente. Cette fois-ci, la moyenne de l'indice d'humidité d'Ellenberg est plus élevée dans les patches de Pisserotte que dans les quadrats des chenilles. La Figure 21 illustre cette comparaison.

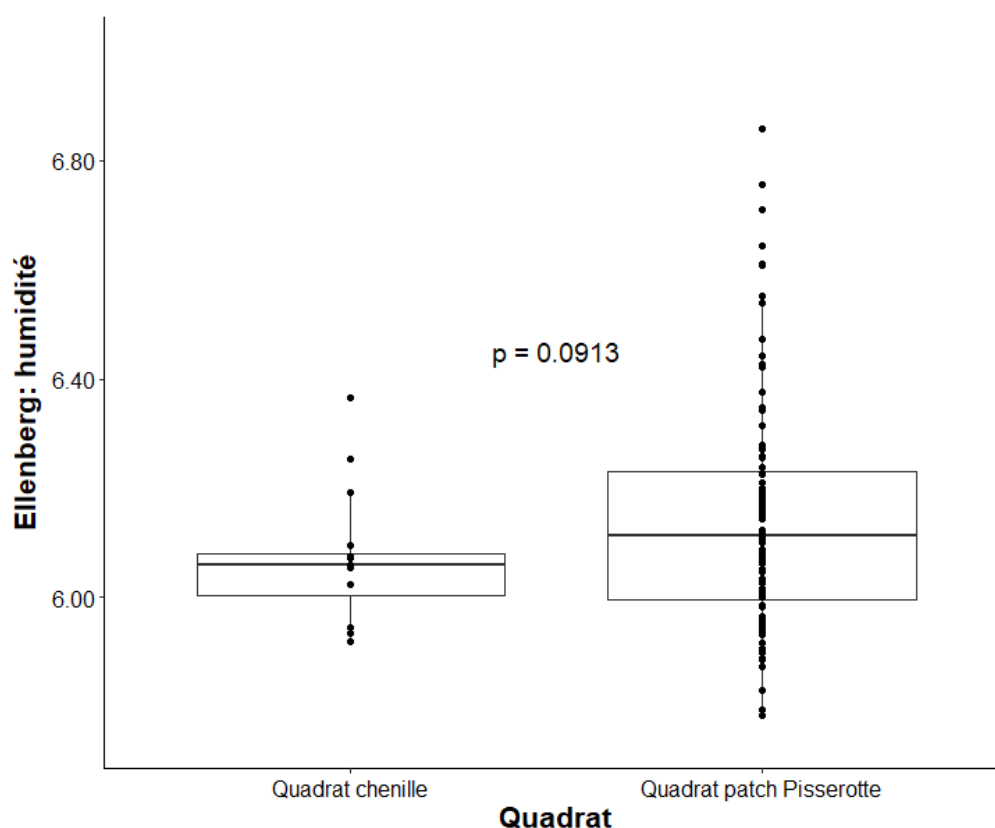


Figure 21 : Comparaison, sur le site de Pisserotte, de l'indice d'humidité d'Ellenberg des quadrats des chenilles avec celui de l'ensemble des quadrats de patches du site de Pisserotte. Aucune différence significative n'est observée (test t de Welch, $p = 0,0913$), bien qu'une légère tendance à une humidité plus élevée dans les quadrats de patches soit perceptible.

3.2. Facteurs associés au parasitisme

Parmi les 16 chenilles trouvées sur le site de Pisserotte, 6 étaient saines, 6 étaient parasitées et 4 sont mortes sans trace apparente de parasitoïdes. En excluant ces dernières, le taux de parasitisme observé sur Pisserotte s'élève ainsi à 50%. Fait notable : 4 des 6 chenilles parasitées ont été retrouvées dans un seul et même patch.

QUESTION A : Au sein d'un site, les conditions environnementales diffèrent-elles significativement entre les endroits occupés par des chenilles saines et ceux occupés par des chenilles parasitées ?

Pour examiner si certaines caractéristiques environnementales sont associées à la probabilité de parasitisme chez les chenilles, des tests t pour échantillons indépendants ont été réalisés entre les quadrats contenant des chenilles parasitées et ceux contenant des chenilles non parasitées sur le site de Pisserotte (Tableau 5). Parmi l'ensemble des variables testées, seule l'indice d'Ellenberg pour la luminosité présente une différence significative ($p = 0,0483$). En

moyenne, les quadrats contenant des chenilles saines présentent une luminosité plus élevée (moyenne = 7,43) que ceux contenant des chenilles parasitées (moyenne = 7,03) (Figure 22).

Tableau 5 : Résultats des tests t pour échantillons indépendants comparant les variables environnementales entre les quadrats des chenilles parasitées et ceux des chenilles non parasitées (saines) sur le site de Pisserotte

Variable testée	Moyenne quadrats chenilles parasitées	Moyenne quadrats chenilles saines	t	df	p-valeur	Conclusion
Ellenberg luminosité	7,03	7,43	-2,2488	10	0,048	Significatif
Nombre de touradons	4	3,5	1,4639	10	0,17	Non significatif
Ellenberg azote	3,74	4,13	-1,2889	10	0,23	Non significatif
Ellenberg humidité	6,04	6,10	-0,8886	6,19	0,41	Non significatif
Recouvrement bistorte	20,5	22,5	-0,6606	8,83	0,53	Non significatif
Ellenberg température	3,73	3,72	0,2988	9,94	0,77	Non significatif
Ellenberg pH	4,46	4,45	0,1268	10	0,90	Non significatif

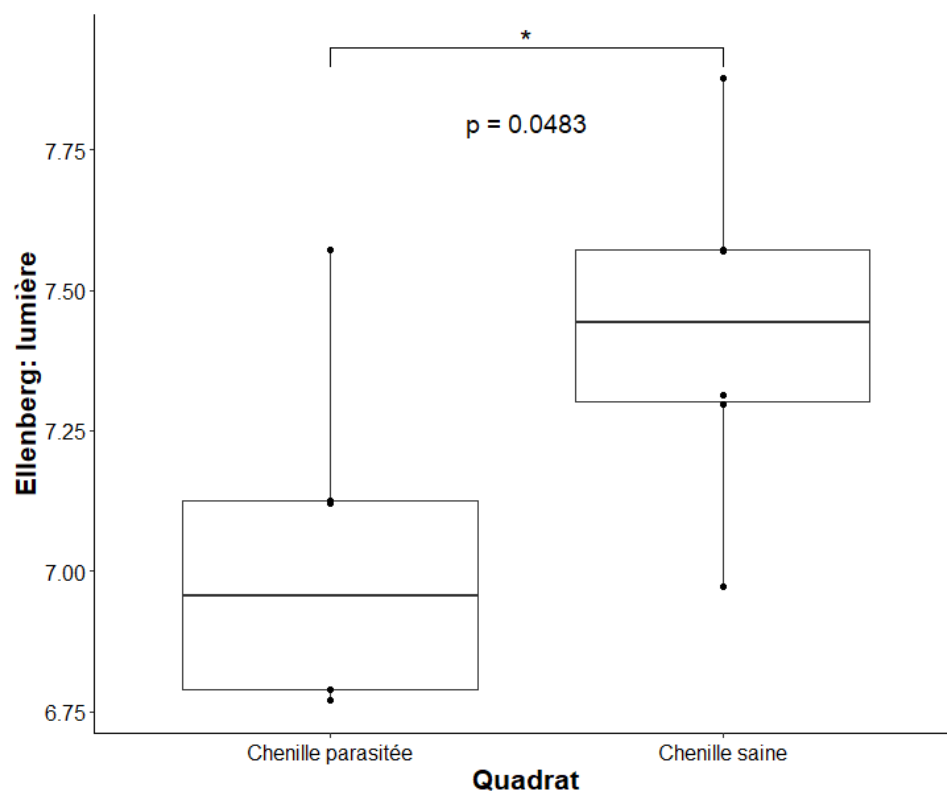


Figure 22 : Comparaison de l'indice d'Ellenberg pour la luminosité entre les quadrats de chenilles parasitées et ceux de chenilles saines sur le site de Pisserotte. La différence est significative ($p = 0,0483$; test t pour échantillons indépendants), comme indiqué par la barre et l'astérisque au-dessus du graphique.

QUESTION B : La proximité avec d'autres chenilles diffère-t-elle significativement entre les chenilles parasitées et les chenilles saines ?

Tableau 6 : Résultats du test de Wilcoxon comparant la distance à la chenille la plus proche pour les chenilles parasitées avec celle des chenilles saines sur le site de Pisserotte. Les moyennes et les médianes sont présentées à titre descriptif. Elles ne constituent pas directement les résultats du test, qui repose sur les rangs et la distribution des valeurs.

Variable testée	Moyenne chenilles parasitées	Médiane chenilles parasitées	Moyenne chenilles saines	Médiane chenilles saines	w	p-valeur	Conclusion
Distance à la chenille la plus proche	2,24	2,09	11,96	4,51	-0,80	0,29	Non significatif

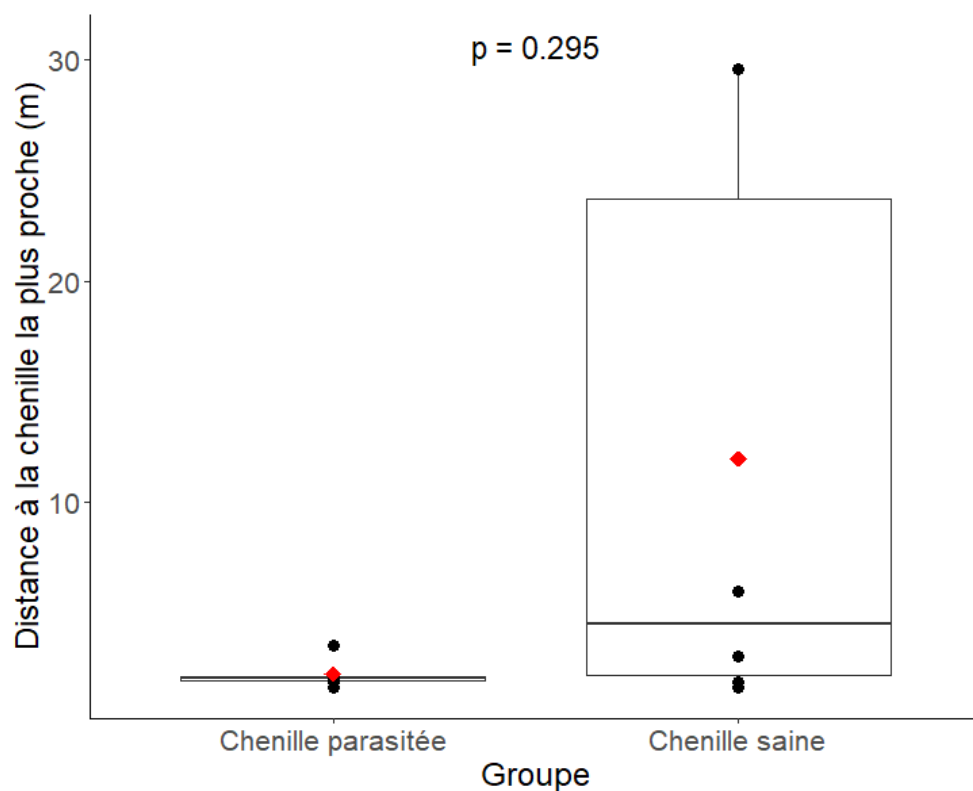


Figure 23 : Comparaison de la distance à la chenille la plus proche (en mètres) entre les chenilles parasitées et les chenilles saines sur le site de Pisserotte. Le test de Wilcoxon, basé sur les rangs et les médianes, n'indique pas de différence significative entre les deux groupes ($p = 0,295$). Les moyennes, ajoutées à des fins descriptives, sont représentées par des losanges rouges.

Dans le but de déterminer si la proximité spatiale entre les chenilles pouvait influencer leur probabilité d'être parasitées, la distance à la chenille la plus proche a été comparée entre les individus parasités et non parasités à l'aide d'un test de Wilcoxon. Comme l'indique le Tableau 6, les chenilles parasitées se trouvent en moyenne à 2,24 mètres de leur voisine la plus proche, contre 11,96 mètres pour les chenilles saines. Les médianes, plus pertinentes dans le cadre de ce test non paramétrique, suggèrent également une tendance similaire, avec une distance centrale plus faible chez les individus parasités (Figure 23). Toutefois, le test de Wilcoxon, qui repose sur les rangs et non sur les moyennes, n'a pas révélé de différence significative entre les deux groupes ($p = 0,295$). De plus, chez les chenilles saines, la forte dispersion des distances, avec des valeurs extrêmes qui tirent la moyenne vers le haut, crée un écart net avec la médiane. A l'inverse, chez les chenilles parasitées, les distances sont plus homogènes, et les deux mesures de tendance centrale sont proches.

Pour approfondir l'analyse de l'influence de la proximité sur le risque de parasitisme, la distance à la chenille parasitée la plus proche a été comparée entre les chenilles parasitées et saines. Cette approche permet de cibler plus spécifiquement l'exposition potentielle au parasitisme, en examinant la distance par rapport à un individu déjà parasité, plutôt qu'à une simple voisine.

Tableau 7 : Résultats du test t pour échantillons indépendants comparant la distance (log-transformée) à la chenille parasitée la plus proche entre les chenilles parasitées et les chenilles saines sur le site de Pisserotte

Variable testée	Moyenne chenilles parasitées	Moyenne chenilles saines	t	df	p-valeur	Conclusion
Log (Distance à la chenille parasitée la plus proche)	1,97	2,29	-0,3433	10	0,74	Non significatif

Aucune différence significative n'a été détectée concernant la distance à la chenille parasitée la plus proche entre les chenilles parasitées et les chenilles saines ($p = 0,74$; test t pour échantillons indépendants ; Tableau 7). Les distributions des distances (après transformation logarithmique) sont assez similaires entre les deux groupes, et aucun écart notable entre leurs moyennes ou leurs médianes n'est observé (Figure 24).

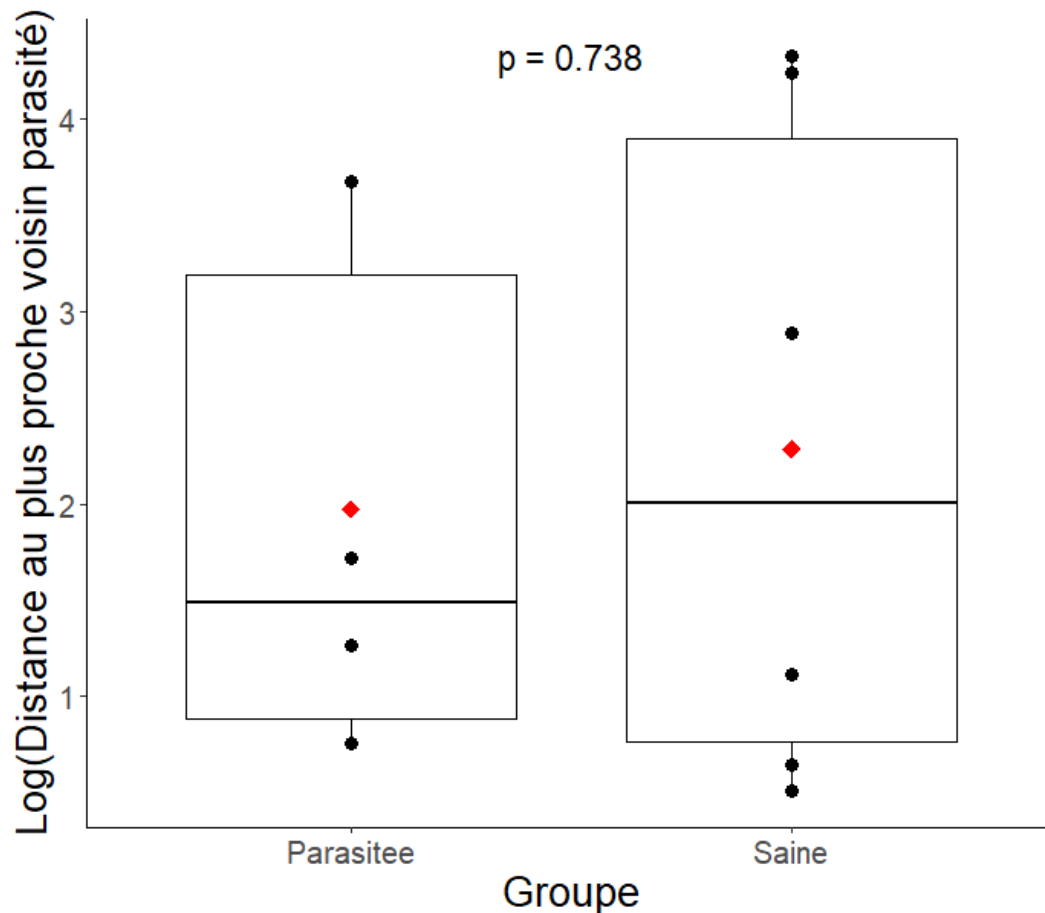


Figure 24 : Comparaison de la distance (log-transformée) à la chenille parasitée la plus proche (en mètres) entre les chenilles parasitées et les chenilles saines sur le site de Pisserotte. Aucune différence significative n'est observée entre les deux groupes ($p = 0,738$; test t pour échantillons indépendants). Les moyennes de chaque groupe sont représentées par des losanges rouges.

3.3. Comportement et développement des chenilles saines et parasitées

Au total, 21 chenilles ont été retrouvées sur le terrain : 16 sur le site de Pisserotte, 3 sur Grande Fange et 2 sur Bihain. Parmi ces 21 individus, 9 étaient sains, 7 parasités et 5 sont morts sans trace apparente de parasitoïde. En excluant ces derniers, le taux de parasitisme sur l'ensemble des trois sites s'élève à 33,33%.

QUESTION A : Le parasitisme influence-t-il la probabilité qu'une chenille soit active, en déplacement ou en train de se nourrir ?

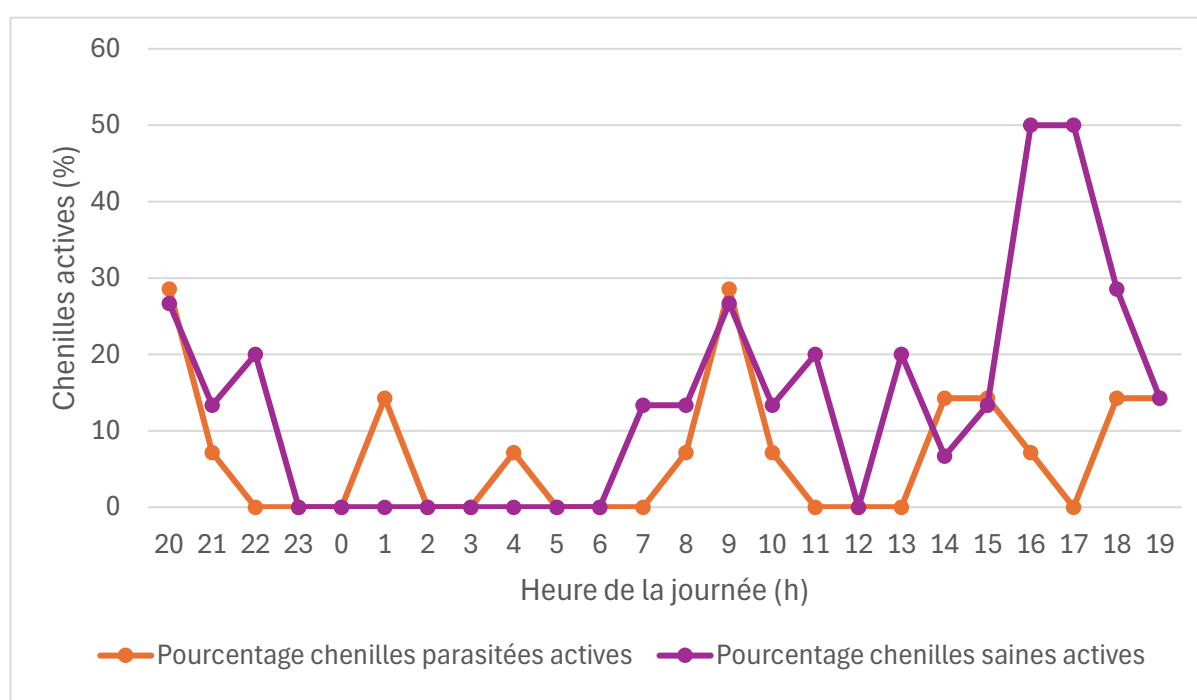


Figure 25 : Variation de l'activité (en pourcentage) des chenilles parasitées et saines en fonction de l'heure de la journée. L'axe des abscisses (X) représente les 24 heures d'une journée d'observation. L'axe des ordonnées (Y) indique le pourcentage de chenilles actives (en déplacement ou en phase d'alimentation) par heure. L'ensemble des chenilles trouvées sur les sites de Pisserotte, Grande Fange et Bihain, (à l'exception des individus morts sans cause apparente) et observées au cours des deux journées d'expérience a été pris en compte. Les pourcentages d'activité des chenilles parasitées sont représentés en orange, ceux des chenilles saines en mauve.

La Figure 25 illustre l'évolution de l'activité des chenilles parasitées et saines au cours d'une journée. Bien qu'aucune analyse statistique ne soit associée à ce graphique, il permet de visualiser une tendance générale : les chenilles saines semblent présenter des pics d'activité plus marqués, notamment en fin d'après-midi, tandis que l'activité des chenilles parasitées reste faible et plus dispersée dans le temps. Ce graphique vise ainsi à donner un aperçu global des rythmes d'activité des chenilles et à contextualiser les analyses présentées par la suite.

Tableau 8 : Résultats des tests du χ^2 d'indépendance et des tests exacts de Fisher portant sur la relation entre l'état parasitaire (chenille parasitée ou saine) et les comportements (activité, déplacement et alimentation) de l'ensemble des chenilles

Comparaison	χ^2	df	Test du χ^2 (p)	Test de Fisher (p)	Conclusion
Statut parasitaire et activité	9,5452	1	0,002	0,003	Significatif
Statut parasitaire et déplacement	6,0285	1	0,014	0,014	Significatif
Statut parasitaire et alimentation	2,5934	1	0,11	0,093	Non significatif

Les résultats des tests d'indépendance entre l'état parasitaire des chenilles (parasitée ou saine) et trois comportements observés (activité, déplacement, alimentation) sont présentés dans le Tableau 8. Afin d'illustrer visuellement ces relations, trois graphiques (Figures 26 à 28) ont été établis à partir des mêmes données que celles utilisées pour réaliser les tests. Le graphique de la Figure 26 montre la répartition du nombre d'observations de chenilles actives et inactives, en fonction de leur état parasitaire. Il met en évidence une proportion d'observations d'individus actifs plus élevée chez les chenilles saines. Cette tendance est confirmée par les tests du χ^2 et de Fisher, qui révèlent une association significative entre le parasitisme et l'activité générale des chenilles ($p = 0,002$).

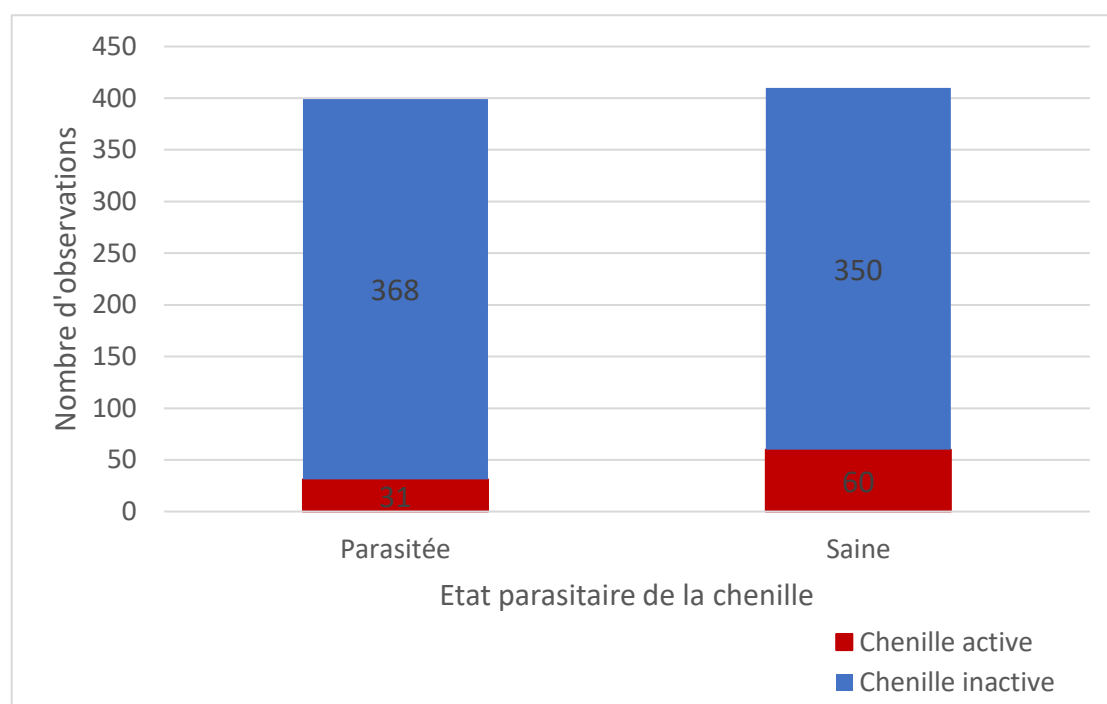


Figure 26 : Répartition des chenilles actives et inactives selon leur état parasitaire. Le graphique présente le nombre d'observations de chenilles actives (en déplacement ou en phase d'alimentation) et inactives (immobiles), chez les individus parasités et sains, durant deux journées complètes d'observation (soit 48 heures au total, avec une observation par heure). Les observations de chenilles actives sont représentées en rouge, celles des chenilles inactives en bleu foncé. Le nombre d'observations pour chaque catégorie est également indiqué directement sur les barres du graphique.

La Figure 27 présente les effectifs de chenilles observées en déplacement ou non. Ici encore, les chenilles saines sont proportionnellement plus nombreuses à se déplacer que les parasitées. Cette observation est appuyée par une relation significative entre état parasitaire et déplacement ($p = 0,014$).

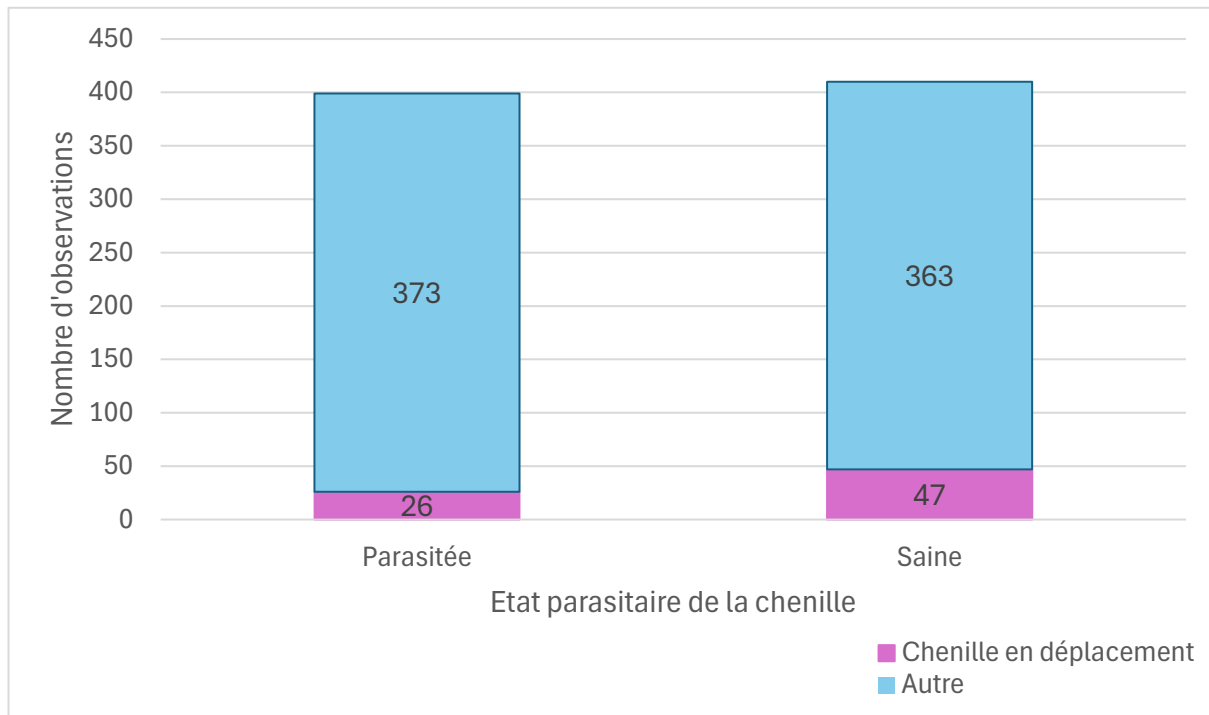


Figure 27 : Répartition des chenilles en déplacement selon leur état parasitaire. Le graphique montre le nombre d'observations où les chenilles étaient en déplacement ou non, en fonction de leur état parasitaire, durant deux journées complètes d'observation (soit 48 heures au total, avec une observation par heure). Les observations de chenilles en déplacement sont représentées en rose, tandis que celles présentant un autre comportement sont indiquées en bleu clair. Le nombre d'observations pour chaque catégorie est également indiqué directement sur les barres du graphique.

Enfin, la figure 28 illustre les observations relatives à la phase d'alimentation. Bien que les chenilles saines soient légèrement plus souvent en phase d'alimentation que les parasitées, les tests statistiques (Tableau 8) n'ont pas mis en évidence de différence significative ($p = 0,093$). Toutefois, cette valeur reste relativement proche du seuil conventionnel de 5%, ce qui pourrait refléter une tendance intéressante des chenilles à explorer davantage. Dans l'ensemble, les résultats du Tableau 8 et des Figures 26 à 28 révèlent que le parasitisme est associé à une diminution de l'activité générale et de la mobilité des chenilles. En revanche, il ne semble pas avoir d'influence marquée sur le comportement alimentaire.

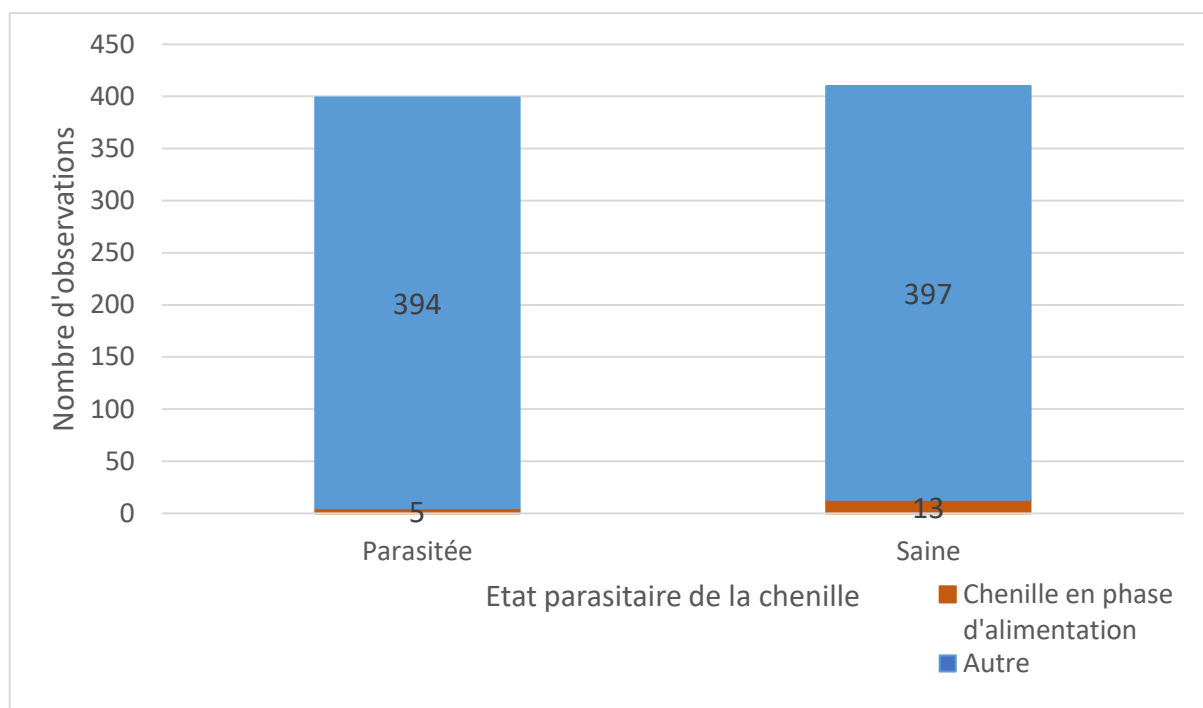


Figure 28 : Répartition des chenilles en phase d'alimentation selon leur état parasitaire. Le graphique présente le nombre d'observations où les chenilles étaient ou non en train de s'alimenter, en fonction de leur état parasitaire, sur l'ensemble des deux journées d'observation (soit 48 heures au total, avec une observation par heure). Les observations de chenilles en phase d'alimentation sont représentées en orange, tandis que celles présentant un autre comportement sont indiquées en bleu. Le nombre d'observations pour chaque catégorie est également affiché directement sur les barres du graphique.

QUESTION B : Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles saines augmente-t-il significativement à mesure de la diminution du nombre de jours précédant la chrysalide ?

Tableau 9 : Estimation des paramètres du modèle polynomial de degré 2 (avec transformation log) décrivant l'évolution du pourcentage d'activité quotidienne des chenilles saines en fonction du nombre de jours avant la métamorphose en chrysalide. Les valeurs indiquent les coefficients estimés, les erreurs standards, les degrés de liberté, les statistiques t et les p -valeurs associées. Les termes X et X^2 correspondent au nombre de jours avant la chrysalide centrée et à son carré.

Terme	Estimation	Erreur standard	df	t	p-valeur	Conclusion
(Intercept)	2,62	0,3492	15	7,493	0,0000019	Significatif
Nombre de jours avant chrysalide (centré)	0,33	0,0797	15	4,159	0,00084	Significatif
Carré du nombre de jours avant chrysalide (centré ²)	-0,06	0,0226	15	-2,548	0,022	Significatif

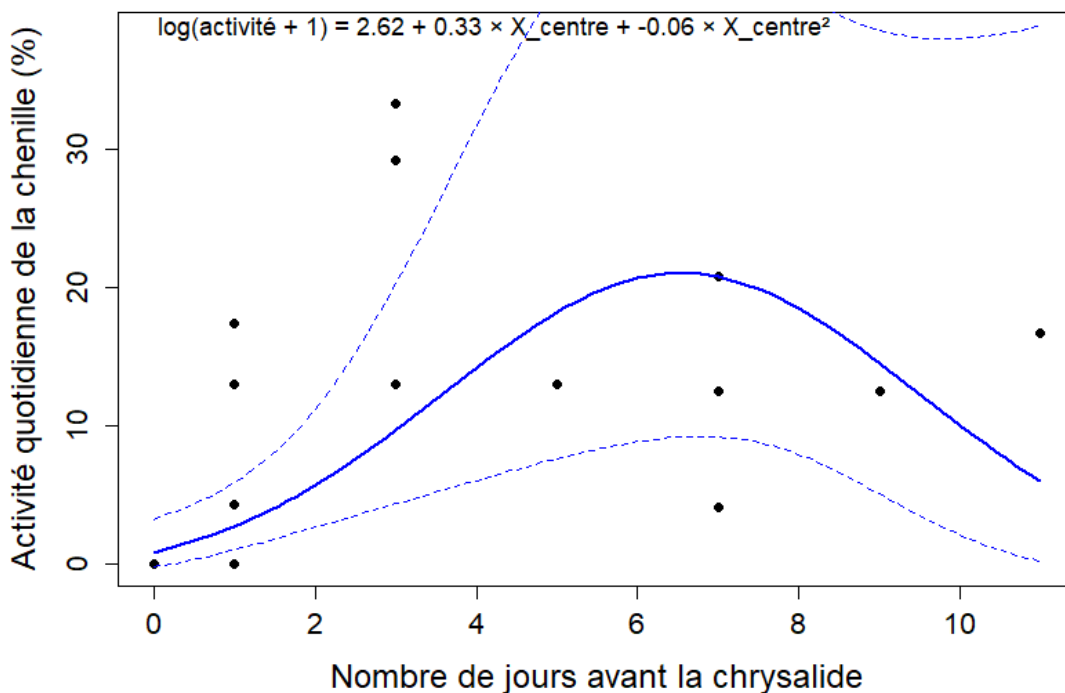


Figure 29 : Relation entre le pourcentage d'activité quotidienne (déplacement ou alimentation) des chenilles saines et le nombre de jours avant la métamorphose en chrysalide. La courbe bleue représente le modèle polynomial de degré 2 ajusté sur les données transformées ($\log(\text{activité} + 1)$), avec son intervalle de confiance à 95% (lignes pointillées). Le pourcentage d'activité quotidienne et le nombre de jours avant la chrysalide a été calculés deux fois pour chaque chenille saine, une fois pour chacun des deux jours d'observation. L'axe des X reflète l'éloignement progressif de la métamorphose. L'équation du modèle est affichée sur le graphique. Elle met en évidence une augmentation de l'activité à l'approche de la chrysalide, suivie d'une diminution dans les tous derniers jours.

Pour évaluer l'évolution de l'activité quotidienne (déplacement ou alimentation) des chenilles saines à l'approche de la métamorphose en chrysalide, un modèle polynomial de degré 2 a été ajusté sur les données transformées en logarithme. Le graphique obtenu (Figure 29), montre une courbe en cloche : l'activité quotidienne de la chenille (exprimée en %) augmente progressivement à mesure que le moment de la chrysalide approche, atteignant un maximum environ 7 jours avant, puis diminue légèrement juste avant la métamorphose. Cette tendance est confirmée par les estimations du modèle (Tableau 9) : le terme linéaire (coefficient = 0,33 ; $p = 0,0008$) est positif et significatif, indiquant une augmentation de l'activité des chenilles à mesure qu'on s'éloigne du jour de la métamorphose en chrysalide. Le terme quadratique (coefficient = -0,06 ; $p = 0,022$), également significatif, indique une courbe en cloche. L'activité augmente donc initialement, atteint un maximum intermédiaire, puis décroît lorsque le nombre de jours avant la chrysalide devient plus élevé. L'équation du modèle ajusté,

$\log(\text{activité} + 1) = 2,62 + 0,33 \times X_{\text{centre}} - 0,06 \times X_{\text{centre}}^2$, est affichée sur la figure. Ces résultats suggèrent donc une évolution non linéaire significative du comportement des chenilles saines, caractérisée par une augmentation d'activité à l'approche de la métamorphose, suivie d'un ralentissement dans les derniers jours.

QUESTION C : Le pourcentage de temps quotidien passé en activité par les chenilles parasitées diminue-t-il significativement à mesure que le nombre de jours qui précède l'émergence des cocons de parasitoïdes diminue ?

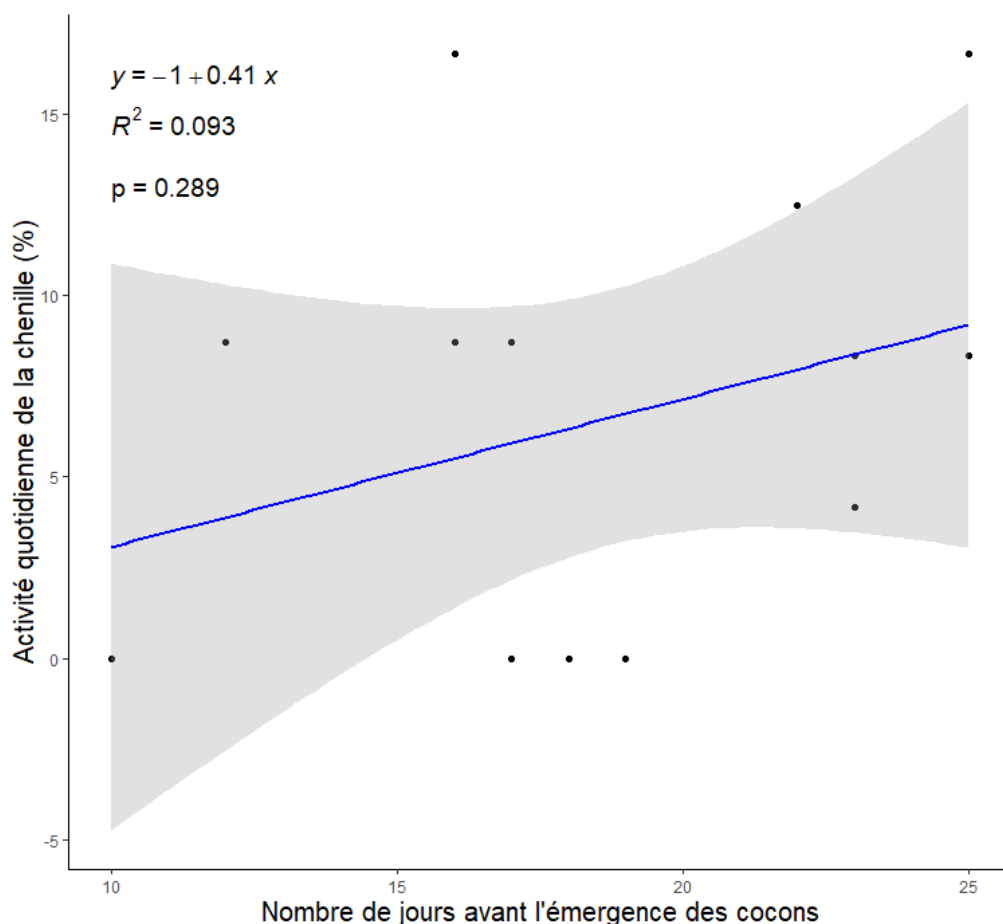


Figure 30 : Représentation graphique du modèle de régression linéaire entre le pourcentage d'activité quotidienne (déplacement ou alimentation) des chenilles parasitées et le nombre de jours avant l'émergence des cocons de parasitoïdes. La droite de régression (en bleue) est accompagnée de son intervalle de confiance à 95% (zone grise). Le pourcentage d'activité quotidienne et le nombre de jours avant l'émergence des cocons ont été calculés deux fois pour chaque chenille parasitée, une fois pour chacun des deux jours d'observation. L'axe des X, reflète l'éloignement progressif de l'émergence des cocons. L'équation du modèle, le coefficient de détermination (R^2) et la p-valeur sont indiqués sur le graphique.

Afin d'évaluer si l'activité quotidienne des chenilles parasitées diminue à l'approche de l'émergence des cocons, une régression linéaire a été réalisée entre le pourcentage d'activité et le nombre de jours précédant l'émergence des cocons de parasitoïdes. Le modèle linéaire ajusté (Figure 30) présente une pente positive ($\beta = 0,41$), suggérant une tendance à l'augmentation de l'activité des chenilles à mesure que l'on s'éloigne du jour de l'émergence des cocons. Toutefois, cette relation n'est pas statistiquement significative ($p = 0,289$), comme en témoigne également le faible coefficient de détermination ($R^2 = 0,093$), indiquant que le modèle n'explique qu'une faible part de la variabilité observée. Les résultats détaillés sont présentés dans le Tableau 10.

Tableau 10 : Résultats du modèle de régression linéaire testant l'effet du nombre de jours avant l'émergence des cocons de parasitoïdes sur le pourcentage d'activité quotidienne (déplacement ou alimentation) des chenilles parasitées. Les valeurs indiquent les coefficients estimés, les erreurs standards, les degrés de liberté, les statistiques t et les p-valeurs associées. Aucun effet significatif n'a été observé.

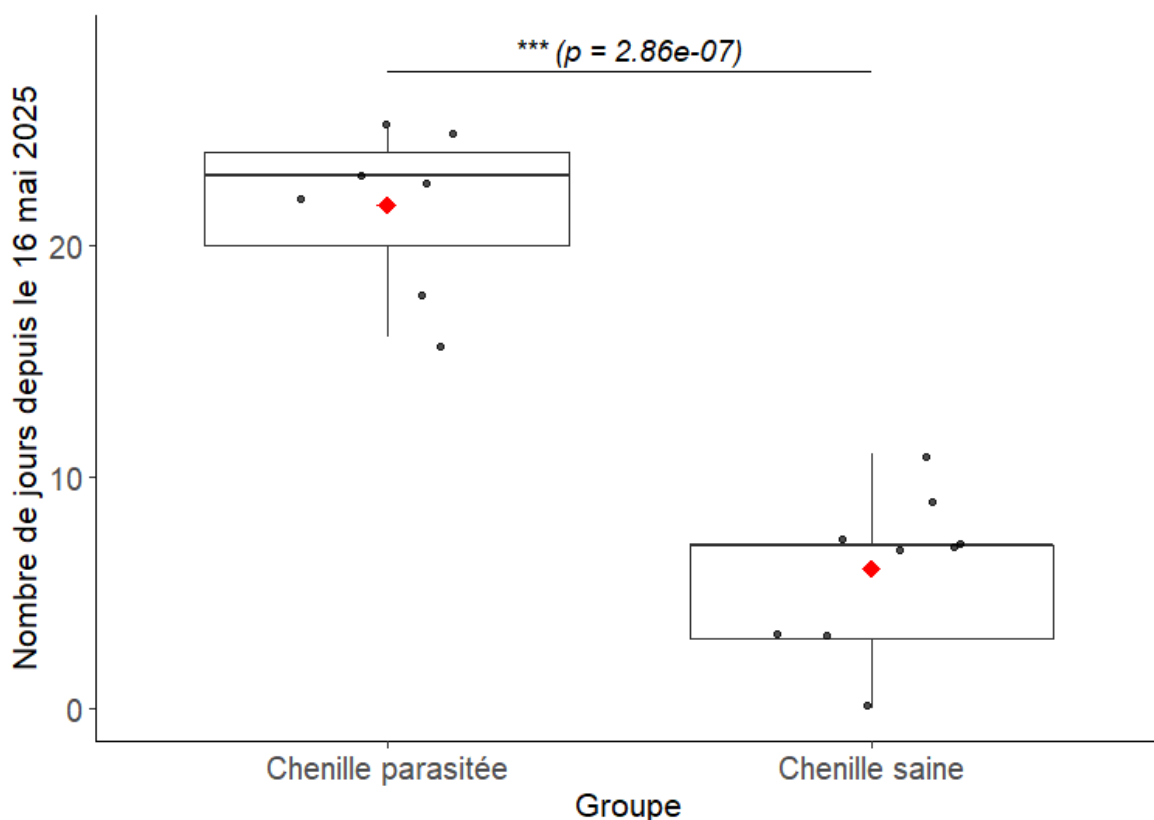
Terme	Estimation	Erreur standard	df	t	p-valeur	Conclusion
(Intercept)	-1,01	7,063	12	-0,14	0,89	Non significatif
Nombre de jours avant l'émergence des cocons	0,41	0,368	12	1,11	0,29	Non significatif

QUESTION D : Existe-t-il une différence significative entre la date moyenne de métamorphose en chrysalide des chenilles saines et la date moyenne de l'émergence des cocons de parasitoïdes chez les chenilles parasitées ?

Tableau 11 : Résultats du test t pour échantillons indépendants comparant les dates moyennes d'émergence des cocons de parasitoïdes (chenilles parasitées) et de métamorphose en chrysalide (chenilles saines), exprimées en nombre de jours depuis le 16 mai 2025.

Variable testée	Moyenne chenilles parasitées	Moyenne chenilles saines	t	df	p-valeur	Conclusion
Nombre de jours depuis référence	21,71	6,00	9,127	14	2,86e07	Significatif

Une différence significative a été mise en évidence entre la date moyenne de métamorphose en chrysalide des chenilles saines et celle de l'émergence des cocons de parasitoïdes chez les chenilles parasitées, comme l'indique le test t pour échantillons indépendants (Tableau 11). En moyenne, les cocons issus des chenilles parasitées émergent 15,71 jours plus tard que les chenilles saines ne se métamorphosent, ce qui traduit un décalage temporel entre les deux processus biologiques. Cette différence est également visible sur la Figure 31, où les moyennes sont représentées par des losanges rouges superposés aux boxplots. La p-valeur rapportée dans le Tableau 11, inférieure au seuil de 5% ($p = 2,86 \times 10^{-7}$), confirme que la différence observée entre les deux groupes est statistiquement significative.



*Figure 31 : Comparaison entre les dates d'émergence des cocons de parasitoïdes (chenilles parasitées) et les dates de métamorphose en chrysalide (chenilles saines), exprimée en nombre de jours depuis le 16 mai 2025. Les moyennes sont représentées par des losanges rouges superposés aux boxplots. La significativité statistique du test t est indiquée par une barre de comparaison, accompagnée de la p-valeur ($p = 2,86 \times 10^{-7}$) et de deux étoiles (**), correspondant à un niveau de significativité inférieur à 1 % ($p < 0,01$).*

4. Discussion

4.1. Déterminer l'habitat des chenilles de *Boloria eunomia*

Le premier objectif de ce mémoire était d'identifier les conditions environnementales essentielles à l'habitat des chenilles de *Boloria eunomia* et d'évaluer leur influence sur leur répartition spatiale à différentes échelles. Les résultats obtenus confirment que certaines des variables environnementales testées – parmi lesquelles figuraient le recouvrement en bistorte, le nombre de touradons, la luminosité, la température, l'acidité du sol, la teneur en azote du sol et l'humidité - jouent un rôle déterminant dans la sélection des microhabitats par les chenilles.

A l'échelle intra-patch (question A)

Les analyses (Tableau 3) et la figure 18 montrent que les chenilles sont retrouvées significativement plus fréquemment dans les zones des patchs où la bistorte est plus abondante. Ce résultat est cohérent avec l'écologie alimentaire de *B. eunomia*, dont les larves se nourrissent exclusivement de bistorte (*Bistorta officinalis*). Il corrobore également les observations de Turlure et al. (2009), qui soulignent qu'à l'échelle du microhabitat, la présence de *B. eunomia* est associée à des abondances plus élevées de la plante hôte.

En revanche, bien que nous ayons émis l'hypothèse selon laquelle les touradons joueraient un rôle important pour la régulation thermique des chenilles, le test t pairé (Tableau 3) n'a révélé aucune différence significative dans leur nombre entre les quadrats des chenilles et ceux de leurs patchs correspondants. Cette absence de différence pourrait s'expliquer par une distribution relativement homogène des touradons à l'échelle fine du patch. Cela ne remet toutefois pas en question leur importance écologique : 15 des 16 chenilles trouvées à Pisserotte ont été repérées sur ou dans des touradons (toujours avec de la bistorte à proximité), ce qui suggère une forte utilisation de ces structures végétales. Les touradons fournissent des microclimats thermiques variés, essentiels pour des organismes ectothermes comme les chenilles de *B. eunomia*. Ne pouvant réguler leur température de manière métabolique, elles s'appuient sur des comportements de sélection thermique, c'est-à-dire des déplacements vers des zones avec des conditions microclimatiques plus favorables (Lahondère, 2023 ; Turlure et al., 2011).

Par ailleurs, une différence significative a été observée pour l'indice d'Ellenberg lié à l'humidité. Sur la figure 19, les chenilles semblent associées à des micro-sites légèrement plus humides que leur environnement proche. Ces résultats confirment les travaux de Turlure et al. (2009, 2011), qui ont mis en évidence l'importance des conditions microclimatiques pour la survie des chenilles. Des environnements plus frais, ombragés et humides, souvent créés par des structures végétales denses comme les touradons, réduisent les risques de dessiccation chez les chenilles (Turlure et al., 2011). Klok et Chown (1998) ont montré que les chenilles *Embryonopsis halticella* vivant en conditions exposées et sèches, sans protection végétale, subissent des pertes d'eau plus importantes, ce qui peut compromettre leur survie. À l'inverse, le contact avec la plante hôte et l'abri offert par la végétation créent un microclimat local plus humide, réduisant leur évaporation cuticulaire. Cette humidité ambiante permet aux chenilles de maintenir leur équilibre hydrique, essentiel pour éviter les stress physiologiques liés à la perte d'eau, en particulier dans les habitats ventés ou à forte insolation.

A l'échelle du site (question B)

À l'échelle du site de Pisserotte, le recouvrement en bistorte demeure un facteur discriminant. Le Tableau 4 et la Figure 20 montrent que les endroits où des chenilles ont été trouvées présentent un recouvrement significativement plus élevé que le reste du site. Cette cohérence entre les deux échelles spatiales souligne le rôle central de la plante hôte dans l'établissement des populations larvaires, et donc dans la distribution spatiale de *B. eunomia*. L'association stricte de cette espèce aux tourbières dominées par la bistorte, comme le site de Pisserotte, a déjà été démontrée dans plusieurs études (Schtickzelle, Turlure, et Baguette 2007a ; Turlure et al 2009).

En revanche, à cette échelle plus large, aucune différence significative n'a été observée pour les autres variables étudiées, notamment le nombre de touradons et les 5 indices d'Ellenberg (humidité, lumière, température, pH, azote). Plusieurs explications sont possibles. Il est d'abord envisageable que ces variables ne soient tout simplement pas déterminantes pour l'habitat des chenilles. Une autre possibilité est que le site de Pisserotte soit relativement homogène pour ces variables, ce qui limiterait la détection de différences, même si celles-ci influencent en réalité la présence des chenilles. Enfin, une troisième hypothèse repose sur une variabilité environnementale importante entre patches. Cette hétérogénéité pourrait engendrer, au sein de certains patches, des quadrats très similaires à ceux occupés par les chenilles. Cela rendrait plus difficile la mise en évidence d'effets subtils qui sont pourtant perceptibles à des échelles plus fines.

Bien que non significative, la Figure 21 suggère une tendance à un indice d'humidité d'Ellenberg plus élevé dans l'ensemble des patchs du site, comparé aux quadrats où les chenilles ont effectivement été trouvées. Cette divergence par rapport aux résultats obtenus à l'échelle intra-patch (Figure 19) soulève des interrogations et indique probablement un effet d'échelle. Localement, les chenilles recherchent des microhabitats plus humides que leur environnement immédiat. A l'échelle du site, comme les tourbières sont globalement humides, certains patchs du site peuvent être excessivement humides, au-delà du seuil de tolérance des chenilles. Ces patchs sujets à l'inondation ou à la stagnation d'eau, peuvent devenir inhospitaliers pour des chenilles peu mobiles et seraient donc défavorables à leur survie. En considérant l'ensemble des patchs du site, dont ces patchs excessivement humides, la moyenne de l'indice d'humidité d'Ellenberg pourrait apparaître plus élevée que celle des zones où des chenilles ont été observées. Cette hypothèse est cohérente avec d'autres études menées sur des papillons de prairies humides et tourbières, tels que *Coenonympha tullia*. Joy et Pullin (1997) ont démontré que quelques jours d'immersion suffisent à réduire drastiquement la survie des larves en diapause pendant l'hiver. De plus, très peu d'individus résistent au-delà de trois semaines de submersion. Par analogie, on peut supposer que, chez *B. eunomia*, même de courtes périodes d'inondation pourraient avoir un impact négatif sur la survie larvaire. Il existerait ainsi un optimum d'humidité, au-delà duquel les conditions deviennent défavorables à la survie des chenilles.

Enfin, l'approche « ressource-based habitat » proposée par Turlure et al. (2009) offre un cadre conceptuel pertinent pour interpréter les résultats. Elle propose de définir un habitat non pas seulement par ses caractéristiques végétales ou topographiques, mais comme un ensemble de ressources disponibles dans le temps et dans l'espace. L'accent est mis sur la composition, la configuration et la disponibilité des ressources dans le paysage pour caractériser un habitat fonctionnel. Les résultats obtenus pour *B. eunomia* confirment notre hypothèse selon laquelle son habitat fonctionnel repose à la fois sur une forte disponibilité de bistorte, sa plante-hôte, et sur des microclimats localement favorables, tels que ceux créés par une végétation dense ou une humidité accrue.

4.2. Déterminer les facteurs influençant la prévalence du parasitoïde *Cotesia eunomia*

Les travaux fondateurs de Hassell et May (1988) ont montré que l'hétérogénéité spatiale joue un rôle crucial dans la stabilité des systèmes hôte-parasitoïde. Le deuxième objectif de ce travail de recherche était de comprendre les facteurs susceptibles d'expliquer la variation spatiale de la prévalence du parasitoïde *Cotesia eunomia*, spécialisé sur les chenilles de *Boloria eunomia*. Deux axes d'analyse ont été explorés : d'une part, les conditions environnementales associées aux quadrats contenant des chenilles parasitées ou non (question A), et d'autre part, l'effet potentiel de la proximité spatiale entre les chenilles (question B).

Influence des conditions environnementales (question A)

Parmi toutes les variables environnementales testées, seule la valeur d'Ellenberg pour la lumière s'est révélée significativement différente entre les quadrats de Pisserotte contenant des chenilles parasitées et ceux abritant des chenilles saines (Tableau 5). La Figure 22 montre que les chenilles saines ont été retrouvées dans des zones significativement plus lumineuses que les chenilles parasitées.

Cette différence suggère que les chenilles parasitées se trouvent dans des zones moins lumineuses. Une hypothèse plausible repose sur le comportement thermorégulateur des chenilles de *Boloria eunomia*, qui, étant ectothermes, cherchent à atteindre une température corporelle optimale pour leur métabolisme. Dans les zones très lumineuses (valeurs indice d'Ellenberg pour la lumière plus élevées) et donc potentiellement plus chaudes, les chenilles pourraient se dissimuler davantage dans la végétation dense (par exemple, les touradons) pour éviter le stress thermique et une surchauffe (Lahondère 2023 ; Turlure et al., 2011). De plus, cette végétation dense peut compliquer la recherche des larves par le parasitoïde (Choutt, 2011a). Le comportement de retrait des chenilles pourrait réduire leur détectabilité ainsi que leur accessibilité, diminuant ainsi le risque de parasitisme. Ce phénomène a été confirmé par Moore et al. (2023). Ils ont montré que les chenilles de *Manduca sexta* s'orientent vers des microhabitats plus frais lorsque les températures augmentent, modifiant ainsi leur exposition thermique. Bien que cette réponse ne soit pas motivée par le parasitisme, elle pourrait indirectement réduire la probabilité d'être parasitées par *Cotesia congregata* (parasitoïde, du même genre que *Cotesia eunomia*).

En revanche, dans les microhabitats plus ombragés (valeurs indice d'Ellenberg pour la lumière plus faibles), donc plus frais, les chenilles de *Boloria eunomia* pourraient être incitées à explorer d'avantage l'extérieur, notamment pour se nourrir dans des conditions thermiques devenues favorables. Elles pourraient également être contraintes à s'exposer davantage pour se réchauffer lorsque la luminosité est trop faible, ce qui augmenterait leur probabilité d'être localisées par leur parasitoïde spécifique, *Cotesia eunomiae*.

Notre hypothèse de départ n'est donc que partiellement validée. La significativité de l'indice d'Ellenberg relatif à la lumière confirme l'importance de ce facteur dans la répartition du parasitisme à l'échelle des microhabitats au sein d'un même site. En revanche, l'absence de différence significative pour d'autres variables remet en question certaines prédictions formulées. Par exemple, l'indice d'Ellenberg relatif à la température, que nous supposions avoir un effet comparable à celui de la lumière, ne montre aucune différence significative entre les quadrats des chenilles parasitées et saines.

L'indice d'humidité d'Ellenberg n'est pas significativement lié à la prévalence du parasitisme, bien que nous nous attendions à une augmentation de celui-ci dans les zones plus humides. Ces zones, souvent plus fraîches, pourraient inciter les chenilles à s'exposer davantage pour se réchauffer, facilitant ainsi leur détection par les parasitoïdes (Choutt, 2011a). Toutefois, leur végétation plus dense pourrait aussi réduire la visibilité des chenilles, jouant un rôle protecteur. Ces effets opposés pourraient expliquer l'absence de différence significative, voire une légère tendance à un parasitisme plus faible dans ces milieux.

Enfin, il était supposé qu'un recouvrement plus important en bistorte, ainsi qu'un plus grand nombre de touradons, augmenteraient la qualité de l'habitat, favorisant ainsi une densité larvaire plus élevée. Une telle concentration de chenilles pourrait renforcer les signaux chimiques émis et attirer davantage les parasitoïdes, augmentant ainsi le taux de parasitisme (Röse, Lewis, et Tumlinson, 1998 Turlings, Tumlinson, et Lewis, 1990). L'étude de Choutt et al. (2011b) soutient cette hypothèse de départ, en montrant une prévalence plus élevée de *C. eunomiae* dans des microhabitats caractérisés par une forte abondance de bistorte et une densité importante de chenilles hôtes. Toutefois, aucune différence significative pour ces deux variables n'a été observée dans nos résultats entre les quadrats des chenilles saines et parasitées.

L'absence de significativité pour ces variables pourrait s'expliquer par leur faible variation initiale entre les différents sites où les chenilles ont été trouvées. Cependant, il convient de

souligner que la petite taille de l'échantillon pourrait avoir limité la détection d'effets plus faibles ou indirects.

Influence de la proximité entre les chenilles (question B)

L'analyse de la distance à la chenille la plus proche (Tableau 6) et à la chenille parasitée la plus proche (Tableau 7) n'a montré aucune différence significative entre les groupes des chenilles parasitées et saines. Cela suggère que, dans notre échantillon, la proximité spatiale d'une chenille avec une autre chenille ou avec une autre chenille déjà parasitée n'apparaît pas comme un facteur influençant significativement la probabilité d'être parasitée à son tour. Cependant, plusieurs précautions s'imposent dans l'interprétation de ces résultats. Le nombre de chenilles trouvées sur le site de Pisserotte était faible, et la répartition des distances au plus proche voisin (parasité) est hétérogène, surtout chez les chenilles saines. Il est donc possible que certains événements de parasitisme localisés aient échappé à la détection, notamment en raison de chenilles proches non repérées lors de l'échantillonnage. De plus, parmi les 16 chenilles trouvées sur le site de Pisserotte, 7 ont été localisées dans un même patch, ce qui est surprenant. Aucune d'entre elles n'a survécu : quatre ont été parasitées, tandis que les trois autres sont mortes sans cause apparente.

En revanche, selon la littérature, la proximité spatiale entre hôtes constitue un facteur pertinent influençant la probabilité de parasitisme. C'était d'ailleurs l'hypothèse que nous avons formulée au départ. Si *C. eunomia* adopte une stratégie de recherche localisée, les chenilles parasitées sont spatialement plus proches d'autres chenilles - en particulier d'autres chenilles parasitées - que ne le sont les chenilles saines. De nombreuses études ont montré que les parasitoïdes sont attirés par des zones à forte densité d'hôtes, en raison notamment de l'émission plus intense de signaux volatils par les plantes attaquées (Geervliet et al., 1998 ; Röse, Lewis, et Tumlinson, 1998 ; Vet, 2001). Dans le même sens, Choutt (2011a) souligne qu'avec l'augmentation de la densité d'hôtes, la précision de leur localisation par les parasitoïdes augmente, tout comme la probabilité d'interactions. Par ailleurs, il est bien établi que la capacité de dispersion des parasitoïdes est souvent plus restreinte que celles de leurs hôtes, comme cela a été démontré pour d'autres espèces du genre *Cotesia* (Bergerot, Julliard, et Baguette 2010). Ainsi, *Cotesia eunomia* pourrait rester confinée aux microhabitats où la densité de *Boloria eunomia* est la plus élevée (Choutt et al., 2011b), ce qui renforcerait le risque de parasitisme dans ces zones. Une agrégation locale des événements de parasitisme expliquerait pourquoi les chenilles parasitées se retrouvent souvent proches les unes des autres.

Cette hypothèse doit toutefois être nuancée, car elle suppose que *B. eunomia* utilise les mêmes espaces d'une année à l'autre.

Toutefois, il est essentiel de distinguer densité et proximité spatiale : bien qu'ils puissent être corrélés, ces deux concepts ne sont pas équivalents. La densité désigne le nombre d'individus par unité de surface, tandis que la proximité se réfère à la distance entre individus. Dans le cas d'une espèce solitaire comme les chenilles de *Boloria eunomia*, il est raisonnable de supposer qu'une augmentation de la densité, dans un habitat de surface donnée et de qualité homogène, s'accompagne d'une diminution des distances interindividuelles (Chouet et al., 2011b ; Vet 2001). Cette corrélation potentielle repose sur l'idée que la répartition des chenilles est globalement homogène à l'échelle locale. Cependant, cette relation densité-proximité présente des limites. Des micro-agrégats peuvent, par exemple, apparaître même à faible densité, entraînant localement une plus grande proximité entre individus. Ce type de micro-agrégats peut résulter de préférences partagées pour certains microhabitats de qualité ou de la localisation ponctuelle de ressources favorables (Okuyama, 2024).

Des travaux ont toutefois montré plus spécifiquement que lorsque la proximité entre hôtes augmente, la probabilité de parasitisme est plus élevée. Cela pourrait expliquer la tendance à une plus faible distance au plus proche voisin (parasité) observée pour les chenilles parasitées (Figure 23 et 24), bien que la différence ne soit pas significative. Okuyama (2024) a mis en évidence, par modélisation, que les parasitoïdes présentent une probabilité statistiquement plus élevée de tomber sur - et donc d'attaquer - des hôtes lorsque la distance entre ces derniers est plus faible, même en l'absence de tout comportement de recherche ciblée. De son côté, Hassell (2000) explique que la proximité spatiale accroît le risque de parasitisme local. Les parasitoïdes concentrant leur activité de recherche dans les zones riches en hôtes grâce à différents types de signaux - composés volatils émis par les plantes mangées, produits dérivés de l'hôte - ou encore grâce à leur mémoire spatiale.

En outre, lorsqu'un hôte est parasité dans une zone donnée, il est probable que cette zone soit également favorable à la détection d'autres hôtes et constitue un habitat de qualité pour le parasitoïde. Elle peut offrir un accès facilité aux hôtes, un microclimat favorable à l'activité du parasitoïde, ou encore une structure végétale qui rend la recherche plus efficace. Plusieurs études ont montré que les parasitoïdes peuvent se concentrer dans ces zones où la probabilité de succès est élevée, et y effectuer un comportement de recherche localisée (Geervliet et al., 1998 ; Vet 2001).

Cependant, cette tendance à la proximité entre chenilles parasitées pourrait être modulée par la compétition, à la fois entre femelles parasitoïdes pour l'accès aux hôtes, et entre leurs descendants après l'émergence. La qualité d'un site pour un parasitoïde est notamment déterminée par le nombre d'hôtes déjà parasités. Il peut les qu'il peut percevoir grâce à des signaux chimiques, tels que des marqueurs de pontes laissés sur ou autour de l'hôte ou à des modifications physiologiques de l'hôte parasité (Ueno et Tanaka, 1996 ; Vet, 2001). Si une forte proportion d'hôtes est déjà parasitée, un parasitoïde peut quitter le patch plus rapidement, en raison de la disponibilité réduite des hôtes ou du risque de superparasitisme (Driessen et Bernstein, 1999 ; van Alphen et Visser, 1990). A ce jour, aucune étude n'a démontré que *Cotesia eunomia* est capable de détecter les hôtes déjà parasités ou d'adapter son comportement en fonction de la densité locale de parasitisme. Toutefois, cette hypothèse reste plausible par analogie avec d'autres espèces du même genre (Le Masurier, 1990 ; Tenhumberg et al. 2001). Ainsi, si un individu de *C. eunomia* se retrouve confronté à une forte proportion d'hôtes déjà parasités, il pourrait choisir de s'éloigner pour chercher une zone plus favorable. De plus, en évitant de pondre dans des zones déjà fortement exploitées, le parasitoïde limite les risques de compétition pour ses descendants après leur émergence. Une trop forte densité de cocons de parasitoïde dans un espace restreint peut en effet entraîner une compétition post-émergence pour l'espace ou les ressources, et accroître la détection par les prédateurs. Ces facteurs affectent négativement la survie et le succès reproducteurs des individus (Harvey, Poelman, et Tanaka, 2013).

Pour toutes ces raisons, la femelle parasitoïde pourrait choisir de pondre ses œufs dans une chenille située à l'écart des hôtes déjà parasités. Cela pourrait conduire, dans certains cas, à une distance relativement élevée entre une chenille parasitée et son plus proche voisin également parasité. Toutefois, en moyenne, la proximité spatiale entre chenilles parasitées resterait plus forte que celle observée chez les chenilles saines, car les parasitoïdes ciblent initialement des zones localement favorables avant de se disperser sous l'effet de la saturation locale. Par ailleurs, comme le suggèrent les résultats de Choutt et al. (2011b), certaines femelles adultes de *B. eunomia* pourraient choisir de pondre leurs œufs dans des habitats de moindre qualité afin de limiter le risque de parasitisme des chenilles. Cela peut expliquer une légère augmentation de la distance au plus proche voisin (éventuellement parasité) chez les chenilles saines. Toutefois, la majorité des chenilles occupent des habitats de qualité supérieure, où la proximité spatiale entre individu est plus élevée, favorisant le parasitisme.

4.3. Déterminer l'influence du parasitisme sur le comportement et le développement des chenilles

Le troisième et dernier objectif de ce mémoire vise à évaluer l'influence du parasitisme sur le comportement des chenilles (actives, c'est-à-dire en déplacement ou en train de se nourrir) des chenilles, ainsi que sur leur développement larvaire. Il s'agit notamment de déterminer si le comportement des chenilles évolue au fil du temps, en particulier à l'approche de la métamorphose en chrysalide chez les individus sains ou à l'approche de l'émergence des cocons de parasitoïdes chez les chenilles parasitées. Comprendre ces dynamiques est essentiel car un changement d'activité pourrait impacter la probabilité de trouver des chenilles sur le terrain, les chenilles plus actives étant potentiellement plus faciles à repérer. L'estimation du taux de parasitisme pourrait ainsi être biaisé. Par ailleurs, si le parasitisme ralentit le développement larvaire, il pourrait en résulter un décalage de stade entre chenilles saines et parasitées : à un moment donné, seules des chenilles parasitées pourraient encore être présentes sur le terrain. Cette donnée est cruciale pour planifier efficacement les périodes de prospection.

Influence du parasitisme sur le comportement des chenilles (question A)

La présence d'un pic d'activité observé en fin d'après-midi (entre 16h et 17h) chez les chenilles saines (Figure 25) semble être le résultat d'une combinaison de facteurs écologiques et physiologiques. D'abord, ce comportement peut s'expliquer par la présence des rythmes circadiens régulant l'alimentation et la locomotion. Chez d'autres espèces de chenilles, comme *Spodoptera littoralis*, il a été démontré que le comportement alimentaire des chenilles est régulé par une horloge interne (Suszczyńska et al., 2017).

Ensuite, les conditions thermiques jouent probablement un rôle central dans l'établissement de ce pic. En tant qu'insectes ectothermes, les chenilles dépendent fortement de la température ambiante pour activer leurs processus métaboliques. Dans notre protocole, la température enregistrée dans l'incubateur atteignait son maximum quotidien de 20°C entre 16h et 17h, ce qui correspond à la plage horaire du pic d'activité observé chez les chenilles saines. Cette fenêtre thermique est favorable à la locomotion, à l'ingestion et à la digestion, comme cela a été démontré chez *Manduca sexta*. Son taux de consommation (quantité de matière végétale ingérée par unité de temps) augmente de façon régulière entre 14°C et 26°C (Kingsolver et

Woods, 1997). Chez les ectothermes, les performances physiologiques, notamment la locomotion, l'alimentation et la digestion, augmentent généralement avec la température jusqu'à un optimum, avant de décliner. Une température modérée en fin de journée peut donc permettre aux chenilles de maximiser leur rendement énergétique tout en limitant les coûts physiologiques associés à des températures extrêmes (Angilletta, Niewiarowski, et Navas 2002).

Un troisième facteur à considérer est la réduction du risque de prédation. Les chenilles sont particulièrement vulnérables lorsqu'elles se déplacent ou se nourrissent. Plusieurs études ont montré que certaines chenilles adaptent leur activité pour limiter leur visibilité aux heures les plus risquées. Ces heures à risque correspondent généralement aux périodes de forte lumière en journée, où les prédateurs visuels comme les oiseaux ou les parasitoïdes sont les plus actifs. Pour réduire leur visibilité, certaines chenilles adaptent leur rythme d'activité en se nourrissant de nuit ou à l'aube (Bernays, 1997 ; Greeney, Dyer, et Smilanich, 2012).

Chez les chenilles parasitées, ce rythme comportemental est absent, ce qui suggère une altération profonde du comportement. Comme l'indiquent les figures 25 et 26, ainsi que les résultats du premier test du χ^2 d'indépendance (Tableau 8), leur niveau d'activité global est plus faible et dépourvu de structuration temporelle, contrairement au pic d'activité observé chez les chenilles saines. Cette absence de rythme pourrait s'expliquer par une désynchronisation de leur horloge biologique, causée par des perturbations endocriniennes et neurologiques induite par le parasitoïde. Chez les chenilles de *Manduca sexta* il a été démontré que l'injection combinée de venin, de polydnavirus (PDV) et de produits parasitoïdes tels que les teratocytes par le parasitoïde *Cotesia congregata* entraîne une cascade de dérèglements hormonaux : hausse anormale du taux d'hormone juvénile, blocage de la sécrétion d'ecdystéroïdes, et accumulation de neuropeptides non transformés. La structure et le fonctionnement des glandes endocrines de la chenille s'en trouvent altérés. Ces effets, délétères pour l'hôte, profitent au développement du parasitoïde en bloquant les défenses immunitaires, en modifiant les cycles comportementaux et en interrompant le développement normal de la chenille (Beckage et Gelman, 2004 ; Lem et al., 2024).

Par ailleurs, la réduction de l'activité pourrait également résulter d'un épuisement énergétique progressif, les ressources de l'hôte étant détournées au profit du développement de l'endoparasitoïde koinobionte. Les larves de *Cotesia congregata* consomment activement l'hémolymphe et les tissus de leur hôte, réduisant ses réserves disponibles. En parallèle, les

composés injectés modifient le métabolisme de l'hôte, inhibant la synthèse protéique et affectant les fonctions de ses tissus métaboliques. Cette inhibition permet au parasitoïde de limiter les dépenses énergétiques de la chenille hôte, en bloquant notamment sa croissance et ses défenses immunitaires. Les ressources ainsi économisées sont alors redirigées vers le développement du parasitoïde. Ce double effet, à la fois mécanique et physiologique, pourrait ainsi expliquer la diminution observée de la locomotion et de l'alimentation chez les chenilles parasitées (Beckage et Gelman, 2004). Cette interprétation est en accord avec les résultats du second test du Khi² d'indépendance (statut parasitaire et déplacement ; Tableau 9), dont les données sont illustrées à la Figure 27, ainsi qu'avec la tendance, bien que non significative, observée dans la Figure 28 (statut parasitaire et comportement alimentaire).

Enfin, un autre mécanisme clé pouvant expliquer la diminution d'activité observée chez les chenilles parasitées réside dans la manipulation comportementale active exercée par le parasitoïde. En modifiant le comportement de son hôte, le parasitoïde optimise ses propres chances de développement et de survie, par exemple en réduisant les déplacements de l'hôte. Cela limite son exposition aux prédateurs et donc le risque que le parasitoïde soit éliminé prématurément avec son hôte. Chez *Plutella xylostella* parasitée par *Cotesia vestalis*, il a été démontré que des modifications comportementales apparaissent plusieurs jours avant l'émergence des parasitoïdes, avec une réduction marquée de la locomotion et du comportement alimentaire (Chen et al., 2017).

Lien entre l'approche de la métamorphose en chrysalide et l'activité des chenilles saines (question B)

Chez les chenilles saines de *Boloria eunomia*, une relation significative a été mise en évidence entre le nombre de jours restants avant la chrysalide et le pourcentage d'activité quotidienne. Le modèle de régression polynomiale, illustré à la Figure 29, indique une augmentation progressive de l'activité à mesure que la date de métamorphose approche (de droite à gauche), jusqu'à un pic d'activité situé environ 7 jours avant la chrysalide, suivi d'une légère baisse dans les jours précédant la transformation. Le coefficient de détermination du modèle indique que 54 % de la variance de l'activité quotidienne est expliquée par la variation du nombre de jours avant la chrysalide, ce qui est considéré comme un bon ajustement en écologie comportementale, où les comportements sont souvent influencés par de nombreux facteurs non mesurés.

Ce patron d'activité s'interprète comme une augmentation de l'activité à l'approche de la chrysalide. Cette augmentation de l'activité est possiblement liée à la recherche d'un site de

pupaison, un comportement caractéristique de la phase de vagabondage (*wandering stage*) observée chez de nombreux Lépidoptères en fin de stade larvaire. Durant cette phase, les chenilles quittent leur site d'alimentation pour localiser une zone propice à la pupaison, souvent plus sécurisée contre les aléas climatiques et les prédateurs (Brackley, Lill, et Weiss, 2022). Ce pic de locomotion, juste avant la pupaison, constitue ainsi un comportement adaptatif essentiel à la survie post-larvaire (Turlure et al., 2011).

En parallèle, cette hausse d'activité pourrait également être liée à une intensification de l'alimentation dans les jours précédant la métamorphose, les chenilles cherchant à accumuler un maximum de réserves énergétiques. Cela leur permettrait à la fois de franchir plus rapidement un stade de développement plus vulnérable et de déclencher, une fois un poids critique atteint, la cascade hormonale menant à la métamorphose en chrysalide, caractérisée par une baisse de l'hormone juvénile et une augmentation de l'ecdysone (Mirth, Truman, et Riddiford, 2005).

L'observation d'une diminution de l'activité dans les derniers jours précédant la nymphose (à partir d'environ 7 jours avant la chrysalide dans notre étude) est cohérente avec ce que décrit la littérature. A ce stade, l'organisme entre progressivement dans une phase de préparation à la métamorphose, nécessitant une immobilisation croissante et un arrêt progressif de l'alimentation (Brackley, Lill, et Weiss, 2021).

Les résultats, appuyés par la littérature, confirment notre hypothèse initiale : l'activité quotidienne des chenilles saines augmente à mesure qu'elles approchent de la transformation en chrysalide, probablement en lien avec la recherche active d'un site propice à la pupaison et une phase d'alimentation intensive pour accumuler les réserves nécessaires à la métamorphose. En revanche, dans les tous derniers jours précédant la transformation, l'activité des chenilles diminue progressivement, jusqu'à ce qu'elles deviennent immobiles et cessent de s'alimenter. Cette diminution est liée au ralentissement métabolique préparatoire à la pupaison.

Lien entre l'approche de l'émergence des cocons de parasitoïdes et l'activité des chenilles parasitées (question C)

Contrairement aux chenilles saines, aucune relation significative n'a été détectée entre le nombre de jours avant l'émergence des cocons de parasitoïdes et l'activité quotidienne des chenilles parasitées. Le modèle de régression linéaire appliqué aux données montre un effet non significatif et un R^2 très faible, indiquant que seulement 9,3 % de la variance de l'activité est expliquée par ce modèle. Ainsi, l'hypothèse initiale selon laquelle l'activité des chenilles

parasitées diminuerait progressivement avant l'émergence des cocons est rejetée à la lumière de nos résultats.

La Figure 30 suggère visuellement une tendance à la baisse de l'activité à l'approche de l'émergence des cocons, mais les larges intervalles de confiance confirment l'absence de lien statistique robuste. Cette diminution apparente pourrait résulter d'un épuisement progressif des ressources énergétiques de l'hôte, mobilisées pour le développement de l'endoparasitoïde koinobionte (Beckage et Gelman, 2004). Chez *Plutella xylostella* parasitée par *Cotesia vestalis*, une réduction marquée de la locomotion et de l'alimentation a été observée plusieurs jours avant l'émergence des parasitoïdes (Chen et al., 2017). Bien que la tendance générale soit à la baisse, les données de l'étude ne permettent pas de conclure à une diminution régulière d'un jour à l'autre. Ce manque d'effet évident pourrait également être lié à des variations interindividuelles ou journalières.

Cependant, d'autres études sur le modèle *Manduca sexta* / *Cotesia congregata* offrent une autre interprétation : le comportement de l'hôte reste globalement normal jusqu'à environ 8 heures avant l'émergence des cocons, moment où la locomotion et l'alimentation chutent brutalement (Adamo et al., 1997, 2016). Dans notre étude, les observations s'arrêtent à 10 jours avant l'émergence des cocons, ce qui pourrait expliquer l'absence de modification comportementale détectée.

Par ailleurs, la manipulation comportementale chez les chenilles parasitées pourrait se produire après l'émergence des cocons. Chez *Manduca sexta*, il a été démontré que *C. congregata* supprime la locomotion et l'alimentation de son hôte postémersion, probablement via une altération du système neuroendocrinien. Ce comportement profiterait au parasitoïde, en empêchant l'hôte de consommer les cocons fraîchement sortis (Weinersmith, 2019 ; Zitnan et al., 1995). Mohan et Sinu (2017) ont également mis en évidence, dans un autre système hôte-parasitoïde (*Psalis pennatula* / *Microplitis pennatula*), une modification comportementale abrupte des chenilles hôtes immédiatement après l'émergence des cocons du parasitoïde. Ce changement se traduit par une immobilité et des réactions de défense, caractéristiques d'un phénomène connu sous le nom de « bodyguard manipulation ». Dans ce contexte, l'hôte, toujours vivant, adopte un comportement défensif sous l'influence du parasitoïde, réagissant activement aux menaces potentielles et protégeant les cocons fraîchement formés contre les prédateurs.

Influence du parasitisme sur le développement larvaire (question D)

Les résultats mettent en évidence une différence significative de 15 jours entre la date moyenne de métamorphose en chrysalide chez les chenilles saines et celle de l'émergence des cocons chez les chenilles parasitées (Figure 31). Cette différence indique que les individus parasités par *Cotesia eunomia* restent au stade larvaire bien plus longtemps que les individus non parasités, qui entament plus rapidement leur métamorphose. Ce résultat valide notre hypothèse selon laquelle le parasitisme retarde le développement larvaire chez *Boloria eunomia*.

Cette dynamique reflète des stratégies opposées entre l'hôte et le parasitoïde. La chenille saine a tout intérêt à accélérer son développement pour quitter le stade larvaire, phase de grande vulnérabilité aux prédateurs, notamment aux parasitoïdes. En revanche, le parasitoïde bénéficie du maintien prolongé de l'hôte dans un état larvaire stable, servant à la fois de source de nourriture et de protection physique jusqu'à l'émergence des cocons.

Ce phénomène est bien documenté dans différents systèmes hôtes-parasitoïde. Par exemple chez les chenilles de *Manduca sexta* et de *Plutella xylostella*, il a été démontré que les parasitoïdes du genre *Cotesia* interfèrent avec le système endocrinien de leur hôte afin de retarder sa métamorphose (Beckage et Gelman, 2004 ; Zitnan et al., 1995). Le mécanisme repose notamment sur un maintien anormalement élevé du taux d'hormone juvénile, associé à un blocage ou une atténuation du signal de l'ecdysone, ce qui empêche le déclenchement de la mue vers le stade pupal (Mirth, Truman, et Riddiford, 2005). Des observations similaires ont été faites chez *Boloria eunomia* : les chenilles parasitées présentent une croissance plus lente et un poids plus faible que les saines (Choutt, 2011a). Cela soutient l'idée d'une modification du développement liée à une perturbation hormonale induite par le parasitoïde.

4.4. Limites et perspectives

Défis du travail de terrain et d'observation en incubateur

Le travail de terrain, bien qu'essentiel à la collecte de données écologiques, a présenté plusieurs limites méthodologiques. L'un des principaux défis a résidé dans la détection des chenilles, dont la petite taille (~ 20 mm) et le comportement cryptique compliquent leur localisation dans les touradons. Sur l'ensemble des trois sites étudiés, seuls 21 individus ont été trouvés, ce qui limite la robustesse statistique des analyses. Un renforcement de l'effort d'échantillonnage, notamment par l'implication d'un plus grand nombre d'observateurs, pourrait améliorer la représentativité des données. Malgré une stratégie de prospection équitablement répartie entre les patches, une focalisation involontaire sur certaines zones d'oviposition de l'année précédente ou des zones où des chenilles ont préalablement été détectées a pu biaiser la distribution spatiale des observations.

Ensuite, le comportement des chenilles semble influencé par leur état parasitaire et stade de développement. Les individus les plus actifs sont potentiellement plus visibles et donc plus susceptibles d'être collectés. Ce biais comportemental pourrait affecter l'estimation du taux de parasitisme. En revanche, si le but est simplement de collecter des chenilles à d'autres fins expérimentales, les prospections peuvent être menées plus librement. Par ailleurs, les chenilles parasitées ayant un développement larvaire plus lent et une taille réduite, leur détection sur le terrain peut être encore plus difficile, influençant la composition de l'échantillon. De plus, si les prospections sont menées à une période où les chenilles saines ont déjà entamé leur métamorphose en chrysalide, seuls les individus parasités encore au stade larvaire seront détectés. Pour limiter ce biais, nous avons volontairement arrêté les recherches des chenilles à partir de mi-mai, notamment la période à laquelle les premières chrysalides ont été observées, afin de ne pas échantillonner uniquement les individus à développement retardé et donc potentiellement parasités.

La caractérisation du microhabitat a notamment été réalisée à l'aide des indices d'Ellenberg, qui fournissent une estimation indirecte des conditions écologiques à partir des espèces végétales présentes. Bien que ces indices soient utiles pour dégager des tendances à large échelle, ils ne fournissent pas de mesures directes. Une approche complémentaire utilisant des capteurs environnementaux (température, humidité, luminosité...) placés à l'emplacement exact où une chenille a été trouvée permettrait une analyse plus fine. Cependant, ces capteurs

sont statiques et ne permettent pas de prendre en compte les déplacements de thermorégulation des chenilles.

Pour finir, l'observation en incubateur du comportement des chenilles présente aussi des limites. Les conditions environnementales y sont artificielles et ne reproduisent pas fidèlement le milieu naturel. De plus, les boîtes de Pétri restreignent les possibilités de déplacement, ce qui pourrait altérer les comportements observés. Entre autres, l'absence de lien significatif entre le comportement des chenilles parasitées et la proximité de l'émergence des cocons de parasitoïde pourrait être due à une durée d'observation insuffisante. Des suivis plus longs, incluant la période post-émergence, et avec un pas temporel plus fin seraient nécessaires. De plus, les analyses comportementales reposent sur seulement deux jours d'observation, ce qui demeure insuffisant pour tirer des conclusions robustes. Un protocole répété sur un plus grand nombre de jours serait nécessaire.

Limites des analyses statistiques

Le faible effectif de chenilles recueillies réduit la portée statistique des résultats. Des conditions climatiques défavorables au développement du Nacré de la bistorte au cours de l'année 2024-2025 ont probablement contribué à la réduction la taille de notre échantillon. De plus, aucune comparaison intersites n'a pu être menée, en raison d'un déséquilibre marqué dans la répartition des observations : 16 chenilles ont été détectées sur Pisserotte, contre seulement 2 à Bihain et 3 à Grande Fange. Le nombre plus élevé de larves trouvées sur Pisserotte s'explique par la taille plus grande du site et par le fait qu'il abrite l'une des plus importantes populations de *Boloria eunomia* sur le plateau des Tailles. Cette étude constitue donc une première approche exploratoire de l'influence de l'habitat sur la relation hôte-parasitoïde entre *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomiae*. Les futures recherches devraient s'appuyer sur des échantillons plus larges afin de vérifier la validité des tendances observées.

Les analyses portant sur l'évolution de l'activité des chenilles au cours du temps (objectif 3, questions b et c) reposent sur un échantillon très restreint (8 chenilles avec 2 observations chacune), ce qui réduit la robustesse du modèle et empêche de détecter une variabilité interindividuelle. Prendre en compte la variabilité entre individus est pourtant essentiel, car ne pas la modéliser peut masquer des relations linéaires existantes. Des facteurs tels que les traits morphologiques ou génétiques propres à chaque individu, ainsi que les conditions environnementales locales, peuvent moduler leur réponse au parasitisme, mais aussi leur comportement de manière générale. Cela introduit une variabilité importante dans les données,

généralisant un bruit qui peut masquer les effets spécifiques du parasitisme à l'échelle globale. Une approche plus robuste aurait impliqué un nombre plus élevé d'individus et des répétitions. Cela aurait permis d'estimer des courbes individuelles d'activité, puis d'en extraire une tendance moyenne populationnelle à l'aide des modèles mixtes (avec effets aléatoires « individu »). Ces modèles nécessitent toutefois un jeu de données conséquent pour distinguer les effets intra- et inter-individuels avec fiabilité (Martin et al., 2011 ; van de Pol et Wright, 2009).

Avec un jeu de données plus conséquent, encore d'autres analyses statistiques plus robustes auraient pu être mises en œuvre. Une approche par *multimodel averaging* aurait notamment permis de déterminer plus précisément l'habitat des chenilles, en testant simultanément l'effet de plusieurs variables environnementales - dont l'ouverture du milieu, - sur la densité de chenilles par patch. L'ouverture du milieu pourrait influencer la distribution spatiale des chenilles en impactant à la fois le micro-climat, la disponibilité de la plante-hôte et le risque de parasitisme.

Le traitement des chenilles mortes sans parasitoïdes constitue un autre point méthodologique crucial. Ne pouvant les classer comme parasitées ou saines, elles ont été exclues des analyses. Pour de futures recherches, des dissections, des observations microscopiques ou des analyses PCR pourraient permettre de déterminer la cause de leur mort (parasitisme, pathogènes, stress environnemental), et ainsi affiner la classification et augmenter la puissance des analyses.

Perspectives de recherche

L'interprétation des résultats obtenus au cours de cette étude a été parfois limitée par le manque de littérature sur la biologie et l'écologie de *Boloria eunomia* et, plus encore, de *Cotesia eunomiae*. Bien que ce dernier soit reconnu comme un parasitoïde larvaire spécialisé, de nombreux aspects de son cycle de vie restent à documenter : durée des stades larvaires, conditions nécessaires à la diapause ou encore les facteurs influençant le succès d'émergence des adultes.

Des analyses génétiques pourraient répondre à une partie de ces incertitudes. Elles permettraient notamment de déterminer si *C. eunomiae* pratique le superparasitisme ou si une même femelle peut répartir ses œufs sur plusieurs hôtes. Par ailleurs, certaines études suggèrent que plusieurs générations de *C. eunomiae* pourraient se succéder au cours d'une seule génération de *B. eunomia* (Chouet, 2011a). Ces phénomènes, s'ils sont confirmés, pourraient

influencer les stratégies de ponte du parasitoïde. Toutes ces hypothèses pourraient être explorées à l'aide d'outils de génétique moléculaire appliqués aux parasitoïdes des hôtes prélevés sur le terrain. En parallèle, il serait pertinent d'examiner les interactions écologiques de *C. eunomia* avec d'autres espèces, telles que les hyperparasitoïdes ou ses prédateurs et ceux de son hôte, qui pourraient jouer un rôle dans la régulation de ses populations et dans l'efficacité globale du parasitisme.

Le comportement des chenilles constitue également un axe prometteur de recherche. Si l'état parasitaire influence l'activité des chenilles, des facteurs génétiques pourraient aussi entrer en jeu. Il est possible que certaines chenilles, plus actives ou « téméraires », soient à la fois plus facilement repérables sur le terrain et plus exposées aux parasitoïdes. A l'inverse, des individus plus discrets ou moins actifs pourraient être sous-échantillonnés, biaisant ainsi l'estimation du taux de parasitisme ainsi que les mesures comportementales associées. Explorer les fondements génétiques des comportements larvaires et leur influence sur les interactions avec les parasitoïdes ouvrirait des perspectives intéressantes en écologie comportementale.

Une piste de recherche complémentaire consisterait à explorer le rôle de la qualité chimique de la plante hôte dans l'attractivité différentielle de *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomia*. En comparant en laboratoire des échantillons de bistorte provenant de différents sites, il serait possible d'évaluer si certaines signatures chimiques sont associées à une plus forte présence de chenilles ou à des taux de parasitisme plus élevés. Ce type d'approche, ancrée en écologie chimique, permettrait de mieux comprendre comment les propriétés de la plante influencent simultanément l'hôte et son parasitoïde.

Si ce mémoire s'est principalement concentré sur les facteurs spatiaux influençant la relation hôte-parasitoïde, l'intégration d'une dimension temporelle représenterait un approfondissement pertinent. Ainsi, un suivi chronologique des différents stades du cycle de vie (*B. eunomia* adulte, œufs, chenilles, émergence des parasitoïdes) permettrait d'examiner les liens dynamiques entre les densités successives à chaque stade, et de mieux comprendre dans quelle mesure le parasitisme contribue à la régulation des populations hôtes au fil du temps. Une hypothèse simple consisterait à vérifier si les zones où l'on observe une forte densité de femelles adultes donnent lieu à un plus grand nombre de pontes, puis de chenilles, et finalement d'adultes émergents. Si ces corrélations ne se vérifient pas, cela suggérerait que des facteurs spatiaux ou environnementaux affectent la survie à différents stades. De plus, si les pontes ne se concentrent pas dans les zones qu'utilisent initialement les femelles adultes,

cela suggère que la décision d'oviposition relève d'un choix spatial, indépendant du lieu d'émergence. Elles pourraient, par exemple, pondre leurs œufs dans des zones de moindre qualité afin d'éviter une pression parasitaire trop élevée (Choutt et al., 2011b).

Enfin, la synchronisation phénologique entre *B. eunomia* et *C. eunomiae* est un point de vigilance majeur. Le succès du parasitisme repose sur la coïncidence étroite entre l'émergence des femelles adultes du parasitoïde et la présence des jeunes stades larvaires de l'hôte (Van Nouhuys et Lei, 2004). Le changement climatique pourrait perturber cette synchronisation en modifiant différemment les phénologies des deux espèces (avancement du développement, réduction ou suppression de la diapause, etc.) (Stireman et al. 2005). De plus, l'évolution des conditions microclimatiques et la dégradation des habitats tourbeux pourraient restreindre la distribution spatiale des deux partenaires. Des recherches ciblées sur la plasticité phénologique de ces espèces, incluant des suivis de terrain et des expérimentations en conditions contrôlées, seront nécessaires pour anticiper les conséquences de ces changements sur leur interaction (Wallisdevries, 2004).

5. Conclusion

Ce mémoire visait à mieux comprendre l'influence des facteurs environnementaux sur la dynamique de la relation hôte-parasitoïde entre *Boloria eunomia* et *Cotesia eunomiae*, à travers trois axes principaux : la caractérisation de l'habitat des chenilles, l'identification des conditions favorisant le parasitisme et l'analyse de l'impact du parasitisme sur le comportement et développement larvaire.

Les résultats obtenus mettent en évidence l'importance de certaines variables abiotiques, notamment le recouvrement en bistorte et l'humidité, dans la répartition spatiale des chenilles à l'échelle fine du patch. A l'échelle du site, seul le recouvrement en bistorte ressort comme un facteur significatif. Ces éléments confirment que la qualité et l'hétérogénéité du microhabitat jouent un rôle déterminant dans la sélection des sites par les chenilles.

Concernant le parasitisme, la luminosité s'est révélée être un facteur influençant significativement la probabilité qu'une chenille soit parasitée, suggérant un lien indirect entre les microclimats, le comportement de thermorégulation des chenilles, et leur vulnérabilité aux parasitoïdes. En revanche, la distance entre chenilles – utilisée comme proxy de la densité locale – n'a pas permis de démontrer d'effet significatif sur le parasitisme, bien qu'une tendance à une agrégation spatiale des individus parasités ait été observée.

Enfin, l'étude comportementale a révélé que les chenilles parasitées sont significativement moins actives, en particulier en ce qui concerne leurs déplacements. Cette réduction d'activité pourrait résulter d'une manipulation physiologique et comportementale exercée par le parasitoïde. Par ailleurs, une intensification de l'activité a été observée chez les chenilles saines à l'approche de la chrysalide, correspondant probablement à la recherche active d'un site favorable à cette métamorphose, tandis qu'aucune tendance claire n'a été détectée chez les chenilles parasitées avant l'émergence des cocons. Par ailleurs, le décalage dans le développement larvaire entre chenilles saines et parasitées pourrait affecter les dynamiques de population, en allongeant la période de vulnérabilité des individus parasités, et fausser les estimations de parasitisme sur le terrain si ce décalage n'est pas correctement pris en compte.

En conclusion, cette étude met en lumière la complexité des interactions entre l'habitat, les hôtes et leurs parasitoïdes. Elle souligne la nécessité de prendre en compte à la fois les dimensions spatiales et comportementales pour comprendre les mécanismes qui gouvernent ces interactions. Ces résultats apportent des éléments utiles à la biologie de conservation, notamment pour la gestion des habitats humides dans lesquels *B. eunomia* et *C. eunomiae* coexistent. Ils suggèrent qu'il serait pertinent de conserver une hétérogénéité d'habitat, incluant à la fois des zones de haute qualité, souvent associées à un fort taux de parasitisme, et des zones suboptimales, où la pression parasitaire est moindre. Ce compromis entre qualité de l'environnement et risque de parasitisme pourrait favoriser la survie globale des populations et renforcer la résilience de l'interaction hôte-parasitoïde.

Les résultats soulignent aussi la nécessité de recherches complémentaires, reposant sur des échantillons plus larges et des suivis à long terme. Ces travaux pourraient être complétés par des expérimentations ciblées, telles que la manipulation contrôlée des conditions d'habitat ou de la répartition des chenilles. L'objectif serait de mieux cerner les causes réelles des relations observées entre l'habitat, les chenilles et leur parasitoïde, et d'orienter plus efficacement les actions de conservation.

6. Bibliographie

- Adamo, S. A., Kovalko, I., Turnbull, K. F., Easy, R. H., & Miles, C. I. (2016). The parasitic wasp *Cotesia congregata* uses multiple mechanisms to control host (*Manduca Sexta*) behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 219(23), 3750–58. <https://doi.org/10.1242/jeb.145300>.
- van Alphen, J. J., & Visser, M. E. (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35, 59–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.000423>
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4), 249–268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8)
- Badillo-Montañón, R., Amancio, G., Falcón-Brindis, A., León-Cortés, J. L., Von Thaden, J., & Dzúl-Cauich, F. (2022). Trophic host–parasitoid interactions of two neotropical butterfly species in southeastern Mexico. *International Journal of Tropical Insect Science*, 42(2), 1865–1875. <https://doi.org/10.1007/s42690-021-00714-1>
- Beckage, N. E., & Gelman, D. B. (2004). Wasp parasitoid disruption of host development: Implications for new biologically based strategies for insect control. *Annual Review of Entomology*, 49, 299–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123324>
- Bergerot, B., Julliard, R., & Baguette, M. (2010). Metacommunity dynamics: Decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient. *PLOS ONE*, 5(6), e11294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011294>
- Bergerot, B., Merckx, T., Van Dyck, H., & Baguette, M. (2012). Habitat fragmentation impacts mobility in a common and widespread woodland butterfly: Do sexes respond differently? *BMC Ecology*, 12(1), 5. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-12-5>
- Bernays, E. A. (1997). Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, 22(1), 121–123. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1997.00042.x>
- Blumberg, D. (1997). Parasitoid encapsulation as a defense mechanism in the Coccoidea (Homoptera) and its importance in biological control. *Biological Control*, 8(3), 225–236. <https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0502>
- Bonsall, M. B., French, D. R., & Hassell, M. P. (2002). Metapopulation structures affect persistence of predator–prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1075–1084. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00670.x>
- Brackley, A., Lill, J. T., & Weiss, M. R. (2021). Adaptive ontogenetic shifts in larval responses to environmental cues. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(12), 1147–1156. <https://doi.org/10.1111/eea.13114>
- Brackley, A., Lill, J., & Weiss, M. (2022). Ecological predictors of pupal survival in a common North American butterfly. *Environmental Entomology*, 51(5), 1030–1039. <https://doi.org/10.1093/ee/nvac055>

- Brown, G. P., Shine, R., & Rollins, L. A. (2024). A biological invasion modifies the dynamics of a host–parasite arms race. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291(2016), 20232403. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2403>
- Byrne, L. (2007). Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Feinstein College of Arts & Sciences Faculty Papers*, 10 (August). <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0027-6>
- Chen, W.-b., Vasseur, L., You, M.-s., Li, J.-y., Wang, C.-x., Meng, R.-x., & Gurr, G. M. (2017). Parasitised caterpillars suffer reduced predation: Potential implications for intra-guild predation. *Scientific Reports*, 7(1), 42636. <https://doi.org/10.1038/srep42636>
- Choutt, J. (2011a). *The butterfly and the wasp: Host–parasitoid relationship between Boloria eunomia and Cotesia eunomiae* [Master’s thesis, Université catholique de Louvain]. Semantic Scholar. <https://www.semanticscholar.org/paper/The-butterfly-and-the-wasp-%3A-host-parasitoid-and-Choutt/a4e0c0b182e48a4b8f6db204ffadb8cc0076d7d3>
- Choutt, J., Turlure, C., Baguette, M., & Schtickzelle, N. (2011b). Parasitism cost of living in a high quality habitat in the bog fritillary butterfly. *Biodiversity and Conservation*, 20(13), 3117–3130. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0116-1>
- Claerebout, S. (2014). *Clé de détermination photographique des papillons de jour de Belgique*. Léon Woué.
- Dengler, J., Jansen, F., Chusova, O., Hüllbusch, E., Nobis, M. P., Van Meerbeek, K., Axmanová, I., et al. (2023). Ecological indicator values for Europe (EIVE) 1.0. *Vegetation Classification and Survey*, 4(January), 7–29. <https://doi.org/10.3897/VCS.98324>
- Dennis, R. L. H., Shreeve, T. G., & Van Dyck, H. (2003a). Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102(August), 417–426. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0579.2003.12492.x>
- Dennis, Roger, Tim Shreeve, et Hans Van Dyck. 2003. « Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint ». *Oikos* 102 (août):417-26. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0579.2003.12492.x>.
- Dennis, R. L. H., Shreeve, T. G., & Van Dyck, H. (2006b). Habitats and resources: The need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity & Conservation*, 15(6), 1943–1966. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-4314-3>
- Driessen, G., & Bernstein, C. (1999). Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68(3), 445–459. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00296.x>
- Eggleton, P., & Belshaw, R. (1992). Insect parasitoids: An evolutionary overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 337(July), 1–20. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0079>
- Finnie, S., Butterill, P., Novotny, V., Redmond, C., Ré Jorge, L., Abe, T., Lamarre, G. P. A., Maicher, V., & Sam, K. (2024). Vertical stratification and defensive traits of caterpillars against parasitoids in a lowland tropical forest in Cameroon. *Oecologia*, 204(4), 915–930. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05542-x>

- Geervliet, J. B. F., Ariëns, S., Dicke, M., & Vet, L. E. M. (1998). Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 11 (February), 113–121. <https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0585>
- Greeney, H. F., Dyer, L. A., & Smilanich, A. M. (2012). Feeding by lepidopteran larvae is dangerous: A review of caterpillars' chemical, physiological, morphological, and behavioral defenses against natural enemies. *Invertebrate Survival Journal*, 9(1), 7–34.
- Gross, P. (2003). Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 38, 251–273. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.001343>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1–2), 17–38. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00549.x>
- Hanski, I. (1997). Habitat destruction and metapopulation dynamics. In S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Shachak, & G. E. Likens (Eds.), *The ecological basis of conservation: Heterogeneity, ecosystems, and biodiversity* (pp. 217–227). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6003-6_22
- Harvey, J. A., Poelman, E. H., & Tanaka, T. (2013). Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology*, 58, 333–351. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153622>
- Hassell, M. P., & May, R. M. (1988). Spatial heterogeneity and the dynamics of parasitoid-host systems. *Annales Zoologici Fennici*, 25(1), 55–61.
- Hassell, M. P. (2000). Host–parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 69(4), 543–566. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00445.x>
- Hawkins, B. A., Mills, N. J., Jarvis, M. A. J., & Price, P. W. (1999). Is the biological control of insects a natural phenomenon? *Oikos*, 86(3), 493–506. <https://doi.org/10.2307/3546654>
- Hellmann, J. J. (2002). Butterflies as model systems for understanding and predicting climate change. In *Wildlife responses to climate change: North American case studies*. Island Press.
- Holyoak, M., & Lawler, S. (1996). Persistence of an extinction-prone predator-prey interaction through metapopulation dynamics. *Ecology*, 77(September), 1867–1879. <https://doi.org/10.2307/2265790>
- Joy, J., & Pullin, A. S. (1997). The effects of flooding on the survival and behaviour of overwintering large heath butterfly *Coenonympha tullia* larvae. *Biological Conservation*, 82(1), 61–66. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00006-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00006-2)
- Kingsolver, J. G., & Woods, H. A. (1997). Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *Physiological Zoology*, 70(6), 631–638. <https://doi.org/10.1086/515872>

- Klok, C. J., & Chown, S. L. (1998). Interactions between desiccation resistance, host-plant contact and the thermal biology of a leaf-dwelling sub-Antarctic caterpillar, *Embryonopsis halticella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Journal of Insect Physiology*, 44(7), 615–628. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00052-3](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00052-3)
- Lahondère, C. (2023). Recent advances in insect thermoregulation. *Journal of Experimental Biology*, 226(18), jeb245751. <https://doi.org/10.1242/jeb.245751>
- Le Masurier, A. D. (1990). Host discrimination by *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* parasitising *Pieris brassicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 54(1), 65–72. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01313.x>
- Lem, McMillan, Herbison, R. H., Biron, D. G., Barkhouse, A., Miller, D. W., Raun, N., & Adamo, S. A. (2024). The caterpillar *Manduca sexta* brain shows changes in gene expression and protein abundance correlating with parasitic manipulation of behaviour. *Scientific Reports*, 14(1), 31773. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-82506-4>
- Martin, J. G. A., Nussey, D. H., Wilson, A. J., & Réale, D. (2011). Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: A power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(4), 362–374. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00084.x>
- Mennechez, G., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2003). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: Comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology*, 18(April), 279–291. <https://doi.org/10.1023/A:1024448829417>
- Merlet, M., & Houard, X. (n.d.). *Fiches espèces TVB*. MNHN-OPIE. Consulté le 28 mai 2024. https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/131219_-_mnhn-opie_rapport_fiches_tvb_cdr.pdf
- Mirth, C., Truman, J. W., & Riddiford, L. M. (2005). The role of the prothoracic gland in determining critical weight for metamorphosis in *Drosophila melanogaster*. *Current Biology: CB*, 15(20), 1796–1807. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.09.017>
- Mohan, P., & Sinu, P. A. (2017). Parasitoid wasp usurps its host to guard its pupa against hyperparasitoids and induces rapid behavioral changes in the parasitized host. *PLOS ONE*, 12(6), e0178108. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178108>
- Moore, M. E., Alston, M. A., & Kingsolver, J. G. (2023). Behavioral thermoregulation of caterpillars is altered by temperature, but not parasitism: An empirical field study. *Ecosphere*, 14(6), e4578. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4578>
- Nieminen, M., Suomi, J., Van Nouhuys, S., Sauri, P., & Riekkola, M.-L. (2003). Effect of iridoid glycoside content on oviposition host plant choice and parasitism in a specialist herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 29(4), 823–844. <https://doi.org/10.1023/a:1022923514534>
- Ohsaki, N., & Sato, Y. (1994). Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology*, 75(1), 59–68. <https://doi.org/10.2307/1939382>
- Okuyama, T. (2024). Density-dependent distributions of hosts and parasitoids resulting from density-independent dispersal rules: Implications for host–parasitoid interactions and population dynamics. *Movement Ecology*, 12(1), 83. <https://doi.org/10.1186/s40462-024-00525-2>

- Pol, M. van de, & Wright, J. (2009). A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour*, 77(3), 753–758. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.006>
- Polechová, J., & Storch, D. (2018). Ecological niche. In *Encyclopedia of Ecology* (2nd ed.). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11113-3>
- Radchuk, V., WallisDeVries, M. F., & Schtickzelle, N. (2012). Spatially and financially explicit population viability analysis of *Maculinea alcon* in the Netherlands. *PLOS ONE*, 7(6), e38684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038684>
- Radchuk, V., Turlure, C., & Schtickzelle, N. (2013). Each life stage matters: The importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 275–285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02029.x>
- Ricklefs, R. E. (2008). *The economy of nature* (6th ed.). W. H. Freeman and Company. https://www.academia.edu/15092278/Ricklefs_The_Economy_of_Nature_6th_txtbk
- Rochat, E., Manel, S., Deschamps-Cottin, M., Widmer, I., & Joost, S. (2017). Persistence of butterfly populations in fragmented habitats along urban density gradients: Motility helps. *Heredity*, 119(5), 328–338. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.40>
- Röse, U. S. R., Lewis, W. J., & Tumlinson, J. H. (1998). Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 24(2), 303–319. <https://doi.org/10.1023/A:1022584409323>
- Sandström, U. G., Angelstam, P., & Khakee, A. (2006). Urban comprehensive planning – Identifying barriers for the maintenance of functional habitat networks. *Landscape and Urban Planning*, 75(1), 43–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.11.016>
- Schtickzelle, N. (2003a). *Metapopulations dynamics and viability of the bog fritillary butterfly Proclossiana eunomia* [doctoral dissertation].
- Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2003b). Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 533–545. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00723.x>
- Schtickzelle, N., Mennechez, G., & Baguette, M. (2006). Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*, 87(4), 1057–1065. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1057:DDWHFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1057:DDWHFI]2.0.CO;2)
- Schtickzelle, N., Turlure, C., & Baguette, M. (2007a). Grazing management impacts on the viability of the threatened bog fritillary butterfly *Proclossiana eunomia*. *Biological Conservation*, 136(4), 651–660. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.012>
- Schtickzelle, N., & Quinn, T. P. (2007b). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4), 297–314. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x>

- Shaw, M. R., & Hochberg, M. E. (2001). The neglect of parasitic Hymenoptera in insect conservation strategies: The British fauna as a prime example. *Journal of Insect Conservation*, 5(4), 253–263. <https://doi.org/10.1023/A:1013393229923>
- Shaw, M. (2003). Revised synonymy in the genus *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae): The identity of *Microgaster vestalis* Haliday, 1834, as a senior synonym of *Apanteles plutellae* Kurdjumov, 1912. *Entomologist's Gazette*, 54 (January), 187–189.
- Shaw, M. R. (2006). Habitat considerations for parasitic wasps (Hymenoptera). *Journal of Insect Conservation*, 10(2), 117–127. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-6288-1>
- Shaw, M. R. (2009a). *Cotesia* Cameron (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae) parasitoids of Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) in Europe, with description of three new species. *Unpublished manuscript / publication without formal journal reference*.
- Shaw, M., Stefanescu, C., & van Nouhuys, S. (2009b). Parasitoids of European butterflies. In J. Settele, T. Shreeve, M. Konvicka, & H. Van Dyck (Eds.), *Ecology of butterflies in Europe* (pp. 130–156). Cambridge University Press.
- Stireman, J. O., Dyer, L. A., Janzen, D. H., Singer, M. S., Lill, J. T., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., et al. (2005). Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(48), 17384–17387. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508839102>
- Suszczyńska, A., Kaniewska, M. M., Bebas, P., Giebułtowicz, J. M., & Kotwica-Rolinska, J. (2017). Circadian regulation of caterpillar feeding and growth. *Journal of Insect Physiology*, 101(August), 113–122. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.07.009>
- Tenhumberg, B., Keller, M. A., Possingham, H. P., & Tyre, A. J. (2001). Optimal patch-leaving behaviour: A case study using the parasitoid *Cotesia rubecula*. *Journal of Animal Ecology*, 70(4), 683–691. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00530.x>
- Tichý, L., Axmanová, I., Dengler, J., Guarino, R., Jansen, F., Midolo, G., Nobis, M. P., et al. (2023). Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*, 34(1), e13168. <https://doi.org/10.1111/jvs.13168>
- Turlings, T. C., Tumlinson, J. H., & Lewis, W. J. (1990). Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250(4985), 1251–1253. <https://doi.org/10.1126/science.250.4985.1251>
- Turlings, T. C., Tumlinson, J. H., Eller, F., & Lewis, W. (1991). Larval-damaged plants: Source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58(January), 75–82. <https://doi.org/10.1007/BF00163316>
- Turlings, T. C., Loughrin, J. H., McCall, P. J., Röse, U. S. R., Lewis, W. J., & Tumlinson, J. H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(10), 4169–4174. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.10.4169>
- Turlure, C., Van Dyck, H., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2009). Resource-based habitat definition, niche overlap and conservation of two sympatric glacial relict butterflies. *Oikos*, 118 (March), 950–960. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17269.x>

- Turlure, C., Choutt, J., Van Dyck, H., Baguette, M., & Schtickzelle, N. (2010a). Functional habitat area as a reliable proxy for population size: Case study using two butterfly species of conservation concern. *Journal of Insect Conservation*, 14(4), 379–388. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9269-3>
- Turlure, C., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2010b). Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. *Landscape Ecology*, 25(1), 95–108. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9403-3>
- Turlure, C., Radchuk, V., Baguette, M., Van Dyck, H., & Schtickzelle, N. (2011). On the significance of structural vegetation elements for caterpillar thermoregulation in two peat bog butterflies: *Boloria eunomia* and *B. aquilonaris*. *Journal of Thermal Biology*, 36(3), 173–180. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.02.001>
- Turlure, C., Schtickzelle, N., Dubois, Q., Baguette, M., Dennis, R. L. H., & Van Dyck, H. (2019). Suitability and transferability of the resource-based habitat concept: A test with an assemblage of butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7 (May), Article 127. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00127>
- Ueno, T., & Tanaka, T. (1996). Self–host discrimination by a parasitic wasp: The role of short-term memory. *Animal Behaviour*, 52(5), 875–883. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0235>
- Van Nouhuys, S., & Lei, G. (2004). Parasitoid–host metapopulation dynamics: The causes and consequences of phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 526–535. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00827.x>
- Vanreusel, W., & Van Dyck, H. (2007). When functional habitat does not match vegetation types: A resource-based approach to map butterfly habitat. *Biological Conservation*, 135(2), 202–211. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.035>
- Vet, L. E. M. (2001). Parasitoid searching efficiency links behaviour to population processes. *Applied Entomology and Zoology*, 36, 399–408. <https://doi.org/10.1303/aez.2001.399>
- Vijeta, S., Shikha, S., & Anamika, S. (2021). The principal factors responsible for biodiversity loss. *Open Journal of Plant Science*, 1(1), 11–14. <https://doi.org/10.17352/ojps.000026>
- Waeyenbergh, M. (1996). Le parasitisme facteur-clé de la survie des populations locales de rhopalocères. *Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 53(3).
- WallisDeVries, M. (2004). A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology*, 18 (March), 489–499. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00336.x>
- Weinersmith, K. L. (2019). What's gotten into you?: A review of recent research on parasitoid manipulation of host behavior. *Current Opinion in Insect Science*, 33 (June), 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.11.011>
- Žitňan, D., Kingan, T. G., Kramer, S. J., & Beckage, N. E. (1995). Accumulation of neuropeptides in the cerebral neurosecretory system of *Manduca sexta* larvae parasitized by the braconid wasp *Cotesia congregata*. *The Journal of Comparative Neurology*, 356(1), 83–100. <https://doi.org/10.1002/cne.903560106>