

Influence de la présence d'individus conspécifiques sur la recherche de sites de ponte et le comportement d'apprentissage chez deux écotypes du papillon *Pararge aegeria* (Lépidoptère : Nymphalidae)

GEORGES Mélanie

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

Promoteur : Prof. Hans Van Dyck (UCLouvain)

Encadrant : Simon Braem (UCLouvain)

Année académique 2020-2021

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier Monsieur Hans Van Dyck, mon promoteur, de m'avoir guidée pour le début de cette aventure grâce à ses remarques constructives ainsi qu'à son suivi et de nombreuses relectures malgré les conditions difficiles et exceptionnelles de la pandémie à laquelle nous faisons face actuellement. Avoir eu l'occasion de travailler à ses côtés m'a beaucoup appris, ainsi qu'aux côtés de Simon Braem, mon encadrant, que je remercie également pour m'avoir donné de précieux conseils afin d'améliorer ce mémoire, de mieux structurer celui-ci, et qui m'a accompagné pour l'élevage de *Pararge* (même s'il a dû parler français pour moi, thank you Simon !).

Merci également à Aure Vannieuwenhuyze, étudiante de l'UCLouvain, pour son aide précieuse pour aller mettre et enlever les papillons dans les petites cages de l'expérience, étant donné ma difficulté à le faire moi-même à cause de ma mobilité réduite. Merci aussi à Sara Brabant, mémorante qui s'occupait du même élevage de *P. aegeria*, pour m'avoir soutenue et aidée.

Je tiens également à remercier mon entourage pour avoir essayé de me rassurer et de m'encourager durant mes moments de stress.

Finalement, j'aimerais remercier les membres du jury, qui m'ont fait l'honneur d'accepter de prendre de leur temps afin d'évaluer mon mémoire.

Résumé

Chez de nombreux animaux ovipares, la sélection de l'habitat comprenant des conséquences pour la progéniture se fait par la sélection du site de ponte. Les individus femelles papillons utilisent une grande partie de leur temps de vol pour chercher des sites d'oviposition favorables à la ponte et au développement larvaire. L'utilisation des informations sociales dans la prise de décision aide les individus à éviter les coûts d'acquisition d'informations personnelles et à avoir des informations sur les conditions ambiantes. Mais cette utilisation peut avoir des coûts si elle résulte en une attraction conspécifique, ce qui a pour effet de la concurrence. De plus, la manière dont le comportement de ponte diffère avec l'apprentissage est étudié car il peut affecter les choix de ponte des femelles adultes. L'organisme modèle étudié lors de ce mémoire est le papillon *Pararge aegeria* L., espèce anciennement strictement forestière mais qui est de plus en plus souvent observée dans les paysages anthropiques plus ouverts et fragmentés, surement favorisé par le réchauffement climatique. Les deux écotypes étudiés, forestier et agricole, peuvent réagir différemment. L'expérience est réalisée dans une grande cage à l'extérieur, où l'on observe le comportement de la femelle testée face à un choix entre un compartiment avec la présence de signaux sociaux et un compartiment sans ces signaux. Ce test est réalisé une 2^e fois pour chaque individu sans signaux sociaux. Les individus forestiers étaient davantage attirés par les signaux sociaux en ce qui concerne la préférence de ponte au 1^{er} essai, contrairement à l'écotype agricole qui était davantage repoussé par ceux-ci. L'écotype agricole choisirait donc d'éviter les coûts de la compétition intraspécifique, alors que l'écotype forestier choisirait une stratégie de gain de temps en utilisant les informations des conspécifiques. Ces différences entre écotypes ne se reflètent pas dans le 2^e essai, lorsque les individus ne sont plus naïfs et que les femelles modèles ne sont plus là. De plus, le temps relatif passé dans le compartiment avec les signaux sociaux était plus élevé pour les femelles d'écotype forestier qui ont pondu que pour les femelles d'écotype agricole qui ont pondu durant le 1^{er} essai, mais cette différence ne s'est pas non plus retrouvée dans le 2^e essai. Cela peut signifier qu'il n'y a pas eu d'apprentissage pour ces individus. Cependant, les individus forestiers ont mis moins de temps pour sortir de la cage centrale au 2^e essai qu'au 1^{er}, ce qui montre une certaine forme d'apprentissage car l'écotype forestier a modifié son comportement suite à une expérience. Mais il faut rester prudent quant à l'interprétation de ces résultats notamment à cause de certains biais comme la température ou le taux de nuages qui peuvent les influencer. Un certain manque de motivation a également été observé chez les individus. D'autres expériences sont nécessaires afin de confirmer ces résultats, en faisant par exemple un test contrôle où les signaux sociaux ne sont pas présents, et en mesurant des facteurs supplémentaires tel que le vent.

Abstract

In many oviparous animals, habitat selection with consequences for offspring is achieved through selection of the laying site. Female butterfly individuals use a large part of their flight time to search for oviposition sites favourable for egg laying and larval development. The use of social information in decision making helps individuals to avoid the costs of acquiring personal information and to have information on environmental conditions. However, this use may have costs if it results in a conspecific attraction, which results in competition. In addition, the way in which egg-laying behaviour differs with learning is studied as it may affect the egg-laying choices of adult females. The model organism studied in this thesis is the butterfly *Pararge aegeria* L., a species previously strictly forested but which is increasingly observed in more open and fragmented anthropogenic landscapes, probably favoured by global warming. The two ecotypes studied, forest and agricultural, may react differently. The experiment is carried out in a large cage outdoors, where the behaviour of the tested female is observed when faced with a choice between a compartment with the presence of social cues and a compartment without these cues. This test is performed a second time for each individual without social cues. Forest individuals were more attracted by social cues with regard to laying preference at the 1st trial, in contrast to the agricultural ecotype which was more repelled by them. The agricultural ecotype would therefore choose to avoid the costs of intraspecific competition, whereas the forest ecotype would choose a time-saving strategy using information from the individuals. These differences between ecotypes are not reflected in the 2nd trial, when the individuals are no longer naïve and the model females are no longer there. In addition, the relative time spent in the compartment with social signals was higher for females of forest ecotype that laid eggs than for females of agricultural ecotype that laid eggs during the 1st trial, but this difference was not found in the 2nd trial either. This may mean that there was no learning for these individuals. However, the forest individuals took less time to leave the central cage in the second trial than in the first trial, which shows some form of learning because the forest ecotype changed its behaviour following an experiment. But it is necessary to remain cautious about the interpretation of these results, especially because of certain biases such as temperature or the rate of clouds that can influence them. A certain lack of motivation has also been observed in individuals. Further experiments are needed to confirm these results, for example by doing a control test where social signals are not present, and by measuring additional factors such as wind.

Table des matières

1. Introduction	6
1.1 Importance de la sélection d'habitat et du site d'oviposition	6
1.2 Utilisation des signaux sociaux et comment l'individu réagit avec les informations qu'il a reçu de ces signaux	7
1.3 Influence de la présence de conspécifiques	9
1.3.1 Repoussés : signal indirect pour éviter la concurrence de la progéniture	9
1.3.2 Attirés : qualité des patchs et avantages de groupes pour la progéniture	12
1.4 Importance de l'apprentissage	14
1.5 Espèce d'étude : <i>Pararge aegeria</i>	17
2. Objectifs & hypothèses	20
2.1 Objectifs :	20
2.2 Hypothèses :	20
3. Matériel et méthodes	21
3.1 Espèce d'étude	21
3.2 Capture des femelles sur le terrain (localisation des sites)	23
3.3 Culture de plantes hôtes	24
3.4 Élevage de <i>P. aegeria</i>	25
3.5 Reproduction	27
3.6 Protocole expérimental	28
3.7 Analyses statistiques	30
4. Résultats	32
4.1 Mesures des conditions durant l'expérience	32
4.2 Analyse descriptive des observations	33
4.3 Motivation à sortir	34
4.4 Préférence sociale	37
4.4.1 Préférence générale	37
4.4.2 Préférence de ponte	40

4.5 Consistance du choix	43
5. Discussion	45
5.1 Préférence sociale	45
5.1.1 Préférence générale	45
5.1.2 Préférence de ponte	45
5.2 Apprentissage	48
5.2.1 Motivation à sortir	49
5.2.2 Consistance du choix	51
5.3 Réflexions critiques sur l'expérience	52
5.3.1 Manque de motivation à sortir	52
5.3.2 Autres réflexions	54
5.4 Perspectives	56
5.5 Importance de l'oviposition et de l'apprentissage chez les écotypes dans un contexte d'expansion écologique	57
6. Références	59

1. Introduction

1.1 Importance de la sélection d'habitat et du site d'oviposition

La sélection de l'habitat est un processus comportemental important beaucoup étudié pour ses effets au niveau de la population (Nielsen et al. 2013). Les individus les plus aptes à sélectionner et à utiliser les ressources nécessaires ont probablement la meilleure fitness (Nielsen et al. 2013).

Chez de nombreux animaux ovipares, la sélection de l'habitat comprenant des conséquences pour la progéniture se fait par la sélection du site de ponte (Resetarits 1996, Doligez and Boulinier 2008). Le succès de reproduction des organismes dépend fortement de la sélection d'un site approprié (Rudolf and Rödel 2005). En ce qui concerne les insectes plus particulièrement, ils utilisent au cours de leur vie différentes ressources comme la nourriture, des partenaires, des sites de ponte et des abris ou des sites de repos (Prokopy et al. 1984). Ces ressources peuvent être caractérisées en deux catégories fonctionnelles qui représentent les exigences fondamentales des organismes : les consommables et les conditions environnementales appropriées ainsi que les substrats essentiels (Dennis et al. 2003). Des besoins différents en ressources peuvent également être observés entre les différents stades des insectes. Par exemple, les stades immatures et adulte des papillons occupent des végétations différentes et potentiellement à des endroits différents (Dennis et al. 2003). Chez beaucoup d'organismes, comme divers insectes et amphibiens, l'immobilité des larves fait qu'elles ne peuvent pas quitter les sites choisis par leurs parents si les conditions deviennent défavorables. Il y a donc une pression sélective assez forte sur la capacité des femelles à faire la distinction entre les sites de ponte de haute et de basse qualité (Rudolf and Rödel 2005) car les larves dépendent du comportement de la femelle pour leur localisation finale sur les plantes hôtes. La femelle est responsable à la fois du choix du biotope, du climat local et de la plante hôte (Dennis 2012).

Les individus femelles utilisent une grande partie de leur temps de vol pour chercher des sites d'oviposition favorables à la ponte et au développement larvaire (Hellmann 2002), évalué par les femelles comme permettant un taux de survie optimal pour leur progéniture grâce à un habitat et une plante hôte de qualité. Mais même si des choix optimaux sont effectués pour l'utilisation des ressources, le résultat peut ne pas être optimal (Dennis 2012). Le processus de sélection du site de ponte se fait souvent en fonction de facteurs abiotiques (composition du sol, température, humidité, etc.) (Huk and Kühne 1999, Reich and Downes 2003) ainsi qu'en fonction des facteurs biotiques, comme la plante hôte, la présence de conspécifiques et de prédateurs (Resetarits and Wilbur 1989) ou de races-hôtes (Drès and Mallet 2002). La qualité des plantes hôtes peut être déterminante pour expliquer l'incidence des espèces (Dennis et al. 2003) et les femelles qui

pondent ainsi que les larves en développement sont très exigeantes sur l'état des plantes hôtes (Dennis 2012). Les papillons, groupe sur lequel nous allons nous concentrer davantage dans ce mémoire, sont des ectothermes. Le climat local et le microclimat sont donc également des composantes très importantes dans la sélection du site d'oviposition. En effet, les œufs pondus dans des conditions non optimales de chaleur, lumière, et humidité ont une probabilité réduite d'éclosion et de survie (Dennis 2012). La capacité d'une larve à exploiter une plante hôte peut donc être influencée par l'environnement local de celle-ci (Dennis 2012).

Mais les papillons se déplacent surtout en réponse à la répartition des autres individus, à la fois des conspécifiques et d'autres espèces (Dennis 2012). Il en résulte des mouvements et des changements car la présence des individus conspécifiques révèlent l'existence de ressources potentielles, ou représentent des partenaires potentiels, ou encore sont des concurrents pour les ressources, tandis que les individus d'autres espèces peuvent être des ennemis (prédateurs, parasites), des concurrents ou des symbiotes (Dennis 2012). Les facteurs qui expliquent la répartition des individus dans les habitats sont donc complexes (Dennis 2012). Lorsqu'un individu est à la recherche d'une ressource, il peut rencontrer un conspécifique effectuant la même recherche. L'individu doit donc prendre une décision entre rejoindre le conspécifique ou rester indépendant (Prokopy and Roitberg 2001). Ici, nous allons nous concentrer davantage sur la sélection du site de ponte en fonction de la présence ou non de conspécifiques.

1.2 Utilisation des signaux sociaux et comment l'individu réagit avec les informations qu'il a reçu de ces signaux

La communication et l'apprentissage font partie intégrante du succès des sociétés d'insectes (Leadbeater and Chittka 2007). L'utilisation des informations sociales, c'est-à-dire de l'emplacement, de la performance et du comportement d'autres individus dans la prise de décision (Danchin et al. 2004), est très répandue sur le plan phylogénétique (Raitanen et al. 2014) et aide les individus à éviter les coûts d'acquisition d'informations personnelles et à avoir des informations sur les conditions ambiantes (Dall et al. 2005). Par exemple, les papillons pourraient utiliser les informations sociales pour une raison de gain de temps (Stöhr 1998) car, comme chez beaucoup d'insectes phytophages, la reproduction se déroule selon un temps limité (Välimäki et al. 2008). Mais cette utilisation d'informations sociales peut avoir des coûts si elle résulte en une attraction conspécifique (Stamps and Krishnan 2005), ce qui a pour effet de la concurrence (Seppänen et al. 2007). Il peut donc y avoir un compromis entre les avantages et les coûts de l'attraction conspécifique. Dans certains cas, les insectes utilisent les signaux fournis par inadvertance, et

dans d'autres les signaux façonnés par la sélection spécifiquement pour le transfert d'informations (transmettre des informations apprises, surtout au sein des insectes sociaux). Dans tous les cas, la valeur des informations obtenues dépend du contexte (Laland 2004).

Différents signaux sont utilisés par les insectes. Des signaux visuels et olfactifs sont utilisés par les femelles papillons pour la sélection de sites d'oviposition (Dennis 2012). Il existe aussi les signaux tactiles avec un contact direct entre la femelle et la plante (comme chez *Pieris brassicae*) (Dennis 2012). Les mécanismes utilisés par les individus sont intéressants à aborder afin de savoir comment et pourquoi les individus utilisent ces signaux.

Les indices visuels sont par exemple appris et utilisés par les coléoptères *Dastarcus helophoroides* lors de leur recherche et sélection de sites de ponte (Lyu et al. 2018). Chez les lépidoptères, il a été montré que certaines espèces reconnaissent visuellement les œufs conspécifiques, et préfèrent donc pondre sur des plantes ou des parties de plantes hôtes sans œufs (Wiklund and Åhrberg 1978, Rausher 1979, Shapiro 1981). Par exemple, des expériences de terrain ont montré que les papillons *Mechanitis lysimnia* étaient capables de reconnaître des groupes d'œufs conspécifiques par des indices visuels et préféraient pondre sur des plantes hôtes exemptes d'œufs. Les données ont montré que la reconnaissance des œufs conspécifiques s'est fait par la coloration blanche évidente de la couvée, et donc pas majoritairement par des indices tactiles ou olfactifs (Vasconcellos-Neto and Monteiro 1993). Avant d'effectuer leur choix, les papillons semblent évaluer la quantité de nourriture en examinant visuellement la quantité de feuilles et la présence ou non d'œufs et de larves (Vasconcellos-Neto and Monteiro 1993). La reconnaissance visuelle des œufs, qui implique souvent leur évitement par la femelle, se produit également dans d'autres groupes de lépidoptères tels que *Battus philenor* (Rausher 1979), *Pieris protodice*, *Euchloe ausonoides*, *Anthocharis sara* et *Pieris sisymbrii* (Shapiro 1981), *Anthocharis cardamines* (Wiklund and Åhrberg 1978).

En ce qui concerne les repères olfactifs, laissés sur les ressources par les visiteurs précédents, ils sont une forme d'informations sociales très diversifiées chez les insectes. Pour la recherche de nourriture, ces substances chimiques semblent fonctionner par exemple pour les butineuses en recrutant d'autres individus conspécifiques pour se nourrir et lorsqu'elles doivent éviter des ressources déjà épuisées. En effet, les abeilles et les bourdons laissent des traces chimiques volatiles sur les fleurs où ils sont déjà passés, ce qui peut amener à un comportement d'évitement chez les individus conspécifiques (Giurfa and Núñez 1992, Goulson et al. 1998). Ce comportement permet probablement d'éviter de revisiter les mêmes fleurs (Leadbeater and Chittka 2007).

Les papillons reconnaissent également les individus conspécifiques via les signaux chimiques (substances volatiles et non volatiles), à courtes distances (Salcedo 2010). Par exemple, il existe beaucoup de cas de substances volatiles libérées par les herbivores (larves conspécifiques) dissuadant la ponte des femelles (Allmann et al. 2013). Cette dissuasion peut être due à l'évitement de la concurrence ou du cannibalisme (Doubt et al. 1998). La détection d'œufs conspécifiques peut être due à une phéromone déposée au moment de la ponte, comme suggéré pour *A. cardamines* (Dempster 1992) et démontré chez *Pieris brassicae* (Rothschild and Schoonhoven 1977). De plus, dans une étude sur le papillon *P. napi*, les auteurs ont considéré qu'il y avait plus de probabilité que les femelles aient utiliser des indices olfactifs plutôt que visuels étant donné que les œufs sur la face inférieure des feuilles de l'hôte n'étaient pas facilement visibles (Raitanen et al. 2014). Les signaux olfactifs peuvent aussi être émis par la plante hôte comme défense induite contre les herbivores (Courtney 1981), activée par la présence d'œufs (Hilker and Meiners 2006), mais les femelles peuvent également sentir les substances volatiles spécifiques des œufs dérivées des femelles en ponte ou de leurs partenaires. Par exemple, la défense des œufs du papillon *Utetheisa ornatix* contre les ennemis est réalisée par des alcaloïdes pyrrolizidiniques volatils qui sont dérivés de la femelle et plus précisément du régime larvaire mâle de l'éjaculat mâle (Dussourd et al. 1988). Chez *P. napi*, les éjaculats des mâles contiennent des substances volatiles qu'au moins les mâles peuvent détecter et modifier ainsi leur comportement (Andersson et al. 2004).

1.3 Influence de la présence de conspécifiques

Il est maintenant important de présenter certains processus qui peuvent être modifiés lorsque l'individu se trouve en présence de conspécifiques. Les comportements d'adhésion ou d'évitement ainsi que les avantages et les coûts peuvent néanmoins différer selon les espèces, l'état physiologique et informationnel de l'individu, ainsi que selon le contexte et la disponibilité des ressources (Prokopy and Roitberg 2001).

1.3.1 Repoussés : signal indirect pour éviter la concurrence de la progéniture

Les individus de la même espèce sont généralement considérés comme des concurrents ayant un effet négatif sur la disponibilité des ressources alimentaires (Baude et al. 2011) et sur les performances comme la fécondité, le nombre d'œufs pondus (Jaumann and Snell-Rood 2017), la survie des larves et la masse nymphale (Gibbs et al. 2004, Kivelä and Välimäki 2008). Mais chaque plante hôte ne compte pas forcément pour la femelle, le microclimat joue un rôle très important comme il a été mentionné ci-dessus. En effet, le microclimat affecte fortement la distribution des larves et des papillons adultes (Hellmann et al. 2004). Par conséquent, s'il y a

plusieurs plantes hôtes présentes sur un site particulier mais qu'il n'y en a par exemple qu'une seule parmi elles qui offre des conditions de microclimat idéales, alors il est possible que plusieurs femelles se concentrent sur la/les même(s) plante(s). Ceci augmentera la densité en individus, ce qui pourrait donc probablement augmenter la compétition entre eux. Il a été démontré que la concurrence intraspécifique affecte le développement des larves d'insectes (Applebaum and Heifetz 1999) parce que l'augmentation de la densité peut diminuer la quantité de nourriture disponible pour les larves (Dethier 1959, Putman 1977). Chez plusieurs taxons d'invertébrés et de vertébrés, un nombre trop élevé d'individus par rapport à la quantité de ressources disponible à un endroit donné entraîne une taille plus petite, une fécondité plus faible, une viabilité également plus faible de la progéniture et des taux plus élevés de famine de la progéniture (Peters and Barbosa 1977, Wiklund and Andersson 1994, Tella et al. 2001). Pour les animaux qui ont un stade juvénile assez peu mobile, comme le papillon *Pararge aegeria* (notre cas d'étude, détaillé plus loin), les coûts de la concurrence peuvent être très élevés. Les larves de nombreux insectes holométaboles se déplacent lentement et restent dans la zone très proche où elles éclosent (Jones 1977). Chez ces insectes, une densité larvaire élevée peut mener à des conséquences négatives sur la morphologie, la physiologie et certains traits d'histoire de vie des larves et des adultes, comme par exemple une taille corporelle des adultes et une masse nymphale plus faibles, une survie larvaire réduite et un temps de développement larvaire plus long (Gibbs et al. 2004, Alto et al. 2012, Yoshioka et al. 2012). C'est en général la compétition intraspécifique qui provoque ces conséquences (Gibbs et al. 2004, Kivelä and Välimäki 2008). En effet, comme les individus d'une même espèce ont besoin de ressources très similaires alors que des espèces différentes ont un chevauchement de niches réalisées plus restreint, la compétition intraspécifique provoque généralement des effets plus forts que la compétition interspécifique (Connell 1983).

Il est également important de préciser que la concurrence sur des ressources limitées a été divisée en deux types différents (Nicholson 1954). Dans la compétition directe, certains individus sont capables de monopoliser les ressources plus que les autres. Les coûts de la concurrence pour les ressources ne sont donc pas également répartis, les individus monopolisant les ressources obtiennent la plupart des ressources disponibles, aux dépens des autres (Nicholson 1954). Un exemple chez qui ce type de concurrence se produit est *Anthocharis cardamines*. En effet, si plusieurs œufs sont pondus sur une inflorescence, la première larve à éclore tue généralement les autres (Dempster 1992). Les femelles ont donc la capacité de détecter (moyens de détection présentés ci-dessus dans la partie « Utilisation des signaux sociaux... ») la présence d'œufs de la même espèce sur les plantes, et d'éviter d'y pondre (Wiklund and Åhrberg 1978). Le deuxième groupe est la compétition indirecte qui se produit lorsque les ressources sont réparties de manière

égale entre les individus, ce qui fait que les individus disposent d'une même faible disponibilité de ressources (Nicholson 1954). Chez *Pararge aegeria*, c'est plutôt ce type de concurrence qui se produit (Gibbs et al. 2004).

C'est pourquoi, pour éviter ces coûts, les stratégies d'évitement des congénères pendant la ponte sont parfois privilégiées en pondant leurs œufs dans des endroits éloignés des autres femelles (Stein and Blaustein 2015, Jaumann and Snell-Rood 2017). En effet, les femelles *Pieris brassicae* évitent par exemple généralement les signaux congénitaux (Sato et al. 1999), tout comme certaines autres espèces de papillons qui subissent la compétition larvaire (Rothschild and Schoonhoven 1977, Wiklund and Åhrberg 1978, Rausher 1979, Shapiro 1981). Mais l'évitement des individus conspécifiques n'est évidemment possible que si d'autres sites appropriés sont disponibles (Rudolf and Rödel 2005). Cependant, il faut également prendre en compte la stratégie de ponte. En effet, même si beaucoup de lépidoptères déposent leurs œufs individuellement, comme c'est le cas chez *Pararge aegeria* (Shreeve 1986, Garcia-Barros and Fartmann 2009), il existe des espèces dont les femelles déposent des grappes pouvant contenir des centaines d'œufs (Stamp 1980, Hebert 1983, Clark and Faeth 1998) comme chez *P. brassicae* (Geiselhardt et al. 2013). Ceci entraîne une agrégation de larves. Mais ce regroupement d'œufs peut également être une conséquence de femelles qui déposent leur œuf individuel côte à côte (Mallet and Jackson 1980), même si ce nombre d'œufs par plante serait tout de même plus faible si les femelles déposent leurs œufs individuels côte à côte plutôt que si les femelles déposent directement des grappes d'œufs. Etant donné que la plupart des œufs sont cachés sous les œufs de surface, ce comportement social permet à la descendance d'avoir une protection contre les prédateurs et une probabilité de mortalité plus faible par dessiccation (Clark and Faeth 1998) ainsi qu'un rôle double vis-à-vis des parasitoïdes : réduire la probabilité de mortalité par attaque de parasitoïdes (Stamp 1981) étant donné que chaque individu a moins de probabilité de se faire tuer lorsque le parasitoïde les a remarqué, mais cela peut aussi augmenter la détectabilité (Stamp 1981) des individus étant donné qu'un groupe d'œufs est davantage visible qu'un œuf individuel. Quels que soient les avantages ou les coûts d'agrégation des œufs individuels, c'est l'individu adulte femelle qui détermine le placement de ceux-ci.

Chez certaines espèces de papillons, la présence de mâles pendant la ponte affecte également certains aspects du comportement de ponte et l'interférence répétée des mâles pourrait réduire la production reproductrice (Odendaal et al. 1989, Baguette et al. 1996). Chez *P. aegeria*, la meilleure stratégie pour les femelles de ce papillon monandre est, une fois accouplées, d'éviter les mâles et de consacrer le plus de temps possible à la ponte, car les femelles ont peu d'avantages à

se reproduire plusieurs fois (Wickman and Wiklund 1983). Le harcèlement répété des femelles par les mâles peut réduire le temps disponible pour la ponte et réduire le succès reproducteur des femelles (Boisseau 1996). Les femelles de *P. aegeria* peuvent néanmoins avoir une stratégie de ponte flexible dirigée par des signaux externes, ce qui permet d'avoir un compromis entre la taille et le nombre d'œufs lorsque le temps disponible pour la ponte est limité (Gibbs et al. 2005). En effet, en l'absence de mâles, les femelles ont pondu leurs œufs les plus gros sur des plantes hôtes sélectionnées de bonne qualité, alors qu'il n'y avait plus cette sélectivité lorsque les mâles étaient présents (Gibbs et al. 2005). Dans ces conditions de harcèlement, des femelles peuvent devoir faire des compromis comme par exemple en se déplaçant entre les zones riches en nectar pour se nourrir mais où il y a davantage de mâles (mâles présentant une territorialité basée sur la ressource en nectar), et des zones avec des plantes hôtes appropriées pour la ponte mais souvent sans nectar et donc avec une faible densité de mâles (Turlure and Van Dyck 2009). Mais cela risque de limiter leur budget temps et, potentiellement, leur fécondité (Turlure and Van Dyck 2009).

La compétition intraspécifique peut donc avoir un impact différent sur les larves de différentes espèces. Certains insectes non sociaux prêtent attention à des signaux spécifiques (développés plus en détail dans la partie « Utilisation de signaux sociaux ») pour éviter de pondre sur des ressources qui peuvent déjà avoir des descendants d'autres femelles (Prokopy and Roitberg 2001). Ce comportement d'évitement peut empêcher les effets négatifs de la forte densité de congénères sur la progéniture de ces femelles de se produire (Sweeney and Quiring 1998).

1.3.2 Attirés : qualité des patches et avantages de groupes pour la progéniture

Cependant, la présence d'individus conspécifiques peut également avoir des avantages. Cela peut tout d'abord engendrer des avantages de groupe. Par exemple, les pucerons, insectes sociaux, peuvent rejoindre un groupe afin d'avoir un meilleur accès aux nutriments des plantes étant donné qu'il y a une redirection du flux de nutriments vers les sites occupés par des individus groupés (Way and Cammell 1970), et ont une plus grande probabilité d'échapper à la prédation (Kidd 1982, Turchin and Kareiva 1989) étant donné que les pucerons proches peuvent émettre des phéromones d'alarme (Pickett et al. 1992). En plus des insectes sociaux, même les espèces solitaires peuvent utiliser les indices des individus conspécifiques pour les ressources et être attirées par eux, ce qui mène à des agrégations et certains avantages en ce qui concerne la forme physique (Sarin and Dukas 2009, Battesti et al. 2012). Un exemple que nous pouvons citer est le papillon *Pieris napi* qui, entre des plantes hôtes avec ou sans œufs conspécifiques, a préféré choisir les plantes qui portaient déjà des œufs, indépendamment de la densité des œufs (Raitanen

et al. 2014). Les avantages de l'attraction conspécifique peuvent donc l'emporter sur les coûts de la compétition intraspécifique dans la nature (Raitanen et al. 2014). Mais les stades mobiles des larves de *P. napi* peuvent expliquer pourquoi l'adulte femelle choisit d'aller vers les individus conspécifiques pour pondre. En effet, il y aurait moins de risques de concurrence larvaire car les larves peuvent échapper à la concurrence en se dispersant vers les plantes voisines (Raitanen et al. 2014). Etant donné que les stades larvaires chez *P. aegeria* sont assez immobiles et qu'ils pourraient peut-être être plus immobiles que ceux de *P. napi*, le résultat pourrait être différent. De plus, un exemple ne concernant pas les insectes mais le comportement de ponte de la grenouille *Phrynobatrachus guineensis*, montre que les individus qui pondent sont attirés par les descendants conspécifiques car ils montrent qu'il y a un plus faible risque de prédation (Rudolf and Rödel 2005). Les résultats de cette étude mettent en évidence que ce sont les facteurs abiotiques qui déterminent le potentiel d'un site à être utilisé au moins une fois pour la ponte, alors que c'est la réponse aux congénères qui détermine l'utilisation relative des sites de reproduction (Rudolf and Rödel 2005). Il y a donc beaucoup d'explications possibles au fait de choisir de pondre à un endroit où il y a des conspécifiques, comme la défense de groupe contre les ennemis (Chew and Robbins 1984), la meilleure efficacité d'alimentation (Chew and Robbins 1984) et de thermorégulation (Porter 1982), le plus faible risque de parasitisme par individu (Welbergen and Davies 2012), etc.

Ensuite, d'autres bénéfices à être attiré plutôt que repoussé par les individus conspécifiques durant le choix d'oviposition concernent le fait que la présence d'individus conspécifiques peut informer sur la qualité des ressources en fournissant des informations sociales par inadvertance (Baude et al. 2011). En effet, l'attraction conspécifique est une forme d'utilisation de l'information sociale par laquelle les individus sont attirés par la présence d'individus de la même espèce car ils peuvent indiquer des sites ou des ressources de bonne qualité (Raitanen et al. 2014). Cette attraction amène à une agrégation des individus ayant des besoins similaires, ce qui peut, surtout à des densités élevées, augmenter la compétition intraspécifique comme nous l'avons déjà vu avant. L'occurrence et la force de l'attraction conspécifique peuvent donc de ce fait dépendre de la densité (Raitanen et al. 2014). Chez un insecte solitaire, l'attraction vers des œufs conspécifiques peut par exemple fortement orienter la sélection du site de ponte (Raitanen et al. 2014).

Il faut préciser également que les papillons mâles peuvent aussi se regrouper et cette attraction peut provenir des signaux physiques ou chimiques des plantes hôtes des femelles, des phéromones émis par les mâles ou d'autres stimuli non basés sur les ressources (Landolt 1997, Shelly and Whittier 1997). Ce regroupement de mâles peut avoir des avantages sélectifs pour les individus, comme par exemple l'amélioration de l'apparence du signal pour les femelles, la réduction de la

probabilité de prédation et l'augmentation des possibilités d'accouplement grâce à la proximité de mâles prêts à se reproduire (Shelly and Whittier 1997).

Finalement, un compromis serait un équilibre entre une utilisation optimale des ressources et une minimisation de la concurrence intraspécifique (Fretwell and Lucas 1969). Un risque peut néanmoins être que, si un site paraît optimal pour la survie des œufs, les femelles vont privilégier ce site même s'il est déjà occupé par d'autres individus conspécifiques et qu'il pourrait donc y avoir de la compétition entre les larves pour les ressources (Shreeve 1986) comme dit plus haut.

1.4 Importance de l'apprentissage

Dans le cadre de ce mémoire, en plus d'étudier le comportement social dans le contexte de sélection du site d'oviposition, il est également utile d'étudier la manière dont celui-ci diffère avec l'apprentissage. L'apprentissage est considéré comme un changement de comportement individuel résultant de l'expérience (Thorpe 1963) et est généralement supposé adaptatif (Brown 2013). Une autre définition également assez large de l'apprentissage est celle de Papaj and Prokopy (1989) comme étant lorsque « le comportement d'un individu change de manière reproductible à la suite de l'expérience ». L'apprentissage est important à considérer dans un contexte d'oviposition car il peut affecter les choix de ponte des femelles adultes (Cunningham et al. 1998). Les informations acquises par un papillon lors de l'expérience de ponte pourraient donc influencer les décisions futures de ponte (Jones and Agrawal 2017) et l'exposition d'une femelle lépidoptère en ponte à la progéniture d'un individu conspécifique peut influencer le choix de ponte de la femelle par la transmission d'informations sociales (Jones and Agrawal 2017).

Avec les changements environnementaux rapides induits par l'homme, les animaux doivent produire une réponse adaptée aux différents facteurs de stress résultants (Sih et al. 2011). L'apprentissage actuel serait expliqué par les pressions de sélection passées et expliquerait comment les organismes apprennent à mieux gérer les situations nouvelles (Sih 2013). Comme l'apprentissage est coûteux pour l'individu, car les coûts de traitement de l'information peuvent être importants (Janz 2003), de faibles bénéfices de l'apprentissage passé devraient provoquer une tendance à apprendre également plus faible (Stephens 1991, Dukas 1998). Par exemple, si un milieu présente des options qui ne varient pas, l'individu va s'en tenir à ce qui fonctionne bien, et son incitation à apprendre sera donc faible. En effet, l'apprentissage ne procure que peu d'avantages dans des environnements stables ou totalement imprévisibles (Jones and Agrawal 2017). Dans ce type d'environnement, il est plus avantageux pour les animaux de faire des choix selon leurs préférences génétiques (Janz et al. 2009). Mais la sélection naturelle favoriserait

l'apprentissage pour les animaux vivant dans des environnements variables (conditions changeantes) avec des schémas répétitifs ou de la prévisibilité, où les organismes pourraient utiliser les informations qu'ils ont obtenus auparavant (Cunningham et al. 2001, Mettke-Hofmann 2014). Donc les insectes recherchant des ressources dans des endroits à haute complexité spatio-temporelle peuvent être de meilleurs apprenants que les individus qui prennent leur nourriture dans des environnements moins complexes (Jones and Agrawal 2017), et les espèces qui réussissent à coloniser rapidement des environnements changeant seraient à priori de meilleurs apprenants (Sih 2013).

De plus, les adultes lépidoptères montrent des capacités d'apprentissage assez étonnantes contrairement à l'apprentissage assez limité des larves (Jones and Agrawal 2017). Ceci peut s'expliquer par le fait que les larves herbivores de la plupart des insectes holométaboles comme les lépidoptères sont assez immobiles, alors que les adultes ont une mobilité accrue qui expose les individus à plus de variations environnementales et augmente donc les avantages de l'apprentissage (Jones and Agrawal 2017). Il est donc prévisible que l'apprentissage soit moins avantageux pour les larves (Jones and Agrawal 2017). Cette différence d'apprentissage signifie que la sélection agirait donc de manière différente en fonction des stades de vie de l'insecte (Jones and Agrawal 2017).

Il existe des preuves que l'apprentissage affecte la forme physique chez les insectes non sociaux (Nieberding et al. 2018). Par exemple, les femelles du papillon *Battus philenor* ont augmenté leur fitness en apprenant à éviter de pondre sur des plantes hôtes déjà utilisées (Rausher 1979). Les papillons ont également la capacité d'apprentissage en ce qui concerne la qualité des ressources, avec des indices comme la couleur (Weiss 2001, Weiss and Papaj 2003). Par exemple, chez le papillon *Pieris brassicae*, les femelles peuvent apprendre les associations entre les couleurs des substrats de ponte et les stimulants chimiques de ponte (Traynier 1986). Il a été démontré que l'apprentissage est lié à la vision (forme, couleur, lumière polarisée, taches distinctives, par exemple (Kandori and OhSaki 1998, Kinoshita and Arikawa 2000), ainsi qu'à l'odeur (par exemple, Ômura et al. 2001).

Plus précisément, l'apprentissage social peut être défini comme étant lorsque les animaux obtiennent des informations en les extrayant d'autres animaux (Leadbeater and Chittka 2007), mais également comme « un apprentissage qui est influencé par l'observation ou l'interaction avec un autre animal (généralement un conspécifique) ou ses produits » (Huber 2012). La rencontre d'un conspécifique sur un site fournit des informations sur l'état de l'environnement (Stamps 1987, Robertson et al. 1995) comme par exemple la stabilité de l'habitat (Edgerly et al. 1998). Il est

donc probable qu'une réponse à une ressource puisse changer à la suite d'une rencontre avec des individus conspécifiques (Prokopy and Roitberg 2001). Un animal est attiré vers un emplacement particulier par des signaux associés à la présence d'un conspécifique, qu'on appelle stimulus. Ceci peut aboutir à un apprentissage, si l'animal qui observe apprend quelque chose par l'accès à ce stimulus (Leadbeater and Chittka 2007). L'observation des conspécifiques sans interaction directe peut donc également déterminer les propres actions de l'individu (Dennis 2012). Les informations acquises socialement ont diverses conséquences adaptatives comme permettre aux individus naïfs conspécifiques d'apprendre où, quand, quoi ou comment manger; avec qui s'accoupler; qui combattre; et quels prédateurs éviter et comment (Coolen et al. 2005). L'apprentissage de nouvelle nourriture, nouveaux prédateurs ou de nouvelles caractéristiques de l'habitat, peut mener à la persistance d'une population dans un nouvel environnement (Coolen et al. 2005). Les espèces peuvent donc être soumises à de nouvelles pressions de sélection et il peut y avoir également un effet sur la distribution des espèces. De ce fait, l'apprentissage social a des implications potentielles pour l'écologie et l'évolution des espèces (Dukas 2004).

Cependant, l'apprentissage social a été beaucoup étudié chez les vertébrés (par exemple, Box and Gibson 1999, Galef and Giraldeau 2001), quelques cas chez les gastropodes, les céphalopodes et les crustacés (Webster and Fiorito 2001), un peu moins mais quand même chez les insectes coloniaux comme les fourmis (Isingrini et al. 1985), abeilles (Saleh and Chittka 2006), bourdons (Worden and Papaj 2005), mais assez peu de recherches ont été faites et démontrées chez les insectes non coloniaux à ce sujet alors que les insectes sont un taxon qui représente la grande majorité des espèces animales.

Les insectes en général ont déjà montré qu'ils avaient des comportements plastiques, qu'ils étaient dotés de capacités d'apprentissage évoluées et que leur comportement était influencé par des signes sociaux (Coolen et al. 2005). Chaque espèce où les individus peuvent observer le comportement de l'autre individu conspécifique et dont ce comportement est informatif, est un apprenant social potentiel (Coolen et al. 2005). Par exemple, des bourdons naïfs séparés de ceux expérimentés par une vitre transparente choisissent ensuite les mêmes fleurs que les bourdons expérimentés (Worden and Papaj 2005). Les butineuses apprennent à utiliser les signaux olfactifs et à varier leur comportement (d'évitement ou d'attraction) en fonction du contexte (Leadbeater and Chittka 2007), elles apprennent à utiliser les marques olfactives comme stimulus positif si elles sont associées à chaque fois à une récompense (Saleh and Chittka 2006).

Un autre exemple d'influence sociale sur les choix de ponte est *D. melanogaster* et démontre l'existence de l'apprentissage social chez les insectes non coloniaux. Les femelles préfèrent

pondre des œufs sur les parcelles où il y a déjà des larves conspécifiques plutôt que sur des parcelles sans larves (Durisko et al. 2014), et la reconnaissance du substrat de ponte peut être apprise par l'exposition à d'autres femelles conspécifiques qui y pondent (Sarin and Dukas 2009). Un autre exemple est le choix des sites de ponte par les femelles drosophiles qui est fortement influencé par les femelles expérimentées : les mouches observatrices naïves ont développé une préférence pour le même milieu que les mouches expérimentées qui ont appris à choisir, même si l'autre milieu accessible est équivalent (Battesti et al. 2012). Une étude chez le grillon des bois (*Nemobius sylvestris*), un insecte non social également, démontre l'existence de l'apprentissage social et de l'utilisation d'indices sociaux indiquant un danger pour les insectes en général (Coolen et al. 2005). Le fait que les observateurs aient maintenu leur comportement d'évitement des prédateurs après le retrait des conspécifiques permet de dire que ce n'est pas de la « simple » facilitation sociale (Coolen et al. 2005).

Les comportements modifiés par l'apprentissage social sont assez robustes et durables et ne se dégradent pas aussi vite qu'ils se sont établis (Conte and Paolucci 2001). De plus, les insectes ont un très petit cerveau mais possèdent un répertoire comportemental élaboré, tout cela montre donc que même dans les petits cerveaux, l'observation de conspécifiques et ensuite la décision de ses propres actions sont des capacités présentes (Giurfa 2012).

1.5 Espèce d'étude : *Pararge aegeria*

L'organisme modèle étudié lors de ce mémoire est le papillon *Pararge aegeria* L. (Lépidoptère: Nymphalidae, Satyrinae). Les lépidoptères, comme *P. aegeria*, sont généralement des herbivores sous forme de larves et pollinisateurs de fleurs adultes (Jones and Agrawal 2017). Depuis une vingtaine d'années, *P. aegeria*, espèce anciennement strictement forestière, est de plus en plus souvent observée dans les paysages anthropiques plus ouverts et fragmentés, comme les terres agricoles avec des haies (Merckx et al. 2008), surement favorisée par le réchauffement climatique. Le fait que les distributions des insectes changent en réaction aux changements climatiques n'est pas nouveau (Guo et al. 2011), mais ce qui est plus récent est la perte des habitats naturels à cause des activités de l'homme. Afin que les insectes puissent survivre, ils doivent suivre ces changements climatiques en élargissant leur aire de répartition à des paysages plus anthropiques et inégaux (Stone and Sunnucks 1993). En effet, la niche écologique de *P. aegeria* s'est agrandie et cette espèce est maintenant souvent observée dans les parcs urbains, les jardins, le long des haies, des bois et des prairies dans les paysages agricoles (Berwaerts et al. 1997, Schweiger et al. 2006, Pateman et al. 2016), et elle a été plus récemment observée également dans les parcs boisés des milieux urbains (Kaiser et al. 2018). Ainsi, trois écotypes de *P. aegeria* sont maintenant

différenciés, c'est-à-dire des populations qui ont développé un ensemble cohérent d'adaptations en réponse aux conditions environnementales locales (Lowry and Hopkins 2014). Pour ce mémoire, nous n'allons pas considérer l'écotype urbain mais nous allons nous concentrer sur l'écotype forestier et l'écotype agricole. Ces paysages ont des caractéristiques différentes, ce qui amène les individus de ces milieux à être également différents pour plusieurs caractéristiques morphologiques, comportementales et du cycle biologique (Berwaerts et al. 1997, Merckx et al. 2003, Merckx and Van Dyck 2005). Par exemple, en ce qui concerne l'humidité relative et la température, les paysages agricoles sont des environnements généralement plus chauds, plus secs, plus fragmentés et avec une variation de température plus élevée par rapport aux paysages boisés qui eux, sont plus frais, humides, et à tampon thermique (Van Dyck and Holveck 2016). Ces différences de conditions entraînent également des différences chez les écotypes comme par exemple au niveau de température optimale pour le nombre d'œufs et la fécondité (Karlsson and Van Dyck 2005). En effet, le nombre d'œufs pondus ainsi que la fécondité sont maximaux à des températures ambiantes plus basses pour les femelles *P. aegeria* des paysages forestiers que celles des paysages agricoles (Karlsson and Van Dyck 2005).

Des caractéristiques phénotypiques peuvent également différer entre ces écotypes, comme la morphologie fonctionnelle des ailes (Merckx and Van Dyck 2006) due à la répartition inégale des ressources entre les deux milieux. En effet, plus les ressources sont diffuses (plus elles sont fragmentées), moins elles sont connectées, et plus un individu doit être mobile pour pouvoir les exploiter (Dennis 2012). Les vols sont donc plus longs en paysage agricole (milieu ouvert) qu'en paysage forestier (milieu fermé) étant donné que les ressources sont plus éloignées en milieu agricole (Van Dyck and Windig 2009), sans doute à cause de la fragmentation de l'habitat (Karlsson and Van Dyck 2005, Merckx et al. 2008) qui amène l'individu à avoir un taux de dispersion plus élevé dans un paysage agricole. Le papillon du milieu agricole attribue donc une masse plus élevée aux muscles alaires car ils sont davantage sollicités pour le vol, ce qui leur engendre une masse sèche plus élevée (Merckx and Van Dyck 2006). D'autres différences entre les écotypes ont déjà été démontrées. Par exemple, les femelles des milieux forestiers ont une durée de vie plus longue que celles des milieux agricoles et peuvent donc pondre des œufs sur une plus longue période (Gibbs and Van Dyck 2010). Les femelles de paysage forestier pourraient donc potentiellement avoir une fécondité plus élevée que celles de paysage agricole (Gibbs and Van Dyck 2010). Une étude a également expérimenté des vols forcés sur les femelles *P. aegeria* et a montré que l'envol forcé entraîne une réduction de la longévité des femelles de paysage forestier alors qu'elle n'entraîne aucun changement dans la longévité pour les femelles de paysage agricole (Gibbs and Van Dyck 2010). Ceci suggère que les femelles de paysage forestier

compensent les vols excessifs en réduisant l'entretien somatique, et que les femelles des paysages agricoles sont physiologiquement préparées à pouvoir répondre à l'augmentation des vols (Gibbs and Van Dyck 2010). Une autre étude sur *P. aegeria* a montré que les individus des paysages agricoles avaient une plus grande portée perceptive (meilleure capacité de recherche d'habitat) que ceux des paysages forestiers (paysages plus continus) dans le but de réduire les coûts de dispersion dans les paysages fragmentés, et a montré l'importance de l'utilisation des informations visuelles et olfactives chez cette espèce pour l'orientation vers l'habitat (Öckinger and Van Dyck 2012).

Etant donné toutes ces différences, les écotypes étudiés pourraient donc réagir différemment à la présence de conspécifiques et par rapport à l'apprentissage. La capacité d'apprentissage diffère selon les espèces étroitement apparentées (par exemple, sur des papillons (Kandori et al. 2009)), on peut donc imaginer que l'apprentissage pourrait également différer entre les écotypes d'une espèce. Comme déjà expliqué plus en détail plus haut, les espèces qui réussissent à coloniser rapidement des environnements changeant seraient à priori de meilleurs apprenants (Sih 2013). Comme l'écotype agricole de *P. aegeria* vit dans un milieu qui subit plus de changements environnementaux que l'écotype forestier (milieu plus stable), il résulte de cela une hypothèse qu'on pourrait supposer qui serait que les femelles d'écotype agricole seraient de meilleures apprenantes que les femelles d'écotype forestier.

Pararge aegeria attache ses œufs sur les espèces de plantes hôtes herbacées dont elle se nourrit, ce qui détermine l'endroit où la larve va pouvoir se nourrir en premier lieu. Les œufs de cette espèce sont pondus dans des endroits semi-ombragés et ombragés (Dennis 2012). Lors du choix de site de ponte, les femelles se posent d'abord à un endroit, elles se dispersent ensuite en effectuant un vol d'inspection pour pouvoir sélectionner enfin un site qu'elle évalue optimal pour la survie des œufs (Shreeve 1986). Le comportement de ponte des femelles est donc très important car il va déterminer les conditions dans lesquelles les larves qui viennent juste d'éclore vont commencer leur période de croissance (Gibbs and Van Dyck 2009). Etant donné que la progéniture est placée aux endroits où elle a la meilleure chance de survie (Shreeve 1986), ce comportement d'oviposition affecte généralement le succès reproducteur de la femelle (Chew and Robbins 1984).

P. aegeria est un modèle intéressant pour l'histoire de vie et l'écologie des insectes (Gibbs et al. 2004). Nous avons étudié ici comment le comportement de ponte est affecté par la présence de conspécifiques quand les habitats ne sont pas différents en qualité. En plus de ça, nous avons étudié une éventuelle différence au niveau de ce comportement et de l'apprentissage en fonction

des écotypes. Afin d'étudier les comportements de préférences sociales de ponte spécifiques aux écotypes et les conséquences écologiques et évolutives de la sélection des habitats, nous avons utilisé des femelles adultes gravides en les relâchant dans une arène expérimentale en les mettant face à un choix entre un milieu où elles auront préalablement vu des individus adultes avec ou sans œufs conspécifiques, et un milieu qui aura toujours été vide d'individu. De plus, afin de tester les capacités d'apprentissage de ces écotypes, nous avons effectué deux essais d'observation par individu pour analyser les éventuels changements dans les réponses du deuxième essai dus à l'expérience antérieure. Notre expérience sera donc ici une expérience de choix dans laquelle seule la présence d'un seul facteur biotique, les individus conspécifiques (concurrents), a été manipulé, alors que les autres paramètres de l'habitat sont restés identiques. Ce mémoire a donc pour but d'ajouter des informations supplémentaires à la connaissance approfondie de l'histoire de vie de cette espèce en examinant son comportement social et l'apprentissage dépendant de l'écotype.

2. Objectifs & hypothèses

La thématique de recherche de ce mémoire est donc de déterminer de quelle façon le papillon Tircis (*Pararge aegeria*) utilise et apprend les repères sociaux pour la sélection du site d'oviposition en réponse à la présence d'individus conspécifiques, et en quoi cela diffère selon l'écotype.

2.1 Objectifs :

- Analyser quelle est la préférence sociale de ponte de la femelle *P. aegeria* : préfère-t-elle aller pondre sur une plante où elle y a vu préalablement des femelles adultes conspécifiques ou des œufs conspécifiques (signe de bonne qualité de la plante hôte, ... ?), ou préfère-t-elle justement l'éviter et aller sur la plante où il n'y a jamais eu d'autres congénères (pour éviter la compétition intraspécifique, ... ?).
- Analyser si les comportements sociaux se modifient avec l'apprentissage, en analysant les réponses des individus durant les différents essais.
- Découvrir si les comportements sociaux ainsi que l'apprentissage diffèrent entre les écotypes étudiés.

2.2 Hypothèses :

- Etant donné que la survie des larves de *P. aegeria* est significativement plus élevée pour les larves élevées à faible densité, que les périodes de développement larvaire sont plus longues à densité plus élevée, et que les adultes *P. aegeria* sont plus petits à densité élevée (Gibbs et al. 2004), une hypothèse est que les femelles adultes vont choisir la stratégie d'évitement des congénères pour l'oviposition, et donc aller vers l'environnement où il

n'y a pas eu les congénères. Selon Turlure & Van Dyck (non-publié), l'écotype agricole évite la compétition en sélectionnant des plantes sans œufs congénitaux. Une hypothèse peut donc être également que l'écotype agricole va préférentiellement éviter les congénères alors que l'écotype forestier n'aurait pas de choix préférentiel significatif.

- Les choix vont s'effectuer plus rapidement au fur et à mesure des essais, quel que soit l'écotype.
- Les femelles de l'écotype agricole sont des meilleures apprenantes que les femelles de l'écotype forestier, et vont donc effectuer leur choix plus rapidement au cours des essais que celles-ci. Cette hypothèse, en plus des explications reprises plus haut dans cette introduction, peut être soutenue par Turlure & Van Dyck (non-publié) qui suggèrent que les individus des paysages agricoles font leur choix avec de moins en moins d'étapes au cours des répétitions.

3. Matériel et méthodes

3.1 Espèce d'étude

Le Tircis (*Pararge aegeria* L.) est un nymphalide (Satyrinae, Nymphalidae) principalement forestier qui se rencontre dans les zones tempérées d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie, et qui a récemment colonisé le milieu agricole au centre et au Sud de son aire de répartition (Dover and Sparks 2000). C'est une espèce commune et n'est pas menacée en Europe. Elle s'étend vers le Nord suivant la hausse des températures (Parmesan et al. 1999) mais le manque d'habitat favorable à son établissement pourrait limiter son expansion (Hill et al. 2001). *P. aegeria* est un papillon sensible à la sécheresse qui a son taux de croissance démographique en corrélation négative avec l'aridité annuelle, les populations diminuent donc très fortement lors de périodes de sécheresse (Oliver et al. 2015). Au cours des dernières décennies, la colonisation des habitats ailleurs qu'en forêt a contribué à l'augmentation de la distribution régionale et de l'abondance de *P. aegeria*, ce qui contraste avec beaucoup d'autres espèces de papillons qui subissent plusieurs déclinis ou ont des tendances stables de leur population dans le cadre des changements environnementaux rapides induits par l'homme (Van Dyck et al. 2009).

Ce papillon peut suivre trois voies de développement en fonction de la température et de la photopériode : développement avec diapause sous forme de pupes, développement avec diapause sous forme de larve ou développement direct (Van Dyck and Wiklund 2002). Il y a chez nous, en Belgique, quatre générations dont les périodes de vol se chevauchent en partie, ce qui fait qu'on observe *P. aegeria* d'avril à octobre de manière quasi continue. Le miellat est la principale

ressource alimentaire des adultes et plusieurs herbes peuvent être utilisées comme plantes hôtes larvaires (Shreeve 1986). Les œufs sont déposés sur des plantes herbacées isolées qui poussent dans des conditions ombragées et plutôt humides, entourées d'un sol nu (Wiklund and Persson 1983). La température du site de ponte de *P. aegeria* varie entre 17 et 30°C (Shreeve 1986), et des expériences ont montré que les femelles des zones agricoles et boisées pondent dans cette fourchette de température (Karlsson and Van Dyck 2005).

Les femelles sont plus dispersives que les mâles (Davies 1978, Bergerot et al. 2012). Les femelles passent une partie de leur temps à se nourrir, à pondre des œufs et à se réchauffer (Shreeve 1984). Les mâles, quant à eux, ont des comportements spécifiques ayant pour objectif de s'accoupler avec des femelles. Ils adoptent soit un comportement de type percheur (interceptant les femelles qui passent dans le territoire qu'ils défendent), soit un comportement de type patrouilleur (volant à la recherche de femelles) (Scott 1974). Ces deux types sont différents par le degré de mélanisation de leurs ailes (Van Dyck et al. 1997) et par leur investissement dans le thorax (Van Dyck 2003). Les femelles s'accouplent peu après l'émergence et ne s'accouplent généralement qu'une seule fois (Wickman and Wiklund 1983).

3.2 Capture des femelles sur le terrain (localisation des sites)



Figure 1 : Localisation des sites où les femelles *P. aegeria* ont été capturées pour l'expérience : Bruxelles, Gand, Herentals, Louvain et Tirlemont.

Sur les 19 familles différentes de femelles gravides (portant des œufs) capturées en Belgique (Fig. 1) par le laboratoire (S. Braem, C. Pels, H. Van Dyck) en juin et juillet 2020, 16 ont été utilisées pour cette expérience. 10 familles d'écotype agricole (BA1 GA1 GA2 HA5 HA6 HA7 LA2 LA3 TA1 TA2) et 6 familles d'écotype forestier (BF1 GF1 GF2 HF5 LF3 LF4). Les noms de ces familles sont constitués tout d'abord de la lettre de la ville de provenance de la famille (B : Bruxelles, G : Gand, H : Herentals, L : Louvain, T : Tirlemont), suivie de la lettre de l'écotype (A pour Agricole, F pour Forestier), et pour terminer un chiffre qui signifiait l'endroit de la capture dans cette ville.

Pour la région de Gand, les endroits choisis étaient Makegemse bossen, Merelbeke (GPS: Bosstraat 37, Munte, Merelbeke) pour la forêt, et Lokerse Moervaartmeersen, Lokeren (GPS: Weehaagstraat 42, Lokeren) pour le paysage agricole. A Bruxelles, l'endroit forestier était à Chaussée de Wavre, Abbaye du Rouge Cloître, Auderghem, et l'endroit agricole était

Namenstraat, Vliegboos Nossegemdelle, Nossegem. Dans la région de Louvain, le paysage agricole était situé à Dalenstraat 50, Winksele, et la population forestière a été capturée à Beauvechain. Pour la région Herentals, les femelles agricoles ont été capturées dans la zone entre la rue Goorstraat et Dijssels, Morkhoven, et les femelles forestières ont été capturées dans la forêt Peertsbos près de la rue Heikenstraat. Et enfin pour la région de Tienen, l'environnement forestier où les femelles ont été capturées était situé à l'intersection de Hakendoverstraat et Beinshoevestraat, Wommersom, et l'environnement agricole à Nerm, Hoegaarden.

Pour capturer les individus, un filet à papillons a été utilisé. Ils ont été attrapés en patrouillant dans la zone d'habitat d'intérêt ou en attendant où ils ont été fréquemment trouvés. Souvent, ces sites préférés étaient des zones ouvertes, ensoleillées, à l'ombre de la canopée, avec des buissons pour se percher et de l'herbe pour pondre. Une fois le papillon capturé, il a été mis dans une petite tasse et maintenu au frais avec des éléments de refroidissement pour éviter qu'il ne surchauffe ou ne se déshydrate.

3.3 Culture de plantes hôtes



Figure 2 : Pots de poacées utilisés pour l'élevage de *P. aegeria*. A gauche : plantes déjà grandies, prêtes à être utilisées. A droite : graines tout juste plantées dans le terreau, en attente de grandir pour pouvoir être utilisées.

Les plantes utilisées pour l'élevage des larves de *P. aegeria* (Fig. 2) étaient un mélange de *Poa pratensis* (50%), *Festuca rubra* (40%) et *Lolium perenne* (10%). Les graines, venant de la marque « Vilmorin Gazon Sport », de ces espèces de poacées ont été semées dans des pots remplis de terreau « DMC Terreau professionnel » et ont été placées dans l'insectarium (chambre climatisée dédiée à l'élevage de *P. aegeria*) avec de l'eau en suffisance. Entre 7h et 22h, l'insectarium est éclairé avec des lampes LED pour l'horticulture de marque VEGELED APOLLO LL300 et est à une température de 23°C. Entre 22h et 7h, l'insectarium est dans l'obscurité et à 16°C.

3.4 Élevage de *P. aegeria*



Figure 3 : Photo de gauche : petite cage (0.3m x 0.3m x 0.3m) contenant un plant de poacée et une femelle *P. aegeria*.

Photo du milieu : bacs contenant les pots dans lesquels les larves font leur croissance.

Photo de droite : gobelet servant à mettre une chrysalide.

Les femelles gravides capturées sont mises individuellement dans des cages contenant un plant de poacées venant de la culture de plantes hôtes expliquée dans le point précédent, comme support de ponte et d'un morceau de coton humidifié (fréquemment remplacé) avec une solution de miel à 20% comme support d'alimentation (Braem et al. non-publié). Ces cages (0.3m x 0.3m x 0.3m) sont mises dans l'insectarium (Fig. 3 gauche). L'élevage de *P. aegeria* se réalise dans l'insectarium. Une fois qu'elles y ont pondus, il faut attendre que les œufs se transforment en larves, les œufs éclosent entre 1 à 3 semaines selon la température (UK Butterflies - Speckled Wood - *Pararge aegeria* n.d.). On place les larves de deuxième stade (il y a 4 stades au total (UK Butterflies - Speckled Wood - *Pararge aegeria* n.d.) (Fig. 4)) de la même mère par 5 ou 6 dans des pots de poacées individuels refermés à l'aide de tissus qui laisse passer l'air pour la respiration et la lumière, jusqu'à la nymphose (plante hôte fraîche assurant une nourriture abondante pour leur développement, les individus se nourrissent des plants et deviennent ensuite des chrysalides) (Fig. 3 milieu). Ces pots sont notés avec le nom de la famille et le numéro du pot (de 1 à 7). Les larves se transforment ensuite, après au moins 25-30 jours, également selon la température, en chrysalides.

Les conditions dans l'insectarium permettent un développement direct, sans diapause, de *P. aegeria*. La photopériode ainsi que la température sont déterminant dans le choix de la voie de développement (Ishihara and Shimada 1995). Lorsque la photopériode augmente, le développement est généralement direct étant donné que cela annonce des conditions d'été favorables, alors que des conditions hivernales (quand la photopériode diminue) ne sont pas favorables et amènent donc le papillon à choisir une stratégie de diapause (Sibly et al. 1997).

Lorsque ces chrysalides sont formées, après environ 10 jours (variable également) elles sont délicatement récupérées et mises individuellement dans des gobelets en plastiques dans lequel on ajoute un petit bout de bois qui aide à l'ouverture des ailes lors de l'émergence (Fig. 3 droite). Le papillon adulte peut alors avoir un endroit, ce bâton, lors de l'émergence pour se fixer et déployer ses ailes. Les gobelets sont refermés par un tissu et un élastique laissant passer l'air et la lumière. Les gobelets sont annotés : les individus sont nommés de A à F. Un individu peut donc par exemple s'appeler : BF1-4B, cela signifie que qu'il fait partie de la famille BF1, qu'il fait partie du pot n°4 de cette famille et que c'est le 2e individu du pot qui s'est transformé en chrysalide. Une fois émergés, les bâtonnets sont retirés et des cotons imbibés de solution de miel à 20% sont mis sur le couvercle en tissu afin que l'individu puisse se nourrir. Le sexe de l'individu émergé est ensuite déterminé (un mâle ayant un abdomen plus fin et de forme un peu différente d'une femelle (une fois qu'elles sont pleinement apparues, les différences entre les sexes sont très nettes), la femelle a un abdomen plus haut (Reim et al. 2019)) et noté sur la feuille correspondante ainsi que la date de l'émergence. Les adultes émergés sont conservés dans des Sanyo (sortes de « frigos » qui sont en fait des endroits pour garder un environnement réfrigéré stable et fiable pour conserver les individus à des températures et photopériodes optimales étant donné que les individus utilisés sont sensibles à la température) à 16°C la journée (à partir de 7h) et 14°C la nuit (à partir de 21h), toujours dans l'obscurité pour les femelles, et pour les mâles juste l'obscurité la nuit mais de la lumière artificielle pour la journée. Ils y sont conservés jusqu'à la reproduction et ensuite jusqu'au test expérimental. Nous n'avons besoin que des individus femelles pour l'expérience en tant que telle mais nous avons également besoin des mâles afin d'accoupler les femelles avant de les tester.



Figure 4 : Photos représentant, de gauche à droite, les 4 stades de la larve de *P. aegeria*, ainsi que la chrysalide. (Speckled Wood Butterfly and caterpillar (*Pararge aegeria*) n.d.)

3.5 Reproduction



Figure 5 : Cages de reproduction + feuille de notation contenant la date d'émergence et le sexe du papillon, ainsi que la date d'accouplement des femelles et la famille du mâle avec qui elles sont accouplées.

Pour faire reproduire les femelles, on met une femelle *P. aegeria* en présence de 3 mâles dans une même cage vide (0.3m x 0.3m x 0.3m) dans l'insectarium (Fig. 5). Les 3 mâles sélectionnés pour une cage sont du même écotyle et de la même famille. La femelle ajoutée dans la cage avec ces mâles n'a pas d'importance, peu importe son écotyle et sa famille. On ajoute un coton imbibé de solution de miel à 20%. On laisse la cage comme cela pendant environ 24h avant de retirer la femelle et de la replacer dans son gobelet, tout en annotant qu'elle s'est accouplée ce jour-là et avec qui.

3.6 Protocole expérimental



Figure 6 : Représentation schématique du design expérimental. Bleu = grande cage, rouge = petite cage, jaune = petite cage centrale de l'individu testé.



Figure 7 : Photos des cages expérimentales, derrière les serres de Louvain-la-Neuve.

Avant l'expérience, il est intéressant de placer les femelles dans l'obscurité car cela les rend plus disposées à pondre une fois libérées dans des conditions de lumière. Elles sont placées dans les

Sanyo à 16°C la journée (à partir de 7h) et 14°C la nuit (à partir de 21h), toujours dans l'obscurité pour les femelles, comme dit plus haut. Les températures froides permettent de réduire leur activité. Les individus testés sont plus ou moins du même âge : l'accouplement à l'âge adulte de 2-5 jours et le test est réalisé à l'âge de 5-15 jours. L'expérience se réalise à l'extérieur, à côté des serres de l'UCLouvain à Louvain-la-Neuve.

Dans une grande cage d'environ 3m de longueur et 1,5m de hauteur (Fig. 6 et 7), on place tout d'abord deux plants de poacées à chacune des deux extrémités, et on place aussi à une extrémité une petite cage (0.3m x 0.3m x 0.3m) vide et à l'autre une petite cage contenant 2 individus femelles accouplées servant de signaux sociaux. On laisse une petite cage vide au centre de la grande cage, dans le compartiment central, dans lequel on viendra y placer la femelle accouplée à tester lors du démarrage de l'expérience. Les femelles modèles de l'extrémité (femelles « social cues ») sont distribuées aléatoirement à l'extrémité est ou ouest de la grande cage, mais cette place reste la même pour chaque individu central testé. Il y a deux grandes cages identiques situées à quelques mètres l'une de l'autre, dans lesquelles les expériences sont réalisées dans l'une et l'autre aléatoirement par jour. Elles sont placées de sorte que leur longueur est orientée perpendiculairement à la direction nord-sud.

En ce qui concerne l'expérience en tant que telle, pour le 1^{er} essai, la femelle testée est introduite dans le compartiment central pendant environ 5 min afin qu'elle puisse analyser l'environnement qui l'entoure, en présence des femelles modèles (« social cues ») à l'une ou l'autre extrémité. Après ce temps, on ouvre la cage centrale à l'aide d'une corde reliée au couvercle et dépassant à l'extérieur de la grande cage, pour libérer la femelle testée. On observe et note toutes les 15 secondes (signalées par un son « bip » sur une application de téléphone) pendant 15 minutes le compartiment dans lequel se trouve la femelle et son activité (repos, vol, bouge (c'est-à-dire si le papillon bouge ses ailes sans voler ou se déplace sur ses pattes), oviposition) à ce moment précis. On enlève enfin la femelle après 15 min de liberté dans la grande cage. On recommence la même expérience 2 fois pour chaque individu testé, à l'exception du fait que les femelles modèles sont enlevées pour le 2^e essai, avec un intervalle d'environ 1h entre les essais. Le même schéma est reproduit pour chaque écotype.

Pour chaque essai de chaque femelle testée, les mesures sur le terrain ont été transformées en données pour l'analyse afin d'obtenir des données permettant de tirer des conclusions intéressantes biologiquement :

- Le temps après lequel la femelle testée sort de la cage centrale

- Le temps total passé dans chacun des 3 compartiments
- L'extrémité choisie pour pondre et le temps après lequel elle a pondu
- Le compartiment choisi en premier

3.7 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées grâce à la version 4.0.3 du logiciel Rstudio et grâce au logiciel Excel. Les données récoltées tout au long de l'expérience ont été regroupées dans plusieurs tableaux de données sur Excel importés sur R pour analyse statistique. Les graphiques présentés ont été réalisés dans l'un ou l'autre de ces logiciels.

Un modèle linéaire mixte (LMM) a été utilisé pour analyser la variable réponse quantitative « Temps sorti », c'est-à-dire le temps avant lequel le papillon sort de la cage centrale. Les facteurs fixes pris en compte dans ce modèle sont l'essai (2 niveaux : 1^{er} et 2^e) et l'écotype (2 niveaux : F (forestier) et A (agricole)). La température et l'individu y sont inclus comme facteurs aléatoires. Pour la décomposition de l'analyse de cette variable pour chacun des deux essais séparément, un modèle linéaire simple (LM) a été appliqué, avec comme facteurs l'écotype et la température. Pour la décomposition de l'analyse de cette variable pour chacun des deux écotypes séparément, un modèle linéaire mixte (LMM) a été appliqué, avec comme facteurs l'essai et l'individu. Afin que les conditions d'application des modèles soient respectées, une transformation logarithmique a parfois été appliquée, et le facteur température a parfois été rajouté/enlevé.

Le modèle retenu pour l'analyse de la variable réponse du temps relatif passé dans le compartiment S (le temps passé dans le compartiment S divisé par la somme des temps passés dans les compartiment S et N), est également un modèle linéaire mixte (LMM), avec comme facteurs fixes l'essai (2 niveaux : 1^{er} et 2^e) et l'écotype (2 niveaux : F (forestier) et A (agricole)), et l'individu comme facteur aléatoire. Un point qui est à prendre en compte est que ce modèle ne reste néanmoins pas optimal, étant donné qu'une des conditions d'application n'est pas respectée : la normalité (Shapiro-Wilk normality test $W = 0.9326$ $p = 0.0001$). Mais parmi tous les modèles testés, ce modèle semble avoir la meilleure distribution des résidus (distribution s'éloignant le moins d'une distribution normale). Les conséquences sur les interprétations des résultats seront discutées plus loin. Les autres modèles qui ont été testés sont des modèles plus simples en enlevant des facteurs, ou encore des modèles linéaires simples au lieu de mixtes. Des transformations ont également été essayées. Etant donné la distribution beta des données, des essais pour faire une transformation beta avec un « Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder » (glmmTMB) pour ajuster le modèle linéaire mixte avec diverses extensions, dont l'inflation zéro,

avec une transformation beta de la variable réponse, ont été testés. Ajouter la cage ou l'orientation des signaux sociaux comme facteurs supplémentaires n'ont pas réellement modifié le résultat. Certains packages et certaines fonctions ont été essayées, comme par exemple le package « robustlmm » qui aide à s'adapter de manière robuste aux modèles linéaires à effets mixtes. Il a également été testé d'effectuer les analyses sur chacun des deux essais séparément. Mais tout cela n'a pas aidé à améliorer la distribution des résidus. Les mesures initiales du temps passé dans le compartiment S, et celle du temps passé dans le compartiment N, ont été testées comme variable réponse Y dans le modèle, mais cela montre des résidus pas du tout distribués normalement. Beaucoup de combinaisons différentes de facteurs ont été testées, mais aucune n'a donné un résultat satisfaisant en terme de normalité.

Des modèles linéaires généralisés binomiaux (GLM) ont été utilisés pour tester : si la température a un effet sur la probabilité de pondre, si le choix (même ou différent) entre le compartiment passé le plus de temps au 1^{er} essai et le 1^{er} choix du 2^e essai (consistance du choix) dépend de l'écotype, et si le choix principal du compartiment extrême (S ou N) dans lequel les individus ont passé le plus de temps dépend de l'écotype.

Un « Z-test on one population proportion » a été utilisé pour comparer une proportion d'échantillon avec une valeur de population hypothétique due au hasard pour le choix de ponte des deux écotypes au 1^{er} essai. Des tests chi-carré ont été réalisés pour la préférence de ponte des individus (comparaison des proportions des individus qui ont pondu dans l'un ou l'autre des compartiments extrêmes), ainsi que pour la motivation à sortir (comparaison de la proportion d'individus sortis et non sortis de la cage centrale).

Les résultats seront présentés dans la section suivante, pour lesquels il a toujours été utilisé les valeurs moyennes accompagnées de l'erreur standard.

4. Résultats

4.1 Mesures des conditions durant l'expérience

Tableau 1 : Informations sur les mesures des conditions environnementales pendant les expériences. F = écotype forestier, A = écotype agricole. 1 = premier essai, 2 = deuxième essai. Moyenne, minimum, et maximum de trois conditions environnementales pour chacun des deux écotypes : la température, le taux relatif de nuages (0 = ciel totalement dépourvu de nuages, 3 = ciel très nuageux), et l'humidité relative.

		Température (°C)		Nuages (de 0 à 3)		HR (%)	
		1	2	1	2	1	2
F	min	16.5	16.9	0	0	13	7.7
	max	30.9	33.3	3	3	74.8	82.3
	moy	26.0	26.5	0.9	1.1	43.7	40.9
A	min	16.5	16.5	0	0	12.1	9.6
	max	35.9	32.3	3	3	72.5	75
	moy	24.9	24.9	0.9	1.3	48.4	49.0
Test de t pour comparaison de moyennes entre les écotypes		t = 1.848, df = 136, p = 0.067		t = -0.437, df = 128.16, p = 0.663		t = -2.433, df = 107.98, p = 0.016*	
Test de t pour comparaison de moyennes entre les essais		t = -0.301, df = 135.93, p = 0.763		t = -2.127, df = 131.49, p = 0.035*		t = 0.345, df = 136.83, p = 0.73	

Il n'y a pas de biais concernant les conditions environnementales de la température (moy = 25.5 ± 0.4 °C), les valeurs sont assez proches pour les tests des deux écotypes (Tableau 1). Par contre, l'humidité relative à laquelle les individus d'écotype forestier ont été testés est différente de celle à laquelle les individus d'écotype agricole ont été testés. L'humidité relative était plus élevée lorsque les individus agricoles étaient testés (moyenne de 48.7 ± 1.5 % pour les agricoles et de 42.3 ± 2.2 % pour les forestiers) ($t = -2.43$, $df = 107.98$, $p = 0.016$). Il faut donc en tenir compte si des différences entre écotypes sont trouvés. De plus, indépendamment des écotypes, la quantité relative de nuages était plus élevée lorsque le 2^e essai des individus était testé par rapport au 1^{er} essai ($t = -2.127$, $df = 131.49$, $p = 0.035$).

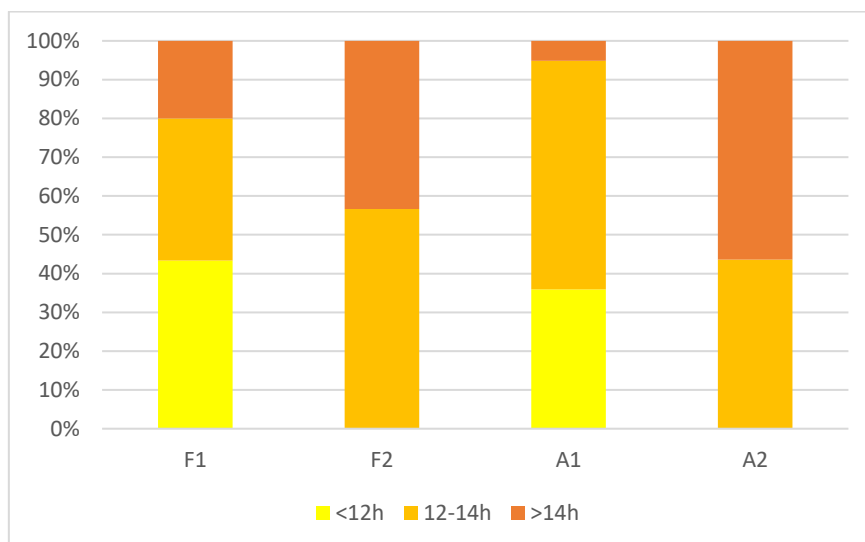


Figure 8 : Comparaison des proportions des individus testés à 3 moments de la journée pour chaque écotype et chaque essai. F = écotype forestier, A = écotype agricole, 1 = 1er essai, 2 = 2e essai. 100% représente 30 individus pour l'écotype forestier (F1 et F2 : 30 premiers essais et 30 deuxièmes essais) et 39 pour l'écotype agricole (A1 et A2).

La tendance montre qu'une proportion similaire des individus des deux écotypes a été testée à chaque moment de la journée (Figure 8). Le 2^e essai pour chaque individu n'a jamais été réalisé avant 12h, et le 1^{er} essai a été peu réalisé après 14h.

Pour ce qui est de la ponte : sur 13 essais où les individus forestiers ont pondu, 3 étaient le matin, 8 le midi, et 2 l'après-midi. Sur 17 essais pour les individus agricoles, 3 étaient le matin, 10 le midi et 4 l'après-midi. On remarque donc une tendance plus élevée à pondre entre 12 et 14h, mais c'est également le moment où le plus d'individus ont été testés.

4.2 Analyse descriptive des observations

Lorsqu'une femelle est placée dans la cage centrale, environ 5 minutes s'écoulent avant qu'elle soit libérée. Lorsque le couvercle de la cage centrale était enlevé, les femelles ne s'envolaient pas forcément tout de suite. Parfois, plusieurs minutes étaient nécessaires avant qu'elles sortent. Parfois encore, la femelle n'est pas sortie de cette cage centrale durant toute l'expérience. Les individus sont sortis de la cage centrale dans 72,5% des observations. Certains individus sont sortis durant le 1^{er} essai, d'autres durant le 2^e essai, d'autres encore sont sortis durant les deux essais et d'autres ne sont jamais sortis dans aucun des deux essais. Une fois sortis de la cage centrale, certains individus sont restés dans le compartiment central et n'ont pas choisi de côté. Les choix des individus étaient donc très variables. Parfois, un individu allait directement vers l'un des deux compartiments extrêmes, par exemple le compartiment S, y restait seulement quelques secondes et puis passait le reste du temps de l'expérience dans le compartiment opposé, le compartiment N. Certains sont restés durant toute l'expérience dans un des deux compartiments,

sans jamais passer par l'autre. Dans certains cas également, une femelle passait dans les 3 compartiments régulièrement. Finalement, assez peu de femelles ont pondu (21 sur 69). L'activité des individus variait aussi fortement. Certains étaient assez peu mobiles, restant au repos ou bougeant légèrement de temps en temps. D'autres étaient très mobiles et volaient donc beaucoup durant l'expérience.

Les œufs étant très petits (environ 1 mm de diamètre), il était parfois difficile de les retrouver après l'expérience. La majorité du temps les œufs ont été retrouvés, mais rien n'a été trouvé dans quelques cas. Il y a alors deux possibilités : soit le papillon s'est mis en position de ponte sans avoir pondu d'œuf, soit les œufs n'ont pas été retrouvés car la recherche est difficile dans les herbes.

4.3 Motivation à sortir

Les individus sont sortis de la cage centrale dans 100 observations sur 138. Ceci signifie que dans 38 observations, le papillon est resté dans la cage centrale tout au long de l'expérience, ces observations ne seront donc pas utiles pour répondre à nos hypothèses.

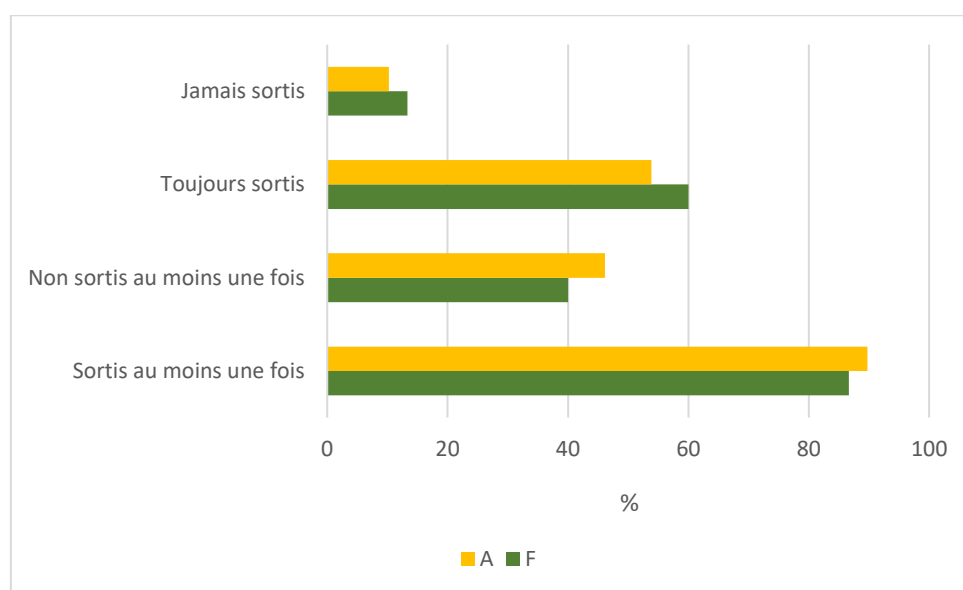


Figure 9 : Comparaison des proportions des individus des deux écotypes, sorti et non sorti. A = écotype agricole, F = écotype forestier.

La majorité des individus testés sont sortis au moins une fois de la cage centrale, lors du 1^{er}, du 2^e, ou des deux essais : 86.6% des individus forestiers et 89.7% des individus agricoles (Figure 9). 8 individus sur les 69 au total ne sont jamais sortis de la cage centrale dans aucun des deux essais, et 39 individus sur les 69 sont toujours sortis, c'est-à-dire à la fois dans le 1^{er} et le 2^e essai. Les résultats sont très similaires pour les deux écotypes ($\chi^2_3 = 0.417$, $p = 0.936$).

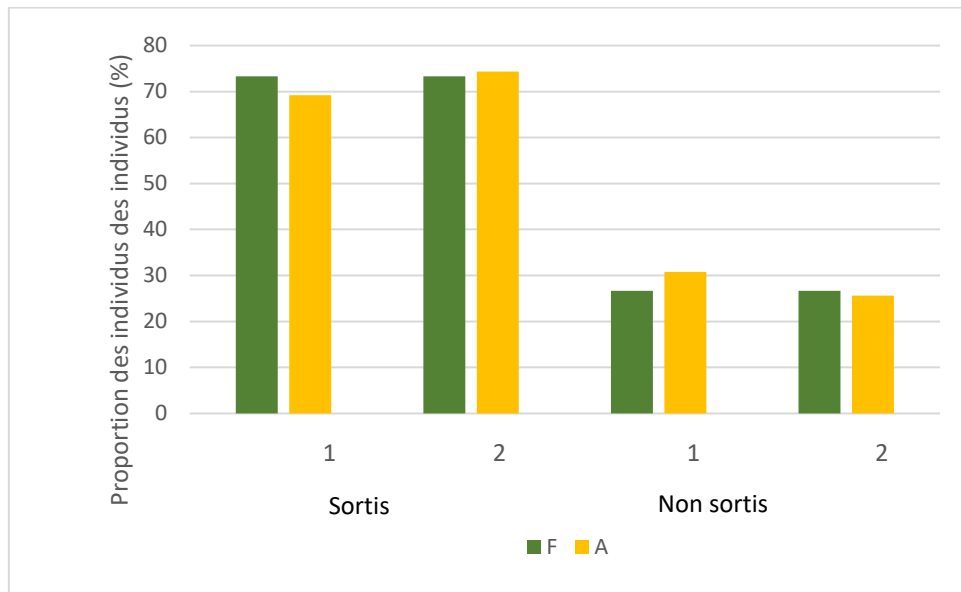


Figure 10 : Comparaison de la proportion d'individus sortis et non sortis de la cage centrale pour les deux écotypes pour chacun des deux essais. 1 = 1er essai, 2 = 2e essai.

Aucune différence n'a été trouvée entre les écotypes ($\chi^2_1 = 0.138$, $p = 0.709$) ni entre les essais ($\chi^2_1 = 0.04$, $p = 0.841$) : la même tendance est observée pour la proportion des individus qui sont sortis de la cage centrale pendant l'expérience, environ 70% des individus sont sortis durant le 1^{er} essai, comme lors du 2^e essai (Figure 10).

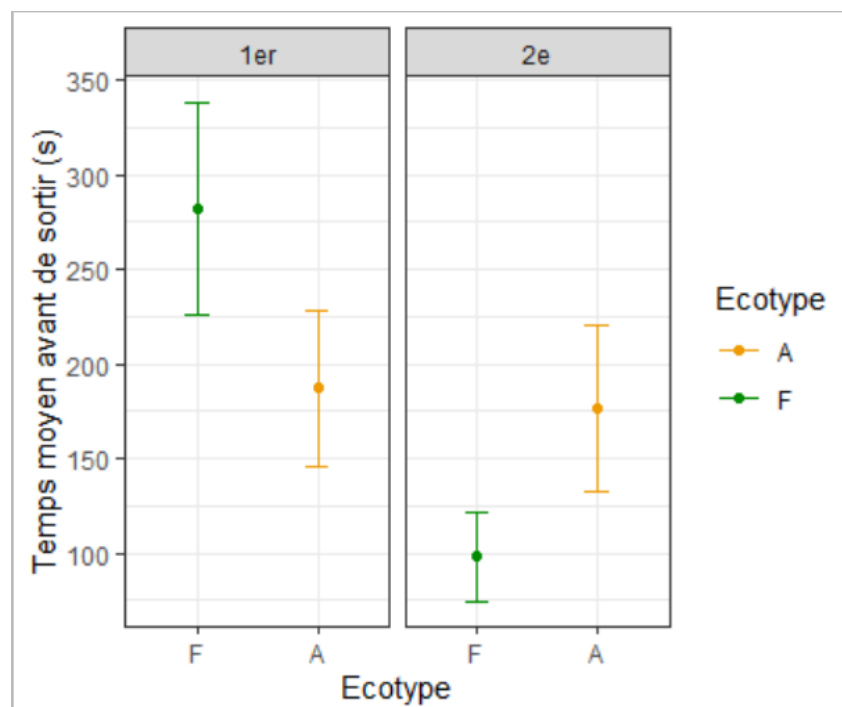


Figure 11 : Moyenne de temps avant de sortir de la cage centrale (en secondes) pour les individus qui sont sortis, comparaison entre les écotypes et les essais. 1er = premier essai, 2e = deuxième essai. Les points représentent les moyennes et les barres verticales représentent l'erreur standard.

Le temps moyen avant de sortir de la cage centrale est différent entre les deux essais (test Anova sur l'« effet essai » de lmm : $\chi^2_1 = 3.95$, $p = 0.046$; Fig. 11) mais ne l'est pas quand on compare la moyenne entre chaque écotype pour les deux essais ensemble ($\chi^2_1 = 1.12$, $p = 0.288$) ni pour l'interaction entre essai et écotype ($\chi^2_1 = 2.65$, $p = 0.103$). De plus, la température a un effet important sur le temps avant de sortir de la cage centrale ($\chi^2_1 = 12.15$, $p = 0.0005$), elle a donc été ajoutée au modèle afin de corriger les effets par la température. Si l'on prend en compte indépendamment chacun des essais, il n'y a pas non plus de différence entre écotype (1er essai : $F_{1,46} = 3.9$, $p = 0.054$; 2e essai : $F_{1,48} = 0.148$, $p = 0.701$) mais une tendance existe pour le 1er essai. En effet, les individus agricoles ont pris moins de temps avant de sortir de la cage centrale au 1^{er} essai que les individus forestiers (Figure 3), cette tendance n'est pas significative mais est très proche de l'être. En outre, si on analyse séparément les deux écotypes, une différence hautement significative est observée entre les essais chez l'écotype forestier ($\chi^2_1 = 13.53$, $p = 0.0002$), le temps avant de sortir de la cage centrale est bien supérieur durant le 1er essai (282.3 ± 56.3 s) qu'au 2e (98.2 ± 23.8 s). Pour l'écotype agricole, aucune différence n'est constatée entre le 1er et le 2e essai ($\chi^2_1 = 0.107$, $p = 0.742$) (1er essai : 187.2 ± 41.2 s, 2^e essai : 176.2 ± 44.2 s).

Si l'on considère seulement les individus qui ont pondu, la tendance observée n'est pas tout à fait la même :

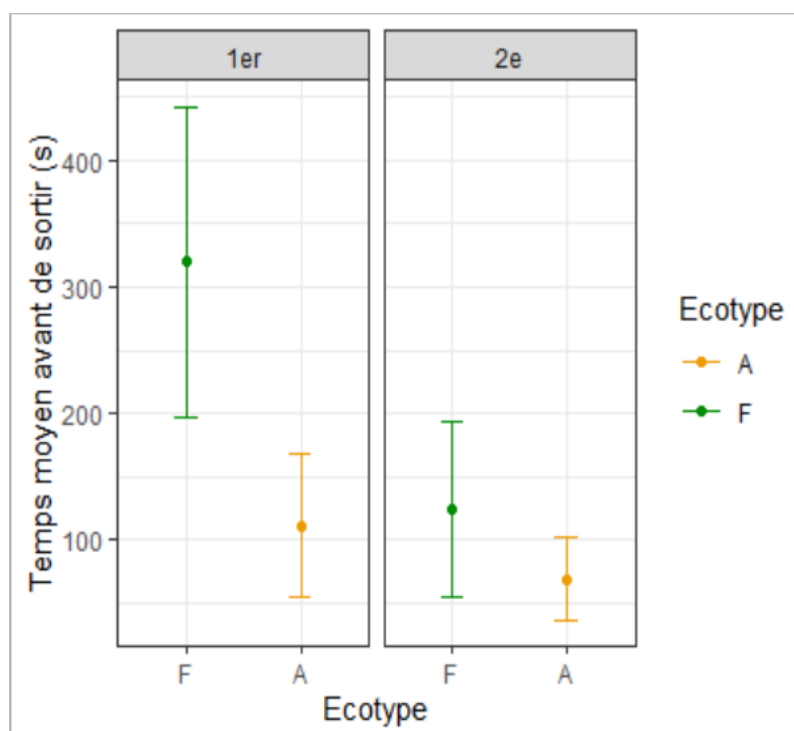


Figure 12 : Moyenne de temps avant de sortir de la cage centrale pour les individus qui ont pondu, comparaison entre les écotypes et les essais.

Tout comme la figure 11, il y a ici aussi une différence entre les essais (test Anova sur l'« effet essai » de lmm : $\chi^2_1 = 5.26$, $p = 0.021$; Fig. 12). Au premier abord, l'analyse indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les écotypes (test Anova sur l'« effet écotipe » de lmm : $\chi^2_1 = 31.20$, $p = 0.272$; Fig. 4). Cependant, il y a ici une interaction hautement significative entre les essais et les écotypes ($\chi^2_1 = 9.02$, $p = 0.002$). Cela indique donc qu'il y a bien un effet de l'écotype, qui se manifeste dans l'interaction. Sur ces individus, la température ne semble pas jouer un effet sur le temps avant de sortir de la cage centrale ($\chi^2_1 = 1.43$, $p = 0.231$) (la gamme de température pour cette sélection d'individus n'est pas plus restreinte). Malgré ce qu'on pourrait penser en voyant le 1^{er} essai de la Figure 12, l'analyse séparée sur chaque essai montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les écotypes ($F_{1,11} = 2.62$, $p = 0.133$) (ni pour le 2^e essai ($F_{1,15} = 0.633$, $p = 0.438$)). L'analyse séparée par écotipe ne montre pas de différence entre les essais pour l'écotype forestier ($F_{1,10} = 2.30$, $p = 0.160$) ni agricole ($F_{1,14} = 0.117$, $p = 0.736$), mais montre que la température n'a pas d'effet sur le temps avant de sortir de la cage centrale pour les individus forestiers ($F_{1,10} = 1.17$, $p = 0.304$) mais qu'elle en a un pour les individus agricoles ($F_{1,14} = 6.66$, $p = 0.021$).

4.4 Préférence sociale

4.4.1 Préférence générale

Le temps passé dans chacun des 3 compartiments (N, C, S) a été calculé, mais uniquement les temps passés dans les compartiments extrêmes (N et S) ont été pris en compte pour les analyses, étant donné que le temps passé dans le compartiment central (C) ne donne aucune information sur le choix de la femelle à préférer un côté plutôt que l'autre.

Lorsqu'on analyse le choix principal, c'est-à-dire le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1^{er} essai, on n'observe pas de différence entre les écotypes (test Anova d'un glm binomial : $\chi^2_1 = 0.103$, $p = 0.747$). Parmi les 43 individus pris en compte pour cette analyse (ce sont les individus qui sont sortis de la cage centrale et qui ont au moins été dans un des deux compartiments extrêmes), 26 individus ont eu comme choix principal le compartiment S, et 17 le compartiment N.

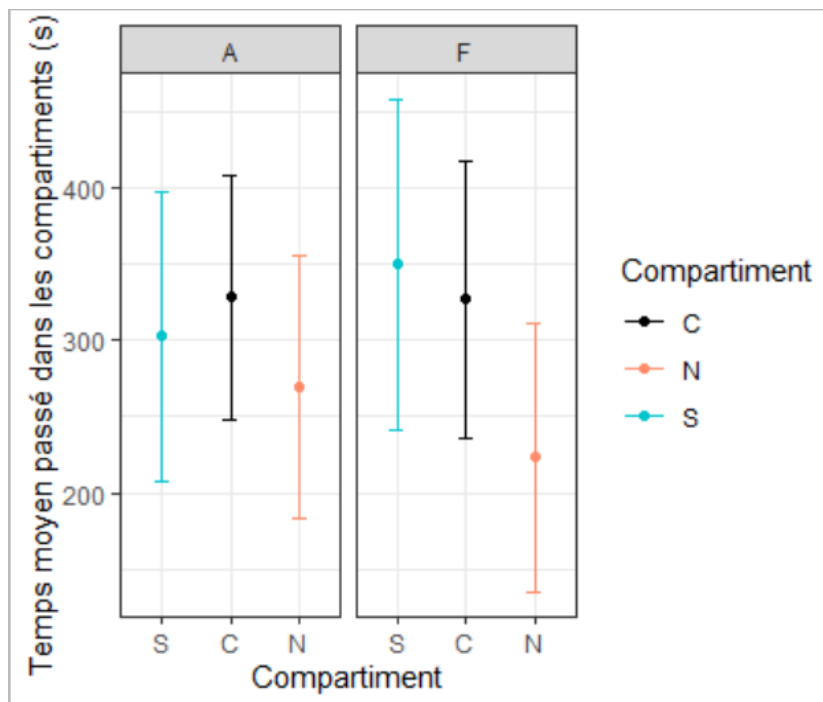


Figure 13 : Moyenne du temps passé dans les compartiments par les individus sortis de la cage centrale, pour chaque écotyle sans tenir compte de l'essai.

Dans un premier temps, il est intéressant de vérifier s'il y a des différences entre les écotypes lorsqu'on ne prend pas en compte les essais (Figure 13). Pour les deux essais confondus, le temps moyen passé dans le compartiment sans femelles modèles (N) (A : 269.5 ± 42.8 s, F : 223.3 ± 43.8 s) est inférieur au temps moyen passé dans le compartiment avec les femelles modèles (S) (A : 302.4 ± 47.4 s, F : 349.8 ± 53.9 s), pour les deux écotypes.

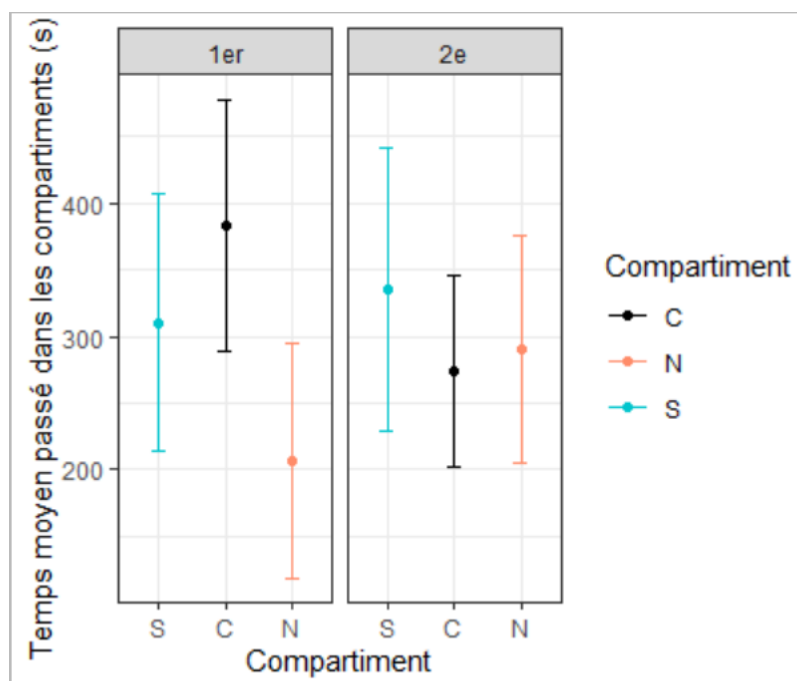


Figure 14 : Moyenne du temps passé dans les compartiments par les individus sortis de la cage, pour chaque essai.

Dans un deuxième temps, il est également utile de visualiser s'il y a une différence entre les deux essais, indépendamment de l'écotype (Figure 14). Les résultats comparant les essais et non plus les écotypes montrent les mêmes tendances. Pour tous les individus qui sont sortis de la cage centrale (écotypes confondus), le temps passé dans le compartiment sans femelles modèles (N) (1^{er} essai : 206.3 ± 43.8 s, 2^e essai : 290.3 ± 42.6 s) est inférieur au temps passé dans le compartiment avec les femelles modèles (S) (1^{er} essai : 310.4 ± 47.7 s, 2^e essai : 335.6 ± 52.7 s), pour les deux essais.

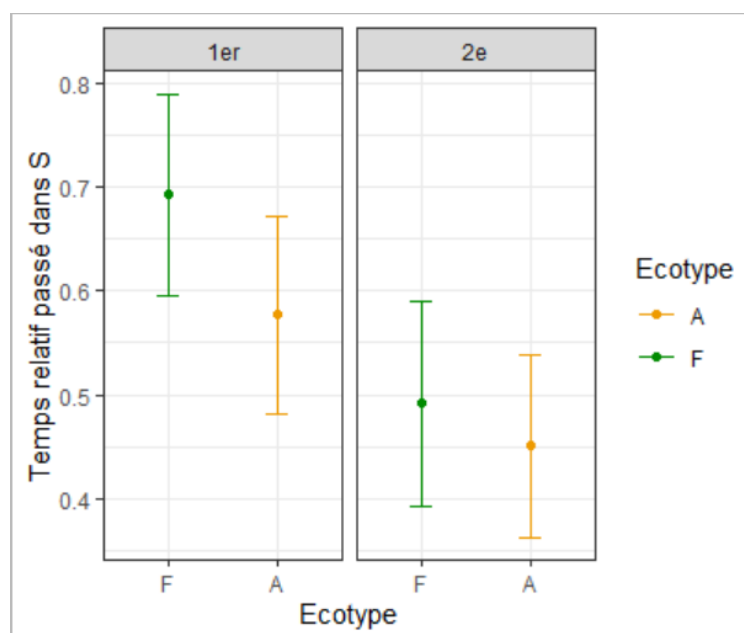


Figure 15 : Temps relatif passé dans le compartiment S (=temps passé dans le compartiment S par rapport au total de temps passé dans les compartiment S et N, $= S/(S+N)$), comparaison entre les écotypes et les essais.

Les individus pris en compte pour cette analyse (Figure 15) sont seulement ceux qui sont sortis de la cage centrale et qui n'ont pas passé le total du temps de l'expérience dans le compartiment central. En effet, dans 6 observations, l'individu est sorti de la cage centrale mais est resté dans le compartiment central durant la totalité de l'expérience. Cette analyse se base donc sur 94 observations au total.

Lorsqu'on teste statistiquement ces données grâce au temps relatif moyen passé dans le compartiment S (donc temps passé dans le compartiment S par rapport au total de temps passé dans les compartiment S et N), on observe qu'il n'y a pas de différence significative entre les écotypes ($\chi^2_1 = 0.19$, $p = 0.656$) ni d'interaction entre les écotypes et les essais ($\chi^2_1 = 0.068$, $p = 0.793$). Par contre, des effets hautement significatifs sont observés en ce qui concerne la différence entre les essais ($\chi^2_1 = 9.67$, $p = 0.002$) et pour la position des « social cues » ($\chi^2_1 = 7.002$, $p = 0.0081$). En effet, les individus ont passé plus de temps dans le compartiment S au 1^{er} essai qu'au 2^e essai. De plus, les individus choisissent préférentiellement le côté S (avec présence des « social

cues ») lorsque les « social cues » sont mises à l'ouest. Si l'on corrige ce modèle par la température, les résultats sont identiques.

Cependant, pour ce modèle-ci, la condition de normalité n'est pas respectée. Il faudra donc y faire attention lors de l'interprétation de ces résultats. Lorsque rien n'est mentionné par rapport à cela pour les autres modèles analysés dans ce mémoire, cela signifie que les conditions du modèle en question sont bien respectées.

L'analyse de chacun des écotypes séparément révèle une différence entre l'essai 1 et 2 (Forestier : $\chi^2_1 = 5.52, p = 0.018$; Agricole : $\chi^2_1 = 4.17, p = 0.041$).

4.4.2 Préférence de ponte

Au total, 21 femelles sur les 69 testées ont pondu. 9 ont pondu aux 2 essais, 4 ont pondu seulement au 1^{er} essai, et 8 ont pondu exclusivement au 2^e essai. Cela fait 30 observations sur 138 (21.7%). Les œufs étaient quasi à chaque fois pondus sur les herbes. En général, les femelles déposaient leurs œufs sur les herbes présentes naturellement, mais parfois également sur les pots de poacées ajoutés. Dans de rares cas, des œufs ont été pondus sur les bords en bois des petites cages. Les femelles ont pondu soit à un seul endroit (sur une seule herbe) ou soit à plusieurs endroits différents. Elles ont également parfois pondu un œuf par herbe, et parfois plusieurs sur un même brin d'herbe (jusqu'à 7).

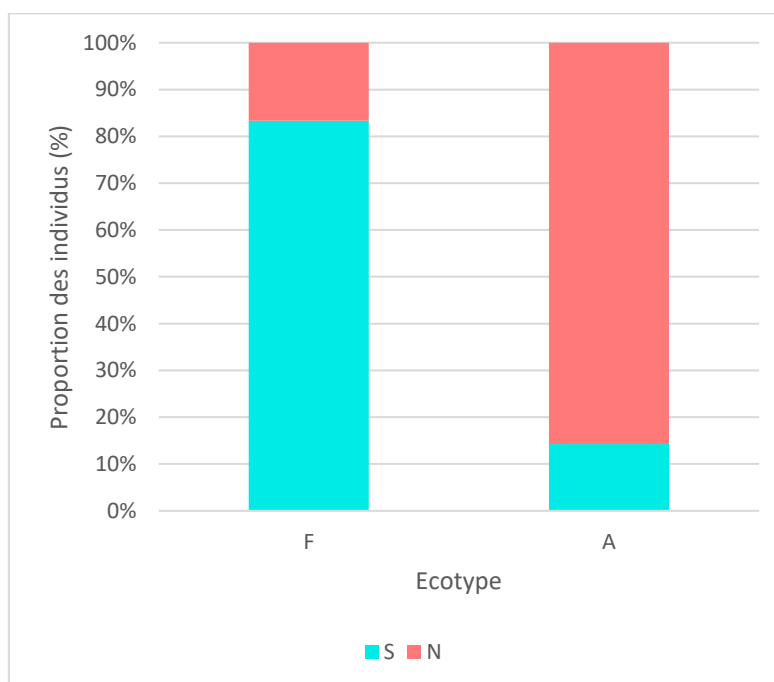


Figure 16 : Proportion des individus qui ont pondus lors du 1^{er} essai, comparaison entre les écotypes. F100% = 6 individus et A100% = 7 individus.

Au total, 13 individus ont pondu au 1^{er} essai. 6 sont d'écotype forestier et 7 d'écotype agricole. Il est observé que les individus d'écotype forestier ont davantage pondu (5 individus sur 6, soit 83.3% des individus) dans le compartiment S contenant les femelles modèles plutôt que dans le compartiment N vide d'autre femelle (Figure 16). Le résultat inverse est montré pour les individus d'écotype agricole, qui ont pondu préférentiellement dans le compartiment N (6 individus sur 7, soit 85.7% des individus). La différence entre les écotypes est significative (test $\chi^2 = 6.19$, $p = 0.012$).

Cependant, il n'y a pas de différence avec le seuil de 50% (valeur du hasard) ni pour l'écotype forestier (test for one population proportion : $p = 0.218$) ni pour l'écotype agricole (test for one population proportion : $p = 0.125$), sans doute car l'échantillon est trop petit. Donc, les écotypes diffèrent entre eux, mais chaque écotype n'est pas différent de s'ils vont au hasard dans les deux compartiments.

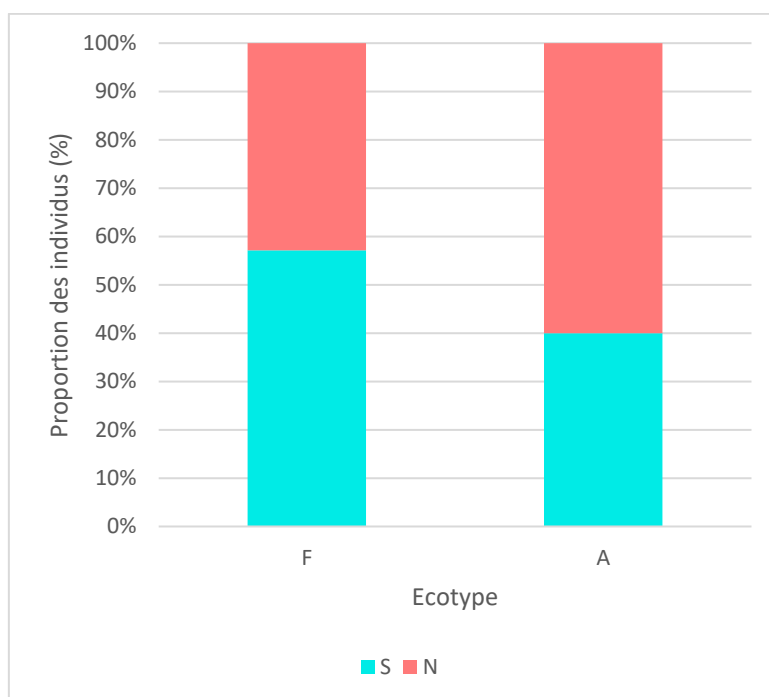


Figure 17 : Proportion des individus qui ont pondu lors du 2e essai, comparaison entre les écotypes. F100% = 7 individus et A100% = 10 individus.

En ce qui concerne le 2^e essai (Figure 17), 17 individus ont pondu, dont 7 d'écotype forestier et 10 d'écotype agricole. La tendance montre que les individus forestiers pondent davantage dans le compartiment S que N et que les individus agricoles pondent, eux, davantage dans le compartiment N que S. Cette tendance différente entre les écotypes n'est pas significative (test $\chi^2 = 0.485$, $p = 0.486$).

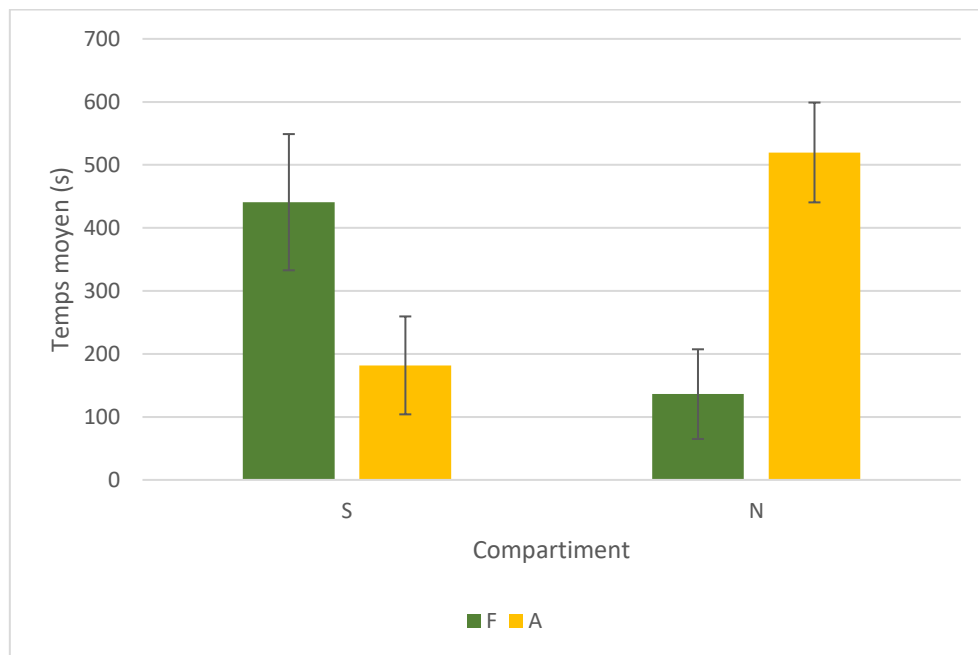


Figure 18 : Moyenne du temps passé dans les compartiments extrêmes des observations où il y a eu ponte par les individus, les deux essais compris, pour chaque écotype.

Pour les deux essais confondus, les individus d'écotype forestier qui ont pondu ont passé plus de temps dans le compartiment S (moy : 440.8 ± 108.1 s) que le compartiment N (moy : 136.2 ± 71.1 s), alors qu'inversement les individus d'écotype agricole ont passé plus de temps dans le compartiment N (moy : 519.7 ± 79.2 s) que S (moy : 181.8 ± 77.7 s) (Figure 18).

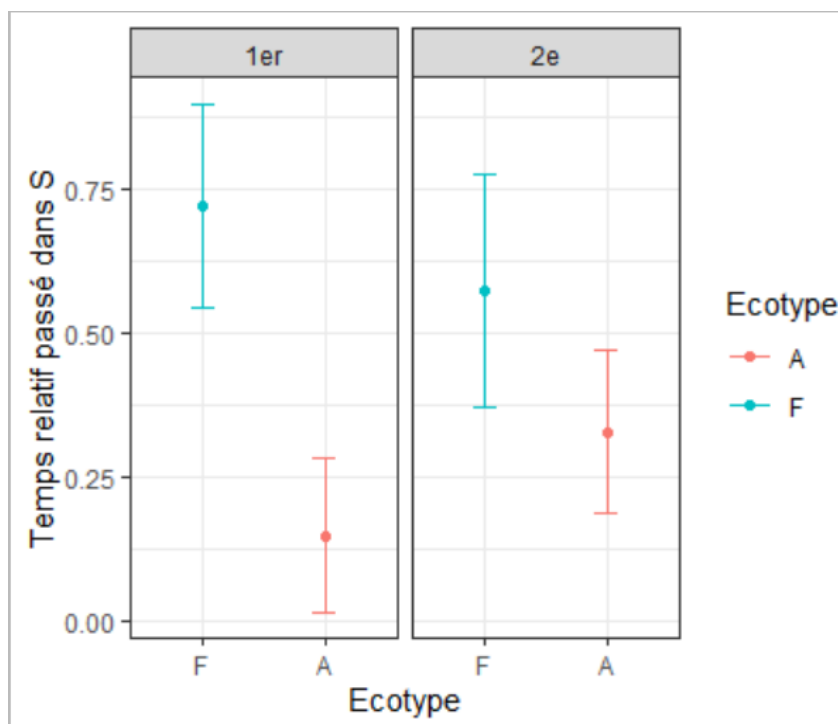


Figure 19 : Temps relatif passé dans le compartiment S par rapport au compartiment N, comparaison entre les écotypes et les essais, uniquement pour les individus qui ont pondu.

Le temps passé par les femelles qui ont pondu dans les compartiments extrêmes est différent pour les deux écotypes ($\chi^2_1 = 4.59, p = 0.032$), mais n'est pas différent entre les essais ($\chi^2_1 = 0.062, p = 0.802$) et l'effet de l'écotype sur le temps relatif passé dans le compartiment S n'est pas modulé par l'essai ($\chi^2_1 = 1.07, p = 0.298$). Les individus d'écotype forestier qui ont pondu ont passé en moyenne plus de temps dans le compartiment S que les individus d'écotype agricole (Figure 19).

Si on analyse séparément les deux essais, on observe que le temps relatif passé dans le compartiment S est plus élevé pour les femelles d'écotype forestier qui ont pondu que pour les femelles d'écotype agricole qui ont pondu ($F_{1,11} = 6.89, p = 0.023$) durant le 1^{er} essai, mais pas lors du 2^e essai ($F_{1,15} = 1.0443, p = 0.323$).

Il faut également ajouter que la température n'a pas d'effet sur la probabilité de pondre (test Anova d'un glm binomial : $\chi^2_1 = 2.31, p = 0.128$)

4.5 Consistance du choix

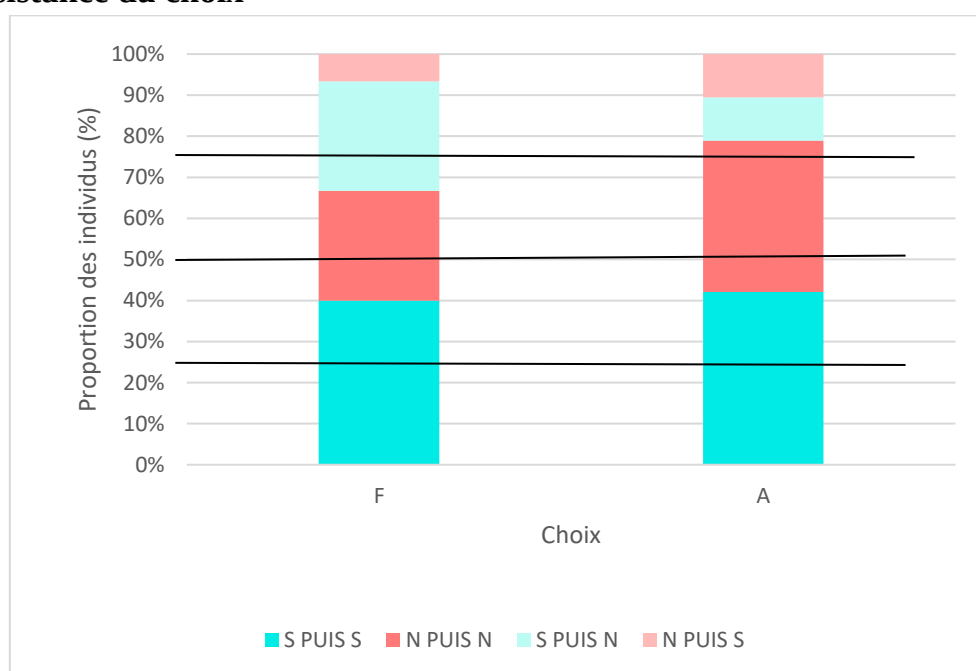


Figure 20 : Comparaison entre le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1^{er} essai et le compartiment choisis en 1^{er} lieu au 2^e essai par ce même individu. Les individus pris en compte ici sont seulement ceux qui ont fait un choix à la fois au 1^{er} et au 2^e essai, c'est-à-dire 34 individus sur 69, dont 15 d'écotype forestier et 19 d'écotype agricole. Les lignes noires indiquent les proportions des quatre choix qu'on s'attend s'ils étaient le fruit du hasard total (25%).

Les individus pris en compte ici (Figure 20) sont les individus qui ont fait un choix de compartiment à la fois dans le 1^{er} et dans le 2^e essai. On remarque que les individus forestiers et agricoles ont choisi la plupart du temps le compartiment S pour le compartiment dans lequel il a

passé le plus de temps au 1er essai et le compartiment choisis en 1er lieu au 2e essai. La combinaison la plus rare est de passer le plus de temps dans le compartiment N au 1^{er} essai et de choisir le compartiment S en premier au 2^e essai.

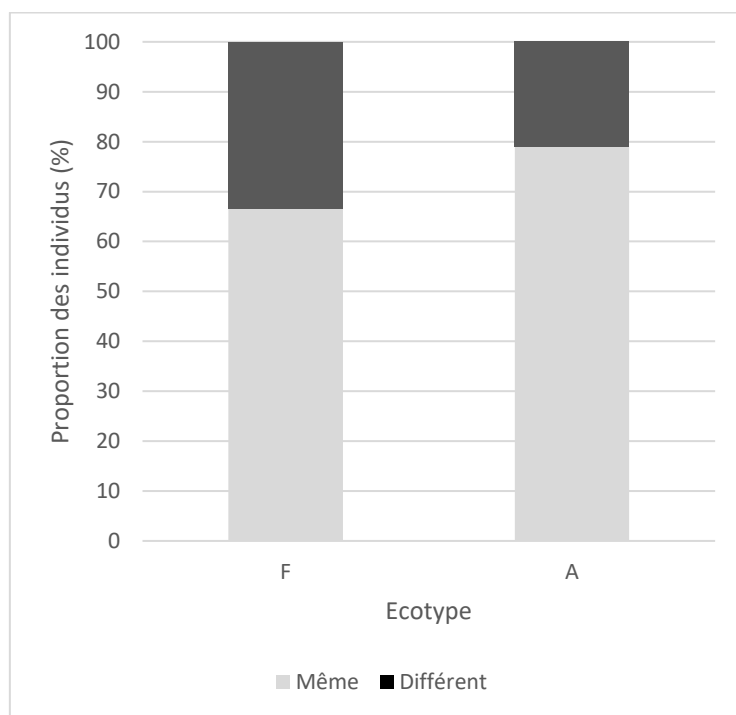


Figure 21 : Comparaison entre le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1er essai et le compartiment choisis en 1er lieu au 2e essai par ce même individu. Même = le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1er essai est le même que le compartiment choisis en 1er lieu au 2e essai par ce même individu. Différent = le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1er essai n'est pas le même que le compartiment choisis en 1er lieu au 2e essai par ce même individu. Les individus pris en compte ici sont seulement ceux qui ont fait un choix à la fois au 1er et au 2e essai, c'est-à-dire 34 individus sur 69, dont 15 d'écotype forestier et 19 d'écotype agricole.

Pour les deux écotypes, le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1er essai est le même que le compartiment choisi en 1er lieu au 2e essai pour la majorité des individus (Figure 21) (test for one population proportion : $p = 0.009$). Il est le même pour 10 individus sur 15 pour l'écotype agricole, ainsi que pour 15 individus sur 19 pour l'écotype forestier. Aucune différence significative n'est observée entre les écotypes ($\chi^2 = 0.649$, $p = 0.42$).

Les résultats sont très similaires si l'on analyse seulement les individus qui ont pondu (ceux attendus à être les plus motivés à apprendre) durant les deux essais (9 femelles : 5 F et 4 A) (F : 60% même, 40% différent ; A : 75% même, 25% différent).

5. Discussion

Ce mémoire avait pour but de d'analyser l'influence de la présence d'individus conspécifiques sur le comportement de ponte des écotypes de *P. aegeria*, ainsi que de vérifier s'il y avait un apprentissage. Les résultats ci-dessus vont être discutés et interprétés sous cette section. Tout d'abord, la préférence sociale générale de *P. aegeria* sera abordée, suivie par une discussion sur la préférence sociale de ponte. Ensuite, l'aspect de l'apprentissage sera développé avec des explications sur les résultats de la motivation à sortir ainsi que de la consistance du choix. Enfin, les problèmes rencontrés durant l'expérience et les perspectives seront présentés. Enfin, l'importance de l'oviposition et de l'apprentissage chez les écotypes dans un contexte d'expansion écologique sera abordée.

5.1 Préférence sociale

5.1.1 Préférence générale

Il a été montré que les individus ont passé plus de temps dans le compartiment S au 1^{er} essai qu'au 2^e essai, c'est-à-dire qu'ils ont été attirés par les femelles « social cues » au 1^{er} essai mais les papillons n'ont pas montré cette préférence lors du 2^e essai. Cependant, il n'y a pas eu de différence de temps passé dans les compartiments extrêmes entre les écotypes, ils réagiraient donc de la même façon face à ces signaux sociaux. Il y aurait donc une préférence naïve de *P. aegeria* pour être attiré par ses congénères de manière générale.

Toutefois, comme il a déjà été dit, les résultats du modèle LMM sur le temps relatif passé dans le compartiment S doivent être analysés avec précaution. En effet, le manque de fiabilité du modèle nous amène à devoir prendre ces résultats avec précaution. Le fait qu'il n'y ait pas d'effet de l'écotype sur le temps relatif passé dans le compartiment S peut toutefois être accepté car ce résultat a été montré dans chacun des modèles testés, y compris le modèle glm binomial sur le choix principal qui, lui, est fiable étant donné que les conditions de ce modèle sont respectées. Par contre, il faut donc rester prudent avec l'interprétation de l'effet significatif de l'essai qui n'a pas été vu dans tous les modèles testés.

5.1.2 Préférence de ponte

Il a été montré que les individus forestiers ont pondu davantage du côté S durant le 1^{er} essai. Ils préfèrent donc aller vers les congénères lors de l'oviposition, alors que les individus d'écotype agricole préfèrent au contraire éviter les congénères pour la ponte. Ces résultats lors du 1^{er} essai témoignent de la préférence naïve des femelles, leur choix sans avoir vécu d'autre expérience auparavant. Ce résultat n'est pas en accord avec la première hypothèse qui avait été faite sur ce point, c'est-à-dire que les femelles adultes vont choisir la stratégie d'évitement des congénères

pour l'oviposition, et donc aller vers l'environnement où il n'y a pas eu les congénères, étant donné que la survie des larves de *P. aegeria* est significativement plus élevée pour les larves élevées à faible densité, que les périodes de développement larvaire sont plus longues à densité plus élevée, et que les adultes *P. aegeria* sont plus petits à densité élevée (Gibbs et al. 2004). Cette hypothèse générale qui avait été faite est donc respectée seulement pour les individus d'écotype agricole, pas pour les individus d'écotype forestier.

Ces résultats sont également en partie en accord avec ce qu'il avait été prédit pour l'autre hypothèse sur ce point, et sont correspondant pour l'écotype agricole avec les résultats d'une autre étude au sein du laboratoire (Turlure and Van Dyck non-publié). Selon Turlure & Van Dyck (non-publié), l'écotype agricole évite la compétition intraspécifique en sélectionnant des plantes sans œufs congénitaux. Ici, on voit que les femelles d'écotype agricole font également ce choix, pas pour les œufs mais pour les congénères, également signaux sociaux. Mais cette deuxième hypothèse basée sur cette étude indiquait que l'écotype forestier n'aurait pas de choix préférentiel significatif (pas de préférence innée pour utiliser les signaux sociaux), alors que notre expérience a montré qu'il y en a un contraire à l'écotype agricole. Cependant, cette étude a comparé chaque écotype avec ce qu'ils auraient choisi au hasard (50%). Si on mesure de cette manière, nos écotypes ne montrent pas non plus de préférence sociale, mais la taille réduite de l'échantillon peut l'expliquer. Cette étude est intéressante dans notre contexte car elle a testé des aspects similaires sur le même organisme. Le but de cette étude était tout d'abord d'évaluer si un insecte non social utilise des indices sociaux, et possède une mémoire à court et long terme pour la sélection de l'habitat en ce qui concerne le comportement de ponte, et ensuite de tester la pertinence écologique de la préférence innée, de la mémoire et de l'apprentissage des signaux sociaux pour la ponte dans différents écotypes de la même espèce de papillon généraliste qui colonise actuellement de nouveaux habitats que pour ce mémoire : *P. aegeria* (Turlure and Van Dyck non-publié). Cette étude a interprété le fait que l'écotype forestier n'avait pas de préférence innée pour utiliser les signaux sociaux par le fait que la faible densité en forêt diminue la pertinence d'utiliser ces signaux sociaux, ou que les ressources suffisantes font qu'il y a moins de stress et qu'il n'y a pas besoin d'être attentif à ces signaux pour en trouver (Turlure and Van Dyck non-publié). Néanmoins, notre expérience ayant montré que ces individus forestiers sont attentifs à ces signaux sociaux et y sont attirés, ces explications ne semblent pas valables ici.

L'écotype agricole de *P. aegeria* choisirait donc d'améliorer la forme physique de ses larves en évitant de pondre des œufs sur des plantes hôtes proches d'autres femelles. La compétition due à

l'agglomération des œufs affecterait les performances de la progéniture femelle, diminuant la taille de leur corps et réduirait potentiellement la fécondité (Gibbs et al. 2004). Des coûts élevés de compétition ou un risque élevé de transmission de la maladie sont à prévoir si les ressources sont limitées.

Quant à l'écotype forestier, nous voyons donc que, dans certaines circonstances, les avantages de l'attraction conspécifique peuvent l'emporter sur les coûts de la compétition intraspécifique dans la nature où les densités conspécifiques sont en général assez faibles (Raitanen et al. 2014). On peut également s'attendre à ce que les contraintes de temps (reproduction précoce favorisée chez les insectes car risque de prédation (Sang and Teder 2011), saisonnalité et variation de l'environnement (Välimäki et al. 2008, Kivela et al. 2009)) dans la prise de décision sélectionnent pour l'utilisation de l'information sociale, étant donné que l'attraction conspécifique offre un gain de temps dans la sélection des sites d'oviposition (Stöhr 1998).

Les densités de *P. aegeria*, exprimées en taux de rencontre dans un habitat approprié, sont plus élevées dans le paysage agricole que dans le paysage forestier (Merckx and Van Dyck 2005), ce qui peut induire le fait qu'il y a davantage de compétition pour l'écotype agricole, qui choisirait donc la stratégie d'évitement des conspécifiques, contrairement à l'écotype forestier qui n'aurait pas les coûts de cette compétition et qui donc peut davantage choisir la stratégie d'attraction des conspécifiques. Cependant, il faut rester prudent dans l'interprétation car les densités testées dans l'expérience de Gibbs et al. (2004) (1, 5 et 10+ larves) ne sont pas forcément des densités qu'on puisse observer sur le terrain. De plus, comme l'écotype agricole vit dans un paysage aux ressources plus dispersées que l'écotype forestier, la compétition résultante entre les larves pour ces ressources abondantes en milieu agricole ferait que la stratégie d'évitement des conspécifiques serait privilégiée chez cet écotype contrairement à l'écotype forestier.

En outre, étant donné que les individus des paysages agricoles ont une gamme perceptuelle plus forte que ceux des paysages forestiers (Öckinger and Van Dyck 2012), les individus forestiers pourraient utiliser davantage les indications de leurs congénères pour la recherche de ressources de qualité étant donné qu'ils ont une moins bonne gamme perceptuelle dans leur habitat. Cela pourrait donc aussi expliquer pourquoi les individus d'écotype forestier sont attirés préférentiellement par leurs congénères pour trouver un site d'oviposition.

La diversité des réponses à l'égard des conspécifiques suggère donc qu'il existe une variation au niveau de l'espèce dans la résolution évolutive du compromis entre les coûts et les bénéfices de l'attraction conspécifique (Seppänen et al. 2007). Ces différences de préférences ne se reflètent pas dans le 2^e essai, lorsque les individus ne sont plus naïfs et que les femelles modèles ne sont

plus là. Il n'y a à ce moment plus de différence significative entre les écotypes. Les individus n'ont donc pas gardé en mémoire leur choix fait au 1^{er} essai et ne l'ont pas reproduit (Voir section Apprentissage).

Par contre, un facteur qui a pu jouer dans ce comportement est l'humidité relative, qui était plus élevée lorsque les individus agricoles étaient testés comparé aux individus d'écotype forestier, ce qui a pu potentiellement les désavantager étant donné que le paysage agricole est normalement un paysage moins humide que le paysage forestier. Il faut donc considérer cela lorsqu'une différence significative est observée entre les écotypes.

Selon Shreeve (1986), les observations des températures des sites et du moment où les œufs de l'hôte sont pondus suggèrent que la température est un facteur important dans la sélection des sites de ponte. Selon cette étude réalisée en forêt en Angleterre, *P. aegeria* pond des œufs entre 24 et 30 °C (Shreeve 1986). Étant donné que les moyennes mesurées pour les températures lors de cette expérience étaient de 24,9 °C pour les individus agricoles et de 26,2 °C pour les individus forestiers, la température semblait optimale pour la ponte de *P. aegeria* dans le sens où les individus ont été testés à des températures où ils pondent normalement des œufs. Pourtant, seulement 21 femelles sur 69 ont pondu. Il faut noter que ces températures de pontes dans l'expérience de Shreeve (1986) ont été mesurées en Angleterre et non en Belgique, les conditions ne sont donc pas les mêmes. D'autres facteurs ont pu jouer dans le fait que peu de femelles aient pondu contrairement à ce qu'il était attendu. Le fait que des femelles n'ont pas quitté la cage centrale et n'ont donc pas eu l'occasion de pondre réduit déjà le nombre de femelles qui ont réellement servi à déterminer le choix de cette espèce quant à la préférence pour les signaux sociaux. En effet, cela amène le nombre de femelles qui ont pondu à 21 sur 61 (car 8 individus ne sont jamais sortis de la cage centrale), ce qui fait environ 1/3 des individus. Par contre, comme le nombre d'œufs pondus ainsi que la fécondité sont maximaux à des températures ambiantes plus basses pour les femelles *P. aegeria* des paysages forestiers que celles des paysages agricoles (Karlsson and Van Dyck 2005), la température moyenne à laquelle les individus ont été testés étant plus élevée pour les individus forestiers que les individus agricoles, les individus forestiers ont été en quelque sorte encore plus « désavantagés » en ce qui concerne cette condition environnementale importante, désavantagés pour le nombre d'œufs selon cette étude mais cela pourrait être le cas pour la probabilité de pondre également.

5.2 Apprentissage

L'apprentissage a été abordé ici dans le contexte de l'expansion des niches écologiques et de la colonisation de nouveaux habitats dans les paysages anthropiques. Pour rappel, l'apprentissage

est défini ici comme une modification du comportement avec l'expérience (Papaj and Prokopy 1989).

5.2.1 Motivation à sortir

Une différence hautement significative a été observée entre les essais chez l'écotype forestier en ce qui concerne le temps mis avant de sortir de la cage centrale. En effet, les individus forestiers ont mis moins de temps pour sortir de la cage centrale au 2^e essai qu'au 1^{er}. Lors du 1^{er} essai, les individus ont pris plus de temps afin d'analyser et prendre les informations de leur environnement. Les individus peuvent avoir eu une appréhension moindre au 2^e essai comparé au 1^{er} essai étant donné qu'ils connaissaient déjà l'environnement, ils n'étaient plus naïfs. Cela peut montrer une certaine forme d'apprentissage, ils ont peut-être appris qu'il n'y avait pas de danger à l'extérieur de la cage centrale ou que l'extérieur de la cage centrale était un environnement plus optimal, et qu'ils pouvaient donc sortir, ce qu'ils ont fait plus vite que lorsqu'ils n'avaient pas encore vu s'il y avait ou non du danger, par exemple. Les femelles d'écotype forestier auraient donc gardé en mémoire leur expérience au 1^{er} essai, et s'en sont servis pour modifier leur comportement au 2^e essai, contrairement aux femelles d'écotype agricole qui ne sont pas sorties de la cage centrale plus vite ou plus lentement au 2^e essai qu'au 1^{er}. Cela paraît étonnant car l'hypothèse de base était que comme l'écotype agricole de *P. aegeria* vit dans un milieu qui subit plus de changements environnementaux que l'écotype forestier (milieu plus stable), les femelles d'écotype agricole seraient de meilleures apprenantes que les femelles d'écotype forestier, et effectueraient donc leur choix plus rapidement au cours des essais que ces dernières. L'apprentissage ne procure que peu d'avantages dans des environnements totalement imprévisibles également (Jones and Agrawal 2017). De ce fait, il était attendu à ce que ce soit les individus d'écotype agricole qui prennent moins de temps au 2^e essai qu'au 1^{er}, et non les individus forestiers, étant donné que les individus agricoles seraient de meilleurs apprenants. Ici, l'écotype agricole n'aurait pas appris, n'aurait pas utilisé cette capacité d'apprentissage. Ce résultat est donc en contradiction avec notre hypothèse de départ. On peut alors se demander si ce résultat est dû à autre chose que l'apprentissage. En effet, les changements de comportement résultant de l'expérience peuvent également être induits par des mécanismes autres que l'apprentissage, par exemple par des changements physiologiques (Brown 2012). Le développement du comportement animal est contrôlé par deux mécanismes : une réponse innée (prédéterminée par des gènes) à des stimuli spécifiques dans l'environnement, et un mécanisme qui implique la modification du comportement par l'expérience et l'interaction avec les stimuli de l'environnement (apprentissage). Mais la plupart des comportements sont déterminés par un mélange des deux (Brown 2012). On pourrait alors dire que l'écotype agricole, qui n'aurait pas appris dans ce cas-ci, aurait plutôt réagi de façon innée.

Cependant, la température a légèrement augmenté (de 0.5°C) entre le 1^{er} et le 2^e essai lorsque les individus forestiers ont été testés, alors que la température était la même (0°C de différence) entre les deux essais chez l'écotype agricole. Cette augmentation chez l'écotype forestier n'est pas significative, mais étant donné que la température a un effet très fortement significatif sur le temps avant de sortir de la cage centrale, cette augmentation minimale est peut-être une explication à ne pas négliger quant au fait que les individus forestiers ont pris moins de temps avant de sortir de la cage centrale au 2^e essai qu'au 1^{er}.

De plus, ici encore, la notion de temps peut être mentionnée. En effet, l'apprentissage individuel exige que l'animal interagisse directement avec l'environnement et fasse des associations entre les indices et les événements, ce qui peut prendre du temps et donc entraîner des coûts. L'apprentissage social permet donc de « prendre des raccourcis » en utilisant ces indices sociaux pour se concentrer sur certains indices/lieux ou pour reproduire le résultat du comportement des congénères (Boyd and Richerson 1985). L'écotype forestier aurait donc choisi cette stratégie. Mais l'apprentissage est tout de même coûteux, une source évidente de coûts est dans un contexte général celle associée au développement et à l'entretien des tissus neuronaux (Brown 2012). Chez les insectes, la dépense énergétique provoquée par l'apprentissage induit des compromis avec d'autres traits liés à la forme physique (qui ne sont pas fixes mais dépendent de facteurs génétiques et environnementaux), qui peuvent se traduire par une réduction de la survie ou de la fécondité : l'énergie et les protéines investies dans le cerveau ne peuvent pas être investies dans les œufs, la croissance somatique ou le système immunitaire (Burns et al. 2011). L'écotype agricole a peut-être justement voulu éviter ces coûts, ces dépenses énergétiques. L'apprentissage social peut également entraîner des coûts si l'environnement change et les traditions environnementales locales s'éloignent des conditions environnementales actuelles (Brown 2012). L'apprentissage social peut maintenir des comportementaux inadaptés si les individus ne prélèvent pas l'environnement pour eux-mêmes. Cependant, les traits de comportement inadapté s'éteignent rapidement (Brown and Laland 2003) car la majorité des individus se basent sur un mixte entre l'information sociale et individuelle pour prendre des décisions (Kendal et al. 2004).

Il faut également souligner que ce sont les individus forestiers qui ont été davantage attirés par les conspécifiques pour l'oviposition au 1^{er} essai, et ce sont eux également qui ont pris moins de temps pour sortir de la cage au 2^e essai (et qui auraient donc appris). Les indices sociaux auraient peut-être permis à l'écotype forestier d'avoir des informations dont il se serait servi pour le 2^e essai, contrairement à l'écotype agricole qui n'aurait donc pas eu ces informations étant donné qu'il n'a pas été attiré par ces indices sociaux.

5.2.2 Consistance du choix

Il a été montré que les individus forestiers ont pondu davantage dans le compartiment S que N au 1^{er} essai, contrairement à l'écotype agricole, mais que cette différence significative ne s'est pas reproduite au 2^e essai. De plus, le temps relatif passé dans le compartiment S était plus élevé pour les femelles d'écotype forestier qui ont pondu que pour les femelles d'écotype agricole qui ont pondu durant le 1^{er} essai, mais cette différence ne s'est pas non plus retrouvée dans le 2^e essai. Ces deux résultats sont cohérents entre eux et il s'avère donc que, pour les individus qui ont pondu, les préférences de temps passé dans les compartiments extrêmes et de choix de compartiment pour la ponte ne se reflètent pas dans le 2^e essai, lorsque les individus ne sont plus naïfs et que les femelles modèles (« social cues ») ne sont plus là. Il n'y a à ce moment plus de différence significative entre les écotypes. Comment se fait-il que les différences observées au 1^{er} essai diminuent au 2^e essai ? Etant donné que les femelles modèles étaient présentes au 1^{er} essai et qu'il y a eu une différence à ce moment et non quand ces « social cues » n'étaient plus là, cela peut signifier qu'il n'y a pas eu d'apprentissage pour ces individus qui ont pondu. En effet, les individus ont fait un choix seulement lorsque des congénères étaient présents au 1^{er} essai où les individus étaient naïfs, et n'ont pas fait de choix préférentiel lorsqu'aucun signal social n'était présent au 2^e essai lorsque l'individu avait déjà expérimenté l'environnement et « connaissait » la cage. Ils ne se sont donc pas basés sur leur mémoire lorsqu'aucun signal social n'était présent pour choisir la même chose que lorsqu'il y avait les femelles modèles.

Selon une étude récente, les indices externes d'habitat (informations personnelles) et non les repères visuels sociaux (informations sociales), influencent les décisions initiales de sélection du site de nidification lorsque les femelles ne connaissent pas un site (Berg and Eadie 2020). Ce constat n'est pas fait sur des papillons mais est réalisé sur les canards ramiers (*Aix sponsa*), mais pourraient peut-être être valable pour d'autres espèces. Cela pourrait expliquer pourquoi ce n'est pas anormal de ne pas avoir trouvé d'apprentissage social dans notre expérience. Selon une autre étude de (Howard et al. 2019), des abeilles modèles ont été placées sur six des douze fleurs vertes affichées avec une disposition spatiale aléatoire dans l'arène, et ils ont remarqué que la possibilité d'associer les conspécifiques à une récompense était nécessaire pour l'apprentissage social. Etant donné qu'aucune récompense n'a été associée à l'apprentissage lors de notre expérience, il faut se demander si cela n'a donc pas joué, car cela pourrait également expliquer pourquoi il n'y a pas eu d'apprentissage. Dans l'étude de Turlure & Van Dyck (non-publié), où il y a eu apprentissage, la récompense pour la décision des individus associée à l'apprentissage était que les individus pouvaient pondre après le premier essai. Contrairement à notre expérience où il n'y a qu'un essai en l'absence des signaux sociaux après 1h, il y a eu deux essais en l'absence des signaux

sociaux dans l'étude de Turlure & Van Dyck (non-publié), un après 30 minutes, et l'autre après 24h. Les deux écotypes ont montré une certaine consistance entre le 1er et le 2e essai, ce qui montre une mémoire à court terme, mais seulement pour l'écotype agricole en ce qui concerne la mémoire à long terme (entre le 1er et le 3e essai, et entre le 2e et le 3e essai). La consistance d'éviter les signaux sociaux au cours des essais montre de l'apprentissage car les signaux sociaux (conspécifiques) n'étaient pas présents aux essais 2 et 3. Ils font également leur choix avec de moins en moins d'étapes (le nombre de fois où les femelles ont arrêté de voler et ont atterri) au cours des essais (Turlure & Van Dyck non-publié).

Dans notre expérience, pour les deux écotypes, le compartiment dans lequel l'individu a passé le plus de temps au 1^{er} essai est le même que le compartiment choisi en premier lieu au 2e essai pour la majorité des individus, il y a donc aussi eu une certaine consistance. Ici, cela montre une certaine forme d'apprentissage car les individus ont gardé en mémoire le côté où ils ont passé le plus de temps, et y ont été directement lors du 2^e essai sans les « social cues ». Même s'ils n'ont donc pas passé significativement plus de temps dans ce compartiment, ils y ont été directement lorsqu'ils ont reproduit l'expérience. Cela peut être un signe qu'ils se rappellent leur compartiment préféré. Un organisme ne peut pas sélectionner ou rejeter un deuxième patch d'habitat s'il n'a pas retenu l'information tirée du premier patch d'habitat (Braem et al. 2018 non-publié). Les individus ont donc dans tous les cas retenu certaines informations pour faire leur choix. Mais l'apprentissage n'est pas la seule raison possible, les individus ont pu avoir un côté préféré (pour quelque raison que ce soit) et ils sont naturellement cohérents sur ce point.

5.3 Réflexions critiques sur l'expérience

5.3.1 Manque de motivation à sortir

Les raisons pour lesquelles certains individus ne sont pas sortis de la cage centrale durant le 1er essai, durant le 2e essai, ou durant les deux essais, peuvent être diverses. Par exemple, les femelles gravides peuvent ne pas être en mesure de fonctionner de manière optimale en raison des conditions environnementales, de l'interaction avec des organismes, ou du manque de temps (Garcia-Barros and Fartmann 2009). En effet, les conditions climatiques à ce moment-là n'étaient peut-être pas optimales pour l'individu en question. La température joue un rôle important chez les papillons. Les insectes adaptés à différents régimes de température présentent des performances optimales à la température à laquelle ils sont adaptés (Karlsson and Wiklund 2004). Plus la température corporelle s'écarte de l'optimum, plus les performances diminuent progressivement par rapport à celles lors de l'optimum (Huey and Kingsolver 1989). Même si les

papillons fonctionnent de manière optimale aux températures auxquelles ils sont adaptés, il est possible que les adaptations à des températures plus chaudes (comme l'écotype agricole de *P. aegeria*) ouvrent des opportunités qui sont fermées aux espèces vivant dans des conditions plus fraîches (comme l'écotype forestier de *P. aegeria*).

Plus spécifiquement, *P. aegeria* est un héliotherme dorsal (Van Dyck and Matthysen 1998) car il se réchauffe en général en adoptant une posture dorsale (Wickman 2009). Sa température thoracique optimale pour le vol se situe entre 30°C et 34.5°C (Shreeve 1984, Van Dyck and Wiklund 2002). De plus, la morphologie semble influencer le comportement thermorégulateur chez cette espèce. En effet, les individus ayant des ailes plus foncées sont plus mobiles et passent moins de temps au soleil que les individus plus clairs (Van Dyck and Matthysen 1998, Wickman 2009). La température est un facteur important car, à la fois chez les mâles et les femelles de cette espèce, les individus accélèrent plus rapidement à la température corporelle optimale (32°C), lorsqu'on compare avec une température sous-optimale (22°C) (Berwaerts and Van Dyck 2004). Le décollage (l'accélération de l'ascension verticale) est une forme de locomotion aérienne très exigeante (Dudley 2000). Lorsque le papillon commence à voler volontairement après une période de repos/prélassement, la température du corps se situe généralement entre 30 et 34°C (Shreeve 1984, Van Dyck and Matthysen 1998). Mais en général, les femelles choisissent des endroits assez humides et ombragés de la forêt pour pondre leurs œufs individuellement sur des herbes hôtes isolées, ce qui fait qu'elles subissent un refroidissement par convection et donc ont des températures corporelles plus basses (Wiklund and Persson 1983). Etant donné toutes ces exigences thermiques pour que le papillon s'envole, il ne serait pas étonnant que certains individus ne soient pas sortis de la cage centrale pour ces raisons de conditions climatiques non optimales pour eux.

Les individus pouvaient également avoir été affaiblis par le transport dans leur gobelet, malgré le fait que le transport a toujours été réalisé dans des conditions les moins brutales possibles. Peut-être également que le papillon serait sorti de la cage centrale si l'expérience avait duré quelques minutes de plus. En effet, certaines femelles sont sorties de la cage centrale à la toute fin de l'expérience (également pour la ponte dans certains cas), 1 minute ou 30 secondes avant la fin des 15 minutes. Il est alors probable que, si l'expérience avait continué au-delà des 15 minutes, certaines femelles auraient pu potentiellement sortir ou pondre à la 16^e minute, à la 17^e, etc. Peut-être également y avait-il une petite malformation (par exemple, une petite entaille dans une aile, ou encore une patte cassée) qui serait passée inaperçue et qui aurait empêché l'individu de réagir comme il l'aurait fait avec toutes ses capacités. Il peut y avoir également d'autres facteurs qui ont

perturbé le papillon, comme par exemple la présence d'une guêpe ou autre insecte dans la cage de l'expérience, ce qui ajoute des interactions interspécifiques non voulues.

5.3.2 Autres réflexions

Plusieurs problèmes de cette expérience peuvent être abordés ici. Par exemple, l'humidité relative était plus élevée lorsque les individus agricoles étaient testés (moyenne de 48.7% pour les agricoles et de 42.3% pour les forestiers), alors que l'inverse aurait été préférable pour rendre les conditions plus optimales pour chacun des écotypes, étant donné que les individus d'écotype forestier vivent dans des environnements plus humides que les individus d'écotype agricole. L'humidité joue un rôle important pour *P. aegeria*. La sélection des microhabitats ainsi que le développement larvaire de *P. aegeria* sont sensibles à la température et à l'humidité (Shreeve 1984, 1986, Merckx et al. 2003). Les conditions humides sont considérées comme optimales, tandis que les conditions arides sont défavorables au développement du papillon (Hesselbarth et al. 1995). En effet, la sécheresse a une influence directe sur la mortalité des œufs (Wiklund and Persson 1983) et une influence indirecte par la dessiccation des plantes (Roy et al. 2001). De plus, l'abondance locale et la probabilité d'occurrence de *P. aegeria* sont élevées dans des conditions générales bénéfiques telles qu'une humidité "normale" pendant le développement larvaire (Schweiger et al. 2006).

Même si elle a essayé d'être le plus discret possible, la présence de l'expérimentatrice est aussi un élément qui a pu perturber les individus testés et influencer leur comportement. D'autres signaux pourraient également influencer les individus. Par exemple, même si des pots de poacées ont été mis des deux côtés de la cage et que la position des signaux sociaux a été contrôlée en la changeant aléatoirement entre les deux côtés, les individus ont aussi pu être influencés par les autres espèces de plantes éventuelles incluses dans la cage extérieure, qui poussaient là naturellement. La présence d'arbres au loin côté ouest de la cage expérimentale est un signal visuel qui a pu également influencer les individus à aller ou non vers ce côté. On peut penser que les individus forestiers seraient davantage attirés par la vue d'arbres que les individus agricoles. La météo change aussi constamment. Même si nous avons mesuré les nuages qualitativement, la température et l'humidité quantitativement, d'autres facteurs météorologiques pourraient jouer un rôle également dans le comportement de *P. aegeria*. Le vent est par exemple un facteur qui devrait être mesuré. En effet, les individus du paysage forestier subissent moins de forces du vent que les individus du paysage agricole plus ouvert (Merckx et al. 2008). Le vent peut donc jouer sur le comportement des individus adaptés à des conditions différentes. Le mesurer aiderait à savoir si un biais n'a pas été inclus dans l'expérience et si cela n'a pas influencé dans un sens ou dans

l'autre le choix des femelles dans la réponse aux signaux sociaux et si les deux essais ont bien été réalisés avec les mêmes forces de vent. Par contre, vu que le nombre d'œufs pondus ainsi que la fécondité sont maximaux à des températures ambiantes plus basses pour les femelles *P. aegeria* des paysages forestiers que celles des paysages agricoles (Karlsson and Van Dyck 2005), la température moyenne à laquelle les individus ont été testés étant plus élevée pour les individus forestiers que les individus agricoles, les individus forestiers ont été en quelques sortes encore plus « désavantagés » par cette condition environnementale importante, désavantagés pour le nombre d'œufs selon cette étude mais cela pourrait être également le cas pour la probabilité de pondre. Conduire une expérience de terrain comme celle-ci peut induire certains biais qui sont parfois difficilement contrôlables. Une expérience en serre permettrait de minimiser certains biais en contrôlant les conditions de température, d'humidité, etc. pour avoir une homogénéisation des conditions mais serait dans ce cas une expérience qui reflèterait moins bien les conditions naturelles.

De plus, l'environnement dans lequel a été réalisée l'expérience était globalement plus ressemblante au paysage agricole qu'au paysage forestier. Cela a évidemment pu jouer en défaveur des individus d'écotype forestier. On pourrait par exemple envisager que l'écotype forestier, moins adapté à cet environnement plutôt proche de l'agricole, ait choisis préférentiellement la stratégie d'attraction des congénères pour aller vers des ressources de qualité choisies par les individus déjà présents et connaissant le milieu. Un autre point à aborder est que l'effet de l'âge n'a pas été pris en compte lors de cette expérience. Toutes les femelles ont été testées à un âge de 5 à 15 jours, mais l'âge exact de chaque individu n'a pas été analysé par soucis de temps. Cela pourrait potentiellement induire un biais, dans le sens où un individu beaucoup plus âgé est moins actif qu'un jeune, ou encore que la maturation des œufs n'est pas exactement la même à tout âge de la femelle. L'âge pourrait également affecter la motivation et l'apprentissage (les individus sont logiquement légèrement plus âgés lorsqu'ils sont testés un peu plus tard). Par exemple, l'âge des femelles testées dans l'étude de Turlure & Van Dyck (non-publié) était entre 8 et 27 jours, donc des femelles comprises dans une gamme plus âgée que celles utilisées lors de cette expérience ici. De plus, avant d'être testées, les femelles étaient gardées dans des chambres climatisées, donc l'âge exprimé en jours ne reflète pas vraiment l'âge réel dans la nature.

Enfin, bien que les œufs étaient récoltés après chaque test où un individu avait pondu, certains œufs ont pu échapper à la récolte car non trouvés ou tombés entre les herbes durant l'expérience.

Cela a pu influencer de manière olfactive les individus testés après, car ces œufs sont également des signaux sociaux.

5.4 Perspectives

Lors de l'interprétation des résultats, nous ne pouvons faire que des spéculations. Pour montrer que certains résultats sont vraiment dus à l'apprentissage, il serait intéressant de réaliser un échantillon de test supplémentaire comme contrôle. Lors de ce test, aucune femelle modèle (signaux sociaux) ne serait présente dans le 1^{er} essai. En effet, il serait possible dans ce cas de comparer le test expérimental avec le contrôle afin de voir si les individus sont davantage consistants dans le groupe expérimental comparé au groupe contrôle. S'ils l'étaient, cela prouverait qu'ils ont vraiment appris grâce aux indices sociaux. Par manque de temps, ce test contrôle n'a pas été réalisé, mais il serait très pertinent d'en faire un lors d'une prochaine expérience. Même si l'apprentissage des adultes est plus pertinent dans le contexte de préférence de site de ponte que l'apprentissage des larves (Barron 2001, Davis and Daley 2008) chez les insectes holométaboles, il serait également intéressant ici d'observer les conséquences de l'expérience de larves sur la sélection d'habitat et sur l'apprentissage. En effet, l'apprentissage larvaire affecte la préférence de la plante hôte chez certaines espèces (Petit et al. 2017) et les conditions pendant le développement larvaire peuvent jouer sur les caractéristiques morphologiques fonctionnelles de *P. aegeria* (Merckx and Van Dyck 2006).

De plus, il aurait été pertinent de tester trois fois chaque individu au lieu de deux fois : la 1^{ère} fois sans « social cues » pour observer le choix initial témoin de base, ensuite une 2^e fois avec « social cues » afin de tester si le choix est différent en présence d'un signal social, et enfin une 3^e fois de nouveau sans « social cues » pour voir s'il y a eu un éventuel apprentissage (s'ils ont retenu et gardé le même choix que lors du 2^e essai). Il y aurait donc eu un essai en plus des deux qui ont été réalisés, et qui se serait fait en premier afin de constater tout d'abord le choix naïf sans influence de signal social. Cet essai en plus n'a pas pu être réalisé par manque de temps, mais serait intéressant à inclure dans une prochaine expérience. Il serait aussi pertinent de réaliser des essais sur le long terme (24h après) en plus du court terme, pour observer l'apprentissage à plus long terme.

Afin d'avoir des résultats plus fiables, il serait utile de refaire l'expérience avec un nombre plus élevé de femelles testées.

Une expérience en serre contrôlée permettrait de résoudre quelques problèmes en permettant une homogénéisation des conditions, mais serait une expérience qui reflèterait moins bien les

conditions naturelles de terrain. De plus, même si l'utilisation de la descendance d'organismes capturés sur le terrain a permis d'éviter de biaiser les estimations d'apprentissage qui résultent de la consanguinité (Nieberding et al. 2018), l'élevage des animaux en cage mais sur le terrain et pas en insectarium fournirait aux organismes en développement les indices naturels (chimiques, visuels, magnétiques, etc.) et les biais perceptifs tels qu'ils se sont développés lors de la sélection dans la nature. Cela permettrait également d'obtenir une composition alimentaire plus naturelle, ce qui affecte l'apprentissage (Lihoreau et al. 2016).

Refaire l'expérience avec des œufs conspécifiques au lieu des adultes, ainsi que de tester avec les deux en même temps, serait également intéressant. D'autres études sont aussi nécessaires pour examiner les facteurs écologiques et évolutifs qui conduisent à différentes stratégies d'utilisation de l'information sociale, et pour examiner les mécanismes par lesquels l'information sociale est transmise. Il devrait également y avoir des recherches plus approfondies sur les effets du comportement observé sur la forme physique.

5.5 Importance de l'oviposition et de l'apprentissage chez les écotypes dans un contexte d'expansion écologique

Etudier le comportement d'oviposition est un point très important pour la colonisation de nouveaux environnements (Vilbas et al. 2016). A court terme, les habitats anthropiques comme les zones urbaines devraient connaître une expansion mondiale (Seto et al. 2012), comprendre comment les nouvelles conditions environnementales façonnent l'évolution des espèces qui réussissent est très important pour mettre en œuvre des mesures efficaces afin de réduire l'impact négatif des habitats modifiés par l'homme sur la biodiversité (Hunter 2007). La colonisation et l'expansion dans de nouveaux paysages déterminent la distribution et l'abondance des espèces dans nos écosystèmes changeant rapidement. Afin de mieux prédire les réponses des espèces au changement global et au réchauffement climatique, il faut comprendre ce qui détermine la croissance et la propagation des populations colonisant de nouveaux environnements (Szűcs et al. 2017). La colonisation de nouveaux environnements établit des populations nouvellement adaptées (Reznick and Ghalambor 2001), comme l'écotype agricole de *P. aegeria*.

Au cours des dernières années, le comportement de ponte et la sélection du site de ponte par les insectes a beaucoup été étudié, surtout pour deux raisons (Garcia-Barros and Fartmann 2009) : la première étant la nature appliquée de ces deux aspects. En effet, beaucoup d'insectes (dont les lépidoptères) sont économiquement importants. Pour pouvoir par exemple élaborer des stratégies de lutte contre les parasites agricoles, comprendre les indices qui sont nécessaires aux insectes

pour identifier/accepter les hôtes larvaires est très importante. La deuxième raison est que, d'un point de vue écologique et évolutif, la ponte est un événement qui fait le lien spatial entre les stades de vie de l'insecte (adulte, œuf et larve) et l'environnement, et est également essentielle dans l'évolution des lépidoptères (Renwick and Chew 1994). Pondre fait appel à la sélection du site et à la dispersion de l'individu. De plus, les caractéristiques de l'habitat liés aux sites de ponte optimaux sélectionnés par une espèce peuvent être importants pour la conservation. La connaissance des préférences de ponte par espèce peut donc être cruciale afin de mettre en place des pratiques de gestion adéquates dans les zones telles que les paysages anthropogéniques (Dennis et al. 2003).

L'expérience réalisée dans le cadre de ce mémoire est également intéressante car la plupart des expériences d'apprentissage sur la sélection du site de ponte se sont concentrées sur de nouvelles plantes hôtes (signaux de l'hôte) (Petit et al. 2017) pour faire leur choix, et non pas aux signaux sociaux par exemple. Un avantage de l'apprentissage est qu'il peut réduire la létalité des variantes phénotypiques au sein d'une population face au changement environnemental, ce qui réduit également la perte de la diversité génétique (Brown 2013). L'apprentissage est intéressant car il offre un type de robustesse au niveau de la lignée d'une population en augmentant leur évolutivité en matière d'adaptation (Brown 2013). De plus, les populations dont les individus apprennent sont moins à risque d'extinction. En effet, les populations d'individus apprenants peuvent mieux maintenir les variations au sein de leurs populations au fil du temps, et sont donc plus capables de réagir aux changements de l'environnement (Brown 2013).

Pour l'écologie de la conservation, cela peut signifier que l'apprentissage – et plus généralement la plasticité comportementale – doit être pris en compte dans l'évaluation du risque d'extinction (Ducatez et al. 2020). En effet, les analyses de viabilité d'une population tiennent compte en général des caractéristiques écologiques (comme la taille, la diversité génétique, la fécondité, la fertilité et la mortalité) et des caractéristiques de leur environnement (comme la fragmentation de l'habitat) (Begon et al. 2005), alors que l'apprentissage peut avoir une influence sur la capacité des populations à réagir aux changements environnementaux sans perte de diversité génétique (Brown 2013). L'apprentissage peut protéger les populations contre les changements environnementaux, qui se produisent souvent trop rapidement pour que les processus évolutifs puissent y répondre (Brown 2012), et donc être considéré comme augmentant leur viabilité à long terme (Brown 2013). La trajectoire évolutive différentielle des lignées face aux changements peut donc être expliquée en partie par la capacité d'apprentissage dans ces lignées et à son influence sur leur adaptation et sur leur variation phénotypique dans le temps (Cordero-Rivera 2017).

6. Références

- Allmann, S., A. Späthe, S. Bisch-Knaden, M. Kallenbach, A. Reinecke, S. Sachse, I. T. Baldwin, and B. S. Hansson. 2013. Feeding-induced rearrangement of green leaf volatiles reduces moth oviposition. *eLife* 2:e00421.
- Alto, B. W., E. J. Muturi, and R. L. Lampman. 2012. Effects of nutrition and density in *Culex pipiens*. *Medical and Veterinary Entomology* 26(4):396–406.
- Andersson, J., A.-K. Borg-Karlson, and C. Wiklund. 2004. Sexual conflict and anti-aphrodisiac titre in a polyandrous butterfly: male ejaculate tailoring and absence of female control. *Proceedings. Biological Sciences* 271(1550):1765–1770.
- Applebaum, S. W., and Y. Heifetz. 1999. Density-dependent physiological phase in insects. *Annual Review of Entomology* 44:317–341.
- Baguette, M., I. Convie, and G. Nève. 1996. Male density affects female spatial behaviour in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *Acta oecologica* 17:225–232.
- Barron, A. 2001. The Life and Death of Hopkins' Host-Selection Principle. *Journal of Insect Behavior* 14:725–737.
- Battesti, M., C. Moreno, D. Joly, and F. Mery. 2012. Spread of Social Information and Dynamics of Social Transmission within *Drosophila* Groups. *Current biology : CB* 22:309–13.
- Baude, M., E. Danchin, M. Mugabo, and I. Dajoz. 2011. Conspecifics as informers and competitors: An experimental study in foraging bumble-bees. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 278:2806–13.
- Begon, M., C. Townsend, and J. Harper. 2005. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Page *Freshwater Biology - FRESHWATER BIOL.*
- Berg, E. C., and J. M. Eadie. 2020. An experimental test of information use by North American wood ducks (*Aix sponsa*): external habitat cues, not social visual cues, influence initial nest-site selection. *bioRxiv*:2020.05.08.084012.
- Bergerot, B., T. Merckx, H. Van Dyck, and M. Baguette. 2012. Habitat fragmentation impacts mobility in a common and widespread woodland butterfly: do sexes respond differently? *BMC ecology* 12:5.
- Berwaerts, K., S. Van Dongen, H. Van Dyck, and E. Matthysen. 1997. Morphological and Genetic Variation in the Speckled Wood Butterfly (Pararge Aegeria L.) Among Differently Fragmented Landscapes. *Netherlands Journal of Zoology* 48(3):241–253.
- Berwaerts, K., and H. Van Dyck. 2004. Take-off performance under optimal and suboptimal thermal conditions in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oecologia* 141:536–45.
- Boisseau, S. 1996. Reproductive patterns of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: factors determining variations in fecundity and longevity with a note on interspecific competition with *Pararge xiphia*, on Madeira. Unpublished MSc thesis. *Manchester Metropolitan University*.
- Box, H. O., and K. R. Gibson. 1999. *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge University Press.
- Boyd, R., and P. J. Richerson. 1985. *Culture and the evolutionary process*. Pages viii, 331. University of Chicago Press, Chicago, IL, US.
- Brown, C. 2012. Experience and learning in changing environments. Pages 46–60 *Behavioural Responses to a Changing World: Mechanisms and Consequences*.
- Brown, C., and K. N. Laland. 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* 4(3):280–288.
- Brown, R. 2013. Learning, evolvability and exploratory behaviour: Extending the evolutionary reach of learning. *Biology & Philosophy* 28.
- Burns, J. G., J. Foucaud, and F. Mery. 2011. Costs of memory: lessons from 'mini' brains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1707):923–929.

- Chew, F., and R. Robbins. 1984. Chew, FS, Robbins, RK. 1984. Egg-laying in butterflies. IN *The Biology of Butterflies*, R.I. Vane-Wright and P.R. Ackery (eds.) Academic Press, London. Symp. R. Ent. Soc. Long. 11:65-79 + Lit. Cited. Page 11: 65-79.
- Clark, B. R., and S. H. Faeth. 1998. The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology* 12(5):543–552.
- Connell, J. H. 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *The American Naturalist* 122(5):6661–696.
- Conte, R., and M. Paolucci. 2001. Intelligent Social Learning. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 4(1):1–3.
- Coolen, I., O. Dangles, and J. Casas. 2005. Social Learning in Noncolonial Insects? *Current Biology* 15(21):1931–1935.
- Cordero-Rivera, A. 2017. Behavioral Diversity (Ethodiversity): A Neglected Level in the Study of Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5.
- Courtney, S. P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. *Oecologia* 51(1):91–96.
- Cunningham, J. P., M. F. A. Jallow, D. J. Wright, and M. P. Zalucki. 1998. Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Animal Behaviour* 55(1):227–234.
- Cunningham, J. P., S. A. West, and M. P. Zalucki. 2001. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. *Oikos* 95(3):537–543.
- Dall, S., L.-A. Giraldeau, O. Olsson, J. Mcnamara, and D. Stephens. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in ecology & evolution* 20:187–93.
- Danchin, É., L.-A. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2004. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* 305(5683):487–491.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Animal Behaviour* 26(1):138–147.
- Davis, D., and B. J. Daley. 2008. The learning organization and its dimensions as key factors in firms' performance. *Human Resource Development International* 11(1):51–66.
- Dempster, J. P. 1992. Evidence of an oviposition-detering pheromone in the orange-tip butterfly, *Anthocharis cardamines* (L). *Ecological Entomology* 17(1):83–85.
- Dennis, R. L. H. 2012. *A Resource-Based Habitat View for Conservation: Butterflies in the British Landscape*. John Wiley & Sons.
- Dennis, R. L. H., T. G. Shreeve, and H. Van Dyck. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102:417.
- Dethier, V. G. 1959. Food-Plant Distribution and Density and Larval Dispersal as Factors Affecting Insect Populations. *The Canadian Entomologist* 91(9):581–596.
- Doligez, B., and T. Boulinier. 2008. Habitat Selection and Habitat Suitability Preferences. Pages 1810–1830 *Encyclopedia of Ecology*.
- Doumbia, M., J.-L. Hemptinne, and A. Dixon. 1998. Assessment of patch quality by ladybirds: Role of larval tracks. *Oecologia* 113:197–202.
- Dover, J., and T. Sparks. 2000. A review of the ecology of butterflies in British hedgerows. *Journal of Environmental Management* 60:51–63.
- Drès, M., and J. Mallet. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 357(1420):471–492.
- Ducatez, S., D. Sol, F. Sayol, and L. Lefebvre. 2020. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nature Ecology & Evolution* 4(6):788–793.
- Dudley, R. 2000. *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton University Press.

- Dukas, R. 1998. Evolutionary ecology of learning. Pages 129–174 *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press, Chicago, IL, US.
- Dukas, R. 2004. Evolutionary Biology of Animal Cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1):347–374.
- Durisko, Z., B. Anderson, and R. Dukas. 2014. Adult fruit fly attraction to larvae biases experience and mediates social learning. *The Journal of Experimental Biology* 217(Pt 7):1193–1197.
- Dussourd, D., K. Ubik, C. Harvis, J. Resch, J. Meinwald, and T. Eisner. 1988. Defense-mechanisms of arthropods. 86. Biparental defensive endowment of eggs with acquired plant alkaloids in the moth *Utetheisa ornatrix*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85:5992–6.
- Edgerly, J., M. McFarland, P. Morgan, and T. Livdahl. 1998. A seasonal shift in egg-laying behaviour in response to cues of future competition in a treehole mosquito. *Journal of Animal Ecology* 67:805–818.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1969. On Territorial Behavior and Other Factors Influencing Habitat Distribution in Birds. *Acta Biotheoretica* 19(1):16–36.
- Galef, B. G., and L.-A. Giraldeau. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61(1):3–15.
- Garcia-Barros, E., and T. Fartmann. 2009. Butterfly oviposition: sites, behaviour and modes. Pages 29–42 *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press.
- Geiselhardt, S., K. Yoneya, B. Blenn, N. Drechsler, J. Gershenzon, R. Kunze, and M. Hilker. 2013. Egg Laying of Cabbage White Butterfly (*Pieris brassicae*) on *Arabidopsis thaliana* Affects Subsequent Performance of the Larvae. *PLOS ONE* 8(3):e59661.
- Gibbs, M., L. A. Lace, M. J. Jones, and A. J. Moore. 2004. Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science* 4.
- Gibbs, M., L. A. Lace, M. J. Jones, and A. J. Moore. 2005. Egg size-number trade-off and a decline in oviposition site choice quality: Female *Pararge aegeria* butterflies pay a cost of having males present at oviposition. *Journal of Insect Science* 5.
- Gibbs, M., and H. Van Dyck. 2009. Reproductive plasticity, oviposition site selection, and maternal effects in fragmented landscapes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(1):1–11.
- Gibbs, M., and H. Van Dyck. 2010. Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure. *Oecologia* 163(2):341–350.
- Giurfa, M. 2012. Social learning in insects: a higher-order capacity? *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 6.
- Giurfa, M., and J. A. Núñez. 1992. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia* 89(1):113–117.
- Goulson, D., S. A. Hawson, and J. C. Stout. 1998. Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Animal Behaviour* 55(1):199–206.
- Guo, K., O. J. Sun, and L. Kang. 2011. The Responses of Insects to Global Warming. Pages 201–212 in T. Liu and L. Kang, editors. *Recent Advances in Entomological Research: From Molecular Biology to Pest Management*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hebert, P. D. N. 1983. Egg dispersal patterns and adult feeding behaviour in the Lepidoptera. *Canadian entomologist*.
- Hellmann, J. J. 2002. The effect of an environmental change on mobile butterfly larvae and the nutritional quality of their hosts. *Journal of Animal Ecology* 71(6):925–936.
- Hellmann, J. J., P. R. Armsworth, and J. Roughgarden. 2004. Resource availability, environmental change, and the abundance of an insect herbivore. Manuscript.

- Hesselbarth, G., H. van Oorschot, S. Wagener, Ö. Balkız, and E. Karaçetin. 1995. Hesselbarth, Oorschot and Wagener Butterfly data of Turkey.
- Hilker, M., and T. Meiners. 2006. Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense. *Journal of Chemical Ecology* 32(7):1379–1397.
- Hill, J. K., Y. Collingham, C. Thomas, D. Blakeley, R. Fox, D. Moss, and B. Huntley. 2001. Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. *Ecology Letters* 4:313–321.
- Howard, S. R., M. Shrestha, J. Schramme, J. E. Garcia, A. Avarguès-Weber, A. D. Greentree, and A. G. Dyer. 2019. Honeybees prefer novel insect-pollinated flower shapes over bird-pollinated flower shapes. *Current Zoology* 65(4):457–465.
- Huber, L. 2012. Social Learning in Animals. Pages 3109–3113 in N. M. Seel, editor. *Encyclopedia of the Sciences of Learning*. Springer US, Boston, MA.
- Huey, R. B., and J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution* 4(5):131–135.
- Huk, T., and B. Kühne. 1999. Substrate selection by *Carabus clatratus* (Coleoptera, Carabidae) and its consequences for offspring development. *Oecologia* 121(3):348–354.
- Hunter, P. 2007. The human impact on biological diversity. How species adapt to urban challenges sheds light on evolution and provides clues about conservation. *EMBO Reports* 8(4):316–318.
- Ishihara, M., and M. Shimada. 1995. Photoperiodic induction of larval diapause and temperature-dependent termination in a wild multivoltine bruchid, *Kytorhinus sharpianus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75(2):127–134.
- Isingrini, M., A. Lenoir, and P. Jaisson. 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 82(24):8545–8547.
- Janz, N. 2003. The cost of polyphagy: oviposition decision time vs error rate in a butterfly. *Oikos* 100(3):493–496.
- Janz, N., L. Söderlind, and S. Nylin. 2009. No effect of larval experience on adult host preferences in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): on the persistence of Hopkins' host selection principle. *Ecological Entomology* 34(1):50–57.
- Jaumann, S., and E. C. Snell-Rood. 2017. Butterflies Do Not Alter Conspecific Avoidance in Response to Variation in Density. *Integrative and Comparative Biology* 57(2):396–406.
- Jones, P. L., and A. A. Agrawal. 2017. Learning in Insect Pollinators and Herbivores. *Annual Review of Entomology* 62(1):53–71.
- Jones, R. E. 1977. Search Behaviour: a Study of Three Caterpillar Species. *Behaviour* 60(3–4):237–259.
- Kaiser, A., T. Merckx, and H. V. Dyck. 2018. Urbanisation and sex affect the consistency of butterfly personality across metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Kandori, I., and N. OhSaki. 1998. Effect of experience on foraging behavior towards artificial nectar guide in the cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* (Lepidoptera: Pieridae). *Applied Entomology and Zoology* 33(1):35–42.
- Kandori, I., T. Yamaki, S. Okuyama, N. Sakamoto, and T. Yokoi. 2009. Interspecific and intersexual learning rate differences in four butterfly species. *Journal of Experimental Biology* 212(23):3810–3816.
- Karlsson, B., and H. Van Dyck. 2005. Does habitat fragmentation affect temperature-related life-history traits? A laboratory test with a woodland butterfly. *Proceedings. Biological Sciences* 272(1569):1257–1263.
- Karlsson, B., and C. Wiklund. 2004. Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology* 74:99–104.
- Kendal, R., I. Coolen, Y. Bergen, and K. Laland. 2004. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Adv Study Behav. Advances in the Study of Behavior* 35.

- Kidd, N. A. C. 1982. Predator Avoidance as a Result of Aggregation in the Grey Pine Aphid, *Schizolachnus pineti*. *Journal of Animal Ecology* 51(2):397–412.
- Kinoshita, M., and K. Arikawa. 2000. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology* 203(23):3521–3530.
- Kivelä, S. M., and P. Välimäki. 2008. Competition between larvae in a butterfly *Pieris napi* and maintenance of different life-history strategies. *Journal of Animal Ecology* 77(3):529–539.
- Kivela, S. M., P. Valimaki, J. Oksanen, A. Kaitala, and V. Kaitala. 2009. Seasonal Clines of Evolutionarily Stable Reproductive Effort in Insects. *American Naturalist* 174(4):526–536.
- Laland, K. N. 2004. Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior* 32(1):4–14.
- Landolt, P. J. 1997. Sex Attractant and Aggregation Pheromones of Male Phytophagous Insects. *American Entomologist* 43(1):12–22.
- Leadbeater, E., and L. Chittka. 2007. Social Learning in Insects — From Miniature Brains to Consensus Building. *Current Biology* 17(16):R703–R713.
- Lihoreau, M., L.-A. Poissonnier, G. Isabel, and A. Dussutour. 2016. *Drosophila* females trade off good nutrition with high-quality oviposition sites when choosing foods. *Journal of Experimental Biology* 219(16):2514–2524.
- Lowry, D. B., and R. Hopkins. 2014. VI.4 Speciation and Natural Selection. Pages 514–521 in J. B. Losos, editor. *The Princeton guide to evolution*. Princeton University Press, Princeton ; Oxford.
- Lyu, F., X. Hai, Z. Wang, and Y. Bi. 2018. Influence of visual cues on oviposition site searching and learning behavior in the parasitic beetle *Dastarcus helophoroides* (Fairmaire) (Coleoptera: Bothrideridae). *Scientific Reports* 8(1):1–10.
- Mallet, J., and D. Jackson. 1980. The ecology and social behavior of the Neotropical butterfly *Heliconius xanthocles* Bates in Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:1–13.
- Merckx, T., S. Van Dongen, E. Matthysen, and H. Van Dyck. 2008. Thermal flight budget of a woodland butterfly in woodland versus agricultural landscapes: An experimental assessment. *Basic and Applied Ecology* 9(4):433–442.
- Merckx, T., and H. Van Dyck. 2005. Mate location behaviour of the butterfly *Pararge aegeria* in woodland and fragmented landscapes. *Animal Behaviour* 70(2):411–416.
- Merckx, T., and H. Van Dyck. 2006. Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 113(2):226–232.
- Merckx, T., H. Van Dyck, B. Karlsson, and O. Leimar. 2003. The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: A common arena experiment with butterflies. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 270:1815–21.
- Mettke-Hofmann, C. 2014. Cognitive ecology: ecological factors, life-styles, and cognition. *WIREs Cognitive Science* 5(3):345–360.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2(1):9–65.
- Nieberding, C., H. Dyck, and L. Chittka. 2018. Adaptive learning in non-social insects: from theory to field work, and back. *Current Opinion in Insect Science* 27.
- Nielsen, S. E., A. B. A. Shafer, M. S. Boyce, and G. B. Stenhouse. 2013. Does Learning or Instinct Shape Habitat Selection? *PLOS ONE* 8(1):e53721.
- Öckinger, E., and H. Van Dyck. 2012. Landscape Structure Shapes Habitat Finding Ability in a Butterfly. *PLOS ONE* 7(8):e41517.
- Odendaal, F. J., P. Turchin, and F. R. Stermitz. 1989. Influence of host-plant density and male harassment on the distribution of female *Euphydryas anicia* (Nymphalidae). *Oecologia* 78(2):283–288.
- Oliver, T., M. Heard, N. Isaac, D. B. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, R. Freckleton, A. Hector, D. Orme, O. Petchey, V. Proença, D. Raffaelli, B. Suttle, B. Martín-López, B. Woodcock,

- and J. Bullock. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution* 30:673–684.
- Ômura, H., K. Honda, and N. Hayashi. 2001. Identification of feeding attractants in oak sap for adults of two nymphalid butterflies, *Kaniska canace* and *Vanessa indica*. *Physiological Entomology* 25:281–287.
- Papaj, D. R., and R. J. Prokopy. 1989. Ecological and Evolutionary Aspects of Learning in Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 34(1):315–350.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. Hill, C. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, J. Tennent, J. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts of species' ranges associated with regional warming. *Nature* 399:579–583.
- Pateman, R. M., C. D. Thomas, S. A. L. Hayward, and J. K. Hill. 2016. Macro- and microclimatic interactions can drive variation in species' habitat associations. *Global Change Biology* 22(2):556–566.
- Peters, T. M., and P. Barbosa. 1977. Influence of Population Density on Size, Fecundity, and Developmental Rate of Insects in Culture. *Annual Review of Entomology* 22(1):431–450.
- Petit, C., S. Dupas, D. Thiéry, C. Capdevielle-Dulac, B. Le Ru, M. Harry, and P.-A. Calatayud. 2017. Do the mechanisms modulating host preference in holometabolous phytophagous insects depend on their host plant specialization? A quantitative literature analysis. *Journal of Pest Science* 90(3):797–805.
- Pickett, J. A., L. J. Wadhams, C. M. Woodcock, and J. Hardie. 1992. The Chemical Ecology of Aphids. *Annual Review of Entomology* 37(1):67–90.
- Porter, K. 1982. Basking Behaviour in Larvae of the Butterfly *Euphydryas Aurinia*. *Oikos* 38(3):308–312.
- Prokopy, R. J., and B. D. Roitberg. 2001. Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. *Annual Review of Entomology* 46:631–665.
- Prokopy, R. J., B. D. Roitberg, and A. L. Averill. 1984. Resource partitioning. Pages 301–330 in W. J. Bell and R. T. Carde, editors. *Chemical Ecology of Insects*. Chapman & Hall, New York.
- Putman, R. J. 1977. Dynamics of the Blowfly, *Calliphora erythrocephala*, Within Carrion. *Journal of Animal Ecology* 46(3):853–866.
- Raitanen, J., J. T. Forsman, S. M. Kivelä, M. I. Mäenpää, and P. Välimäki. 2014. Attraction to conspecific eggs may guide oviposition site selection in a solitary insect. *Behavioral Ecology* 25(1):110–116.
- Rausher, M. D. 1979. Egg recognition: Its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour* 27:1034–1040.
- Reich, P., and B. J. Downes. 2003. The distribution of aquatic invertebrate egg masses in relation to physical characteristics of oviposition sites at two Victorian upland streams. *Freshwater Biology* 48(9):1497–1513.
- Reim, E., F. Widderich, and K. Fischer. 2019. Sexual differences in the morphology and movement of a butterfly: Good shape does not make good dispersers. *EJE* 116(1):468–476.
- Renwick, J. A. A., and F. S. Chew. 1994. Oviposition Behavior in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 39(1):377–400.
- Resetarits, W. J. 1996. Oviposition Site Choice and Life History Evolution. *American Zoologist* 36(2):205–215.
- Resetarits, W. J., and H. M. Wilbur. 1989. Choice of Oviposition Site by *Hyla Chrysoscelis*: Role of Predators and Competitors. *Ecology* 70(1):220–228.
- Reznick, D., and C. Ghalambor. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: What empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112–113:183–98.

- Robertson, I. C., B. D. Roitberg, I. Williamson, and S. Senger. 1995. Contextual chemical ecology. *American Entomologist*:327–240.
- Rothschild, M., and L. M. Schoonhoven. 1977. Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). *Nature* 266(5600):352–355.
- Roy, P. S., R. J. Williams, A. R. Jones, I. Yassini, P. J. Gibbs, B. Coates, R. J. West, P. Scanes, J. P. Hudson, and S. Nichol. 2001. Structure and Function of South-east Australian Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53:351–384.
- Rudolf, V., and M.-O. Rödel. 2005. Oviposition site selection in a complex and variable environment: The role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia* 142:316–25.
- Salcedo, C. 2010. Environmental elements involved in communal roosting in *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Environmental Entomology* 39(3):907–911.
- Saleh, N., and L. Chittka. 2006. The importance of experience in the interpretation of conspecific chemical signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2):215–220.
- Sang, A., and T. Teder. 2011. Dragonflies cause spatial and temporal heterogeneity in habitat quality for butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 4(4):257–264.
- Sarin, S., and R. Dukas. 2009. Social learning about egg-laying substrates in fruitflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1677):4323–4328.
- Sato, Y. (Kyoto C. of M. T., S. Yano, J. Takabayashi, and N. Ohsaki. 1999. *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) females avoid oviposition on *Rorippa indica* plants infested by conspecific larvae. *Applied Entomology and Zoology (Japan)*.
- Schweiger, O., C. Dormann, D. Bailey, and M. Frenzel. 2006. Occurrence pattern of *Pararge aegeria* (Lepidoptera: Nymphalidae) with respect to local habitat suitability, climate and landscape structure. *Landscape Ecology* 21:989–1001.
- Scott, J. A. 1974. Mate-Locating Behavior of Butterflies. *The American Midland Naturalist* 91(1):103–117.
- Seppänen, J.-T., J. T. Forsman, M. Mönkkönen, and R. L. Thomson. 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88(7):1622–1633.
- Seto, K. C., B. Güneralp, and L. R. Hutyrá. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(40):16083–16088.
- Shapiro, A. M. 1981. The Pierid Red-Egg Syndrome. *The American Naturalist* 117(3):276–294.
- Shelly, T. E., and T. S. Whittier. 1997. Lek behavior of insects. Pages 273–293 *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shreeve, T. G. 1984. Habitat Selection, Mate Location, and Microclimatic Constraints on the Activity of the Speckled Wood Butterfly *Pararge Aegeria*. *Oikos* 42(3):371–377.
- Shreeve, T. G. 1986. Egg-laying by the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the role of female behaviour, host plant abundance and temperature. *Ecological Entomology* 11(2):229–236.
- Sibly, R. M., L. Winokur, and R. H. Smith. 1997. Interpopulation Variation in Phenotypic Plasticity in the Speckled Wood Butterfly, *Pararge aegeria*. *Oikos* 78(2):323–330.
- Sih, A. 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour* 85(5):1077–1088.
- Sih, A., M. C. O. Ferrari, and D. J. Harris. 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications* 4(2):367–387.
- Speckled Wood Butterfly and caterpillar (*Pararge aegeria*). (n.d.). .
- Stamp, N. 1980. Egg Deposition Patterns in Butterflies: Why Do Some Species Cluster Their Eggs Rather Than Deposit Them Singly? *American Naturalist - AMER NATURALIST* 115.
- Stamp, N. E. 1981. Effect of group size on parasitism in a natural population of the Baltimore checkerspot *Euphydryas phaeton*. *Oecologia* 49(2):201–206.

- Stamps, J. 1987. Conspecifics as Cues to Territory Quality: A Preference of Juvenile Lizards (*Anolis aeneus*) for Previously Used Territories. *American Naturalist - AMER NATURALIST* 129.
- Stamps, J., and V. V. Krishnan. 2005. Nonintuitive Cue Use in Habitat Selection. *Ecology* 86(11):2860–2867.
- Stein, M., and L. Blaustein. 2015. Larval performance and oviposition habitat selection of the tree frog, *Hyla savignyi*, in response to conspecific larval density. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 61(1):61–66.
- Stephens, D. 1991. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology* 2.
- Stöhr, S. 1998. Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Animal Behaviour* 55(4):893–903.
- Stone, G. N., and P. Sunnucks. 1993. Genetic consequences of an invasion through a patchy environment — the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Molecular Ecology* 2(4):251–268.
- Sweeney, J., and D. T. Quiring. 1998. Oviposition site selection and intraspecific competition influence larval survival and pupal weight of *Strobilomyia neanthracina* (Diptera: Anthomyiidae) in white spruce. *Écoscience* 5(4):454–462.
- Szűcs, M., M. L. Vahsen, B. A. Melbourne, C. Hoover, C. Weiss-Lehman, and R. A. Hufbauer. 2017. Rapid adaptive evolution in novel environments acts as an architect of population range expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(51):13501–13506.
- Tella, J. L., M. G. Forero, M. Bertellotti, J. A. Donázar, G. Blanco, and O. Ceballos. 2001. Offspring body condition and immunocompetence are negatively affected by high breeding densities in a colonial seabird: a multiscale approach. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268(1475):1455–1461.
- Thorpe, W. H. 1963. *Learning and Instinct in Animals*. Methuen & Co.
- Traynier, R. M. M. 1986. Visual learning in assays of sinigrin solution as an oviposition releaser for the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40(1):25–33.
- Turchin, P., and P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis Varians*: An Effective Strategy for Reducing Predation Risk. *Ecology* 70(4):1008–1016.
- Turlure, C., and H. Van Dyck. 2009. On the consequences of aggressive male mate-locating behaviour and micro-climate for female host plant use in the butterfly *Lycaena hippothoe*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63(11):1581.
- UK Butterflies - Speckled Wood - Pararge aegeria. (n.d.). <https://ukbutterflies.co.uk/species.php?species=aegeria>.
- Välimäki, P., S. M. Kivelä, L. Jääskeläinen, A. Kaitala, V. Kaitala, and J. Oksanen. 2008. Divergent timing of egg-laying may maintain life history polymorphism in potentially multivoltine insects in seasonal environments. *Journal of Evolutionary Biology* 21(6):1711–1723.
- Van Dyck, H. 2003. Mate-location: a matter of design? Adaptive morphological variation in the speckled wood butterfly. In: *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight* (Ed. by C. L. Boggs, W. B. Watt & P. R. Ehrlich), pp. 353–366. Chicago: University of Chicago Press.
- Van Dyck, H., and M.-J. Holveck. 2016. Ecotypic differentiation matters for latitudinal variation in energy metabolism and flight performance in a butterfly under climate change. *Scientific Reports* 6(1):1–9.
- Van Dyck, H., and E. Matthysen. 1998. Thermoregulatory differences between phenotypes in the speckled wood butterfly: Hot perchers and cold patrollers? *Oecologia* 114:326–334.

- Van Dyck, H., E. Matthysen, J. Windig, and A. Dhondt. 1997. Seasonal phenotypic variation in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.): Patterns in and relationships between wing characters. *Belgian Journal of Zoology* 127:167–178.
- Van Dyck, H., A. Van Strien, D. Maes, and C. Swaay. 2009. Declines in Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 23:957–65.
- Van Dyck, H., and C. Wiklund. 2002. Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation: Seasonal butterfly design. *Journal of Evolutionary Biology* 15:216–225.
- Van Dyck, H., and J. Windig. 2009. Adaptation and plasticity in butterflies : the interplay of genes and environment.
- Vasconcellos-Neto, J., and R. F. Monteiro. 1993. Inspection and evaluation of host plant by the butterfly *Mechanitis lysimnia* (Nymph., Ithomiinae) before laying eggs: a mechanism to reduce intraspecific competition. *Oecologia* 95(3):431–438.
- Vilbas, M., T. Esperk, T. Edovald, A. Kaasik, and T. Teder. 2016. Oviposition site selection of the Alcon blue butterfly at the northern range margin. *Journal of Insect Conservation* 20(6):1059–1067.
- Way, M. J., and M. Cammell. 1970. Aggregation behaviour in relation to food utilization by aphids. *Animal populations in relation to their food resources*:229–247.
- Webster, S. J., and G. Fiorito. 2001. Socially guided behaviour in non-insect invertebrates. *Animal Cognition* 4(2):69–79.
- Weiss, M. R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. Pages 171–190 *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution*. Cambridge University Press.
- Weiss, M. R., and D. R. Papaj. 2003. Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? *Animal Behaviour* 65(3):425–434.
- Welbergen, J., and N. Davies. 2012. Direct and indirect assessment of parasitism risk by a cuckoo host. *Behavioral Ecology* 23:783–789.
- Wickman, P.-O. 2009. Thermoregulation and habitat use in butterflies. *Ecology of Butterflies in Europe*:55–61.
- Wickman, P.-O., and C. Wiklund. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* 31(4):1206–1216.
- Wiklund, C., and C. Åhrberg. 1978. Host Plants, Nectar Source Plants, and Habitat Selection of Males and Females of *Anthocharis cardamines* (Lepidoptera). *Oikos* 31(2):169–183.
- Wiklund, C. G., and M. Andersson. 1994. Natural Selection of Colony Size in a Passerine Bird. *Journal of Animal Ecology* 63(4):765–774.
- Wiklund, C., and A. Persson. 1983. Fecundity, and the Relation of Egg Weight Variation to Offspring Fitness in the Speckled Wood Butterfly *Pararge aegeria*, or Why Don't Butterfly Females Lay More Eggs? *Oikos* 40:53–63.
- Worden, B. D., and D. R. Papaj. 2005. Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters* 1(4):504–507.
- Yoshioka, M., J. Couret, F. Kim, J. McMillan, T. R. Burkot, E. M. Dotson, U. Kitron, and G. M. Vazquez-Prokopec. 2012. Diet and density dependent competition affect larval performance and oviposition site selection in the mosquito species *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasites & Vectors* 5:225.