

La transparence des ailes chez les lépidoptères, une protection contre les prédateurs ?

Kohler Mireia



Stage effectué du 1er mai au 29 juin au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive UMR 5175, route de Mende, Montpellier, sous la direction scientifique de Mónica ARIAS doctorante au CEFE



"Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil"

Remerciements

Je souhaite remercier la coordinatrice et une des principales partenaires du projet Dr. Doris Gomez et particulièrement Dr. Mónica Arias maître de stage et post doctorante au CEFÉ, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire, en m'accordant leur confiance et leur soutien lors de ce stage. Cette étude m'a permis de collaborer et d'acquérir des connaissances sur les stratégies défensives contre la prédation. Toujours volontaires et présentes face aux questions, elles m'ont fait découvrir les différents enjeux d'un protocole et sa mise en place.

Avant-Propos

Présentation de la structure d'accueil :

Le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) a été créé en 1961, il s'appelait alors le Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques (CEPE). Il porte son nom actuel depuis 1988, c'est une unité mixte de recherche (UMR 5175), et le plus important laboratoire de recherche en Ecologie de France. Parmi les partenaires du CNRS dans l'UMR on trouve notamment l'Université de Montpellier, l'INRA, l'IRD, l'Ecole Pratique des Hautes Études et Montpellier Sup Agro. Depuis le 1er janvier 2015, il est dirigé par Richard Joffre.

L'activité de recherche du CEFE se concentre sur la biodiversité et ses changements à l'échelle planétaire, ainsi que sur le développement durable. Ses modèles d'études principaux vont des écosystèmes aux populations aux individus. Les recherches ont pour but de mieux comprendre les stratégies comportementales individuelles, d'établir des scénarios d'évolution des systèmes écologiques, des stratégies de conservation, restauration ou réhabilitation.

Le CEFE est organisé en quatre départements scientifiques, chacun centralise ses recherches sur l'un des thèmes suivants :

- **Écologie évolutive**
- **Écologie fonctionnelle**
- **Biodiversité et conservation**
- **Interactions Écologie et sociétés**

Le stage se déroule au sein de l'équipe « Écologie spatiale des populations » qui appartient au département d'Écologie évolutive.

Table des matières

1. Introduction	1
1.1 Contexte scientifique	1
1.2 Sujet de stage : la transparence facilite-t-elle la survie ?	4
2. Matériel et méthode	6
2.1 Fabrication des proies artificielles :	6
2.2 Zones d'études	7
2.3 Méthode de pose des proies artificielles	9
2.4 Relevés des attaques	9
2.5 Analyses statistiques	10
3. Résultats	10
4. Discussion	16
5. Conclusion	20
6. Annexes :	21
7. Bibliographie	22

1. Introduction

Contexte scientifique :

Face à la pression de prédation (des prédateurs utilisant la vision pour détecter leurs proies), des animaux ont développé des stratégies de défense telles que le camouflage, qui leur permettent de diminuer la détectabilité dans l'environnement.

L'homochromie, notamment, est une des stratégies pour laquelle la teinte de l'animal est voisine de celle du fond visuel. La forme d'homochromie la plus efficace serait donc d'avoir exactement la même couleur que son environnement (Carroll et Sherratt, 2013). Par l'exemple du Lièvre arctique *Lepus arcticus* qui en hiver à un pelage de couleur blanche. Ainsi, ils se confondent avec la neige ce qui diminue le risque de détection par les prédateurs (Figure 1). En été, le pelage redevient gris-brun.



Lepus arcticus (Lièvre arctique)



Palomena prasina (Punaise verte)

Figure 1 : Exemple de camouflage par homochromie chez le Lièvre arctique *Lepus arcticus* et la Punaise verte *Palomena prasina*

Chez les animaux, d'autres techniques de camouflage ont été mises en évidence telle que l'utilisation de couleurs et motifs dits disruptifs. Cela correspond à l'utilisation de couleurs fortement contrastées et de motifs (dessins, taches et traits) sur le corps de l'animal qui chevauchent le bord et dont les motifs rendent les contours de l'animal difficiles à distinguer dans l'environnement (Cuthill et al., 2005).



Figure 2 : Exemple de camouflage par coloration disruptive chez le Zèbre de montagne *Equus zebra* et chez la Noctuelle batis *Thyatira batis*

Il a été démontré que la coloration disruptive était efficace dans différents types d'environnements visuels même complexes alors que l'homochromie est une stratégie uniquement efficace dans l'environnement visuel avec lequel il présente de fortes similarités (Schaefer et Stobbe, 2006).

La transparence est une autre stratégie de dissimulation, qui est très répandue en milieu marin (Ruxton, Sherratt, Speed, Speed, et Speed, 2004), particulièrement en milieu pélagique où il n'y a pas de végétation ou de roches où se mettre à couvert. En revanche, la transparence est rare en milieu terrestre (Johnsen, 2001).

L'optimisation de la transparence passe par la maximisation de la transmission de la lumière et l'annulation de toute réflexion ou absorption. Les réflexions parasites (qui font qu'une surface est brillante) sont particulièrement importantes pour la détection.

Or, ces réflexions de la lumière à la surface sont conditionnées d'un point de vue physique par la différence d'indice de réfraction entre le milieu (air ou eau) et les tissus biologiques. Plus la différence est grande, plus les réflexions de surface sont importantes. La différence d'indice de réfraction entre l'eau ($n=1.3$) et les tissus biologiques ($n\sim 1.5$) est plus faible qu'entre l'air ($n=1$) et les tissus biologiques. La réflexion de la lumière est de 10 à 2000 fois plus importante dans l'air que dans l'eau. Ceci, nuit à l'efficacité de la transparence en milieu terrestre, et donc facilite l'évolution de stratégies de transparence en milieu aquatique. Cela explique pourquoi la transparence est rare en milieu terrestre (Johnsen, 2001).

En milieu aquatique, d'autres paramètres physiques facilitent l'évolution de la transparence : la réduction de la gravité permet d'avoir des tissus biologiques plus fins (Ruxton et al., 2004) et l'absorption des radiations UV par l'eau et la matière organique en suspension dispense l'organisme de développer des téguments constitués pigments protecteurs, comme la mélanine, absorbant les ultraviolets (Cuthill et al., 2005; Johnsen, 2001; Schaefer et Stobbe, 2006).

En milieu terrestre, la transparence est présente chez de nombreux insectes avec des ailes transparentes (mouches, libellules) ainsi que chez certains papillons (Figure 3). Le fait que des papillons possèdent des ailes en partie transparentes peut être surprenant, car l'ordre des Lépidoptères est caractérisé par « des ailes couvertes d'écailles ». L'écaille est une innovation évolutive qui intervient dans de nombreuses fonctions comme la sélection sexuelle, la communication, la thermorégulation, la mise en place de stratégies anti-prédateur (camouflage) ainsi que dans le vol (Berthier, 2005; Kemp, 2007; Stevens, Hardman, et Stubbins, 2008).

Malgré l'importance de ces écailles, de nombreuses espèces de familles de lépidoptères très différentes et éloignées dans la phylogénie présentent des ailes transparentes, ce qui suggère des évolutions multiples indépendantes (Jiggins, Mallarino, Willmott, et Bermingham, 2006). La transparence doit présenter des avantages sélectifs importants, ce qui peut être dû au camouflage que cette stratégie implique par homochromie. Pourtant, la transparence en milieu terrestre reste une question quasiment inexplorée jusqu'à présent (Transparency: physical origin, adaptive functions and evolution in clearwing butterflies; PRC – Appel à projets générique 2016, Doris GOMEZ).



Figure 3: Exemples de papillons avec des ailes transparentes: A. *Chaliodes ferevitrea*, avec des ailes complètement transparentes, B. *Neocarnegia basirei* avec des zones transparentes qui imitent une feuille morte, C. *Greta oto*

1.2 Sujet de stage : la transparence facilite-t-elle la survie ?

Lors de ce stage, j'ai contribué aux manipulations de terrain pour une étude visant à savoir si la transparence des ailes de papillons est efficace pour le camouflage. De cette façon, l'hypothèse serait que les écailles transparentes réduisent le risque de prédation des prédateurs qui chassent à vue. Dans cette étude, le but est de s'intéresser à l'attaque des proies artificielles par les oiseaux. Pour tester l'hypothèse que la transparence joue un rôle dans le camouflage, les proies artificielles ont été déposées avec des différences de transparence ou sans transparence dans des forêts. Par la suite, des suivis sur les attaques d'oiseaux ont été réalisés. Des prédateurs naturels, représentent un avantage face aux prédateurs élevés en captivité. En effet, les résultats seront plus représentatifs de ce qui se passe en milieu naturel, car le comportement des oiseaux n'est pas ou peu influencé par l'homme. Si la transparence joue un rôle dans le camouflage, on s'attend à ce que les papillons transparents subissent moins d'attaques par les oiseaux que les papillons opaques, qui eux sont plus visibles.

Le protocole utilisé s'inspire de protocoles similaires utilisés dans des études précédentes portant sur l'homochromie et la coloration disruptive chez les lépidoptères (Cuthill et al., 2005; Schaefer et Stobbe, 2006). Aucune autre étude n'a encore été réalisée sur le rôle de la transparence chez des organismes terrestres dans le camouflage jusqu'à présent. (Transparency: physical origin, adaptive functions and evolution in clearwing butterflies; PRC – Appel à projets générique 2016, Doris GOMEZ)

D'autre part, l'expérience a été réalisée dans une forêt urbaine ainsi que dans une forêt rurale, pour qu'il soit ensuite possible de comparer les résultats et de mettre en évidence des différences d'attaques entre les deux milieux. Les oiseaux peuplent la ville ont un comportement plus opportuniste que ceux vivant en milieu non-urbain (Anderies, Katti, et Shochat, 2007). Par conséquent, il devrait y avoir une différence du nombre d'attaques entre la forêt urbaine et la forêt rurale puisqu'en ville, les oiseaux seraient plus susceptibles d'attaquer des nouvelles proies comme les papillons étudiés.

Par la suite, une étude sur l'efficacité de la transparence dans différents milieux a été réalisée : en milieu dense (milieu laissant peu d'espace pour le passage de la lumière), clair (milieu avec de larges espaces où la lumière peut passer) et semi-dense.

En effet, en milieu clair, les papillons pourraient être plus attaqués qu'en milieu dense puisqu'en milieu clair, la quantité de lumière devrait augmenter la visibilité des proies pour les oiseaux. C'est ce que l'on appelle le seuil de contraste, plus celui-ci est bas et plus l'objet est distinguable de loin. Si les yeux d'un prédateur reçoivent beaucoup de lumière, cela abaisse son seuil de contraste. Donc les prédateurs chassant en milieu clair devraient pouvoir mieux distinguer les proies artificielles que ceux d'autres milieux. Par conséquent, il devrait y avoir plus d'attaques en milieu clair, que dans les autres milieux, et les taux d'attaques en milieu semi-dense, celui-ci étant plus lumineux que le milieu dense, devraient également être supérieurs (Barbaro, Giffard, Charbonnier, Halder, et Brockerhoff, 2014).

2. Matériel et méthode

Fabrication des proies artificielles :

Pour cette étude des papillons artificiels ayant une forme de papillon nocturne ont été réalisés. Ceux-ci sont constitués d'ailes en papier (pour les zones opaques), film transparent (pour les zones transparentes) et de corps comestibles. Il est intéressant d'utiliser cette forme de papillons, car les papillons nocturnes (comme les *Sphingidae*) utilisent plus de stratégies de camouflage que des papillons diurnes (comme les papillons *Ithomia*) qui vont être beaucoup plus colorés. De plus, d'autres études sur la coloration comme sur les stratégies anti-prédation ont déjà testé ce type de papillons communs en Europe (Schaefer et Stobbe, 2006).

À la suite de leurs confections, ceux-ci ont été disposés sur les chênes verts, l'essence la plus commune dans la région. Après des mesures au spectrophotomètre, la couleur des ailes des papillons artificiels a été choisie pour que celle-ci se rapproche de la couleur du chêne vert. Toutefois, sans qu'elle soit totalement identique pour les oiseaux puissent tout de même distinguer le papillon de l'arbre. Un contraste commun entre le papillon et le chêne a donc été appliqué à chaque traitement.

Les corps en pâte ont été choisis plutôt que des vers en farine, tout comme dans d'autres études similaires à la nôtre (Cuthill et al., 2005; Schaefer et Stobbe, 2006). En effet, la pâte est plus malléable que les vers, mais tout aussi appétant, et les attaques sont plus faciles à reconnaître. Cela permet de mieux reconnaître le prédateur qui a attaqué le papillon. Pour faire environ 800 corps de papillons, il a fallu 480 g de farine ainsi que 250 g de lard, de l'eau et des colorants alimentaires pour donner une couleur grise à l'ensemble. Cette recette s'inspire d'une autre étude sur la prédation chez les invertébrés (Carroll et Sherratt, 2013).

L'échantillon est composé de 643 papillons et de 3 traitements différents :

- Le premier traitement (C), nommé coloré, correspond à des ailes colorées, d'une couleur unie, gris clair assez proche de la coloration moyenne de l'écorce de chêne vert, représentant un papillon présentant une faible homochromie adaptée au chêne vert (*Figure 4 et 5*).

- Le deuxième traitement (GF), nommé grande fenêtre, correspond à des ailes comportant deux grandes “fenêtres” transparentes dans les ailes. La couleur des ailes est la même que le traitement (C). Pour fabriquer ce traitement, les “fenêtres” ont été découpées dans les ailes puis un film transparent a été collé à l’arrière. Pour limiter la brillance du transparent, il été traité préalablement avec du verni mat (*Figure 4 et 5*). À travers les fenêtres, on peut apercevoir le tronc, le papillon présente théoriquement un meilleur camouflage, car il ressemble davantage au tronc. Il devrait donc être moins attaqué.
- Le dernier traitement (corps), consiste en un corps sans ailes qui sert de contrôle pour tester si les oiseaux détectent le papillon entier ou le corps qui ressemblent à une chenille (*Figure 4 et 5*). Dans le cas où, les corps seuls seraient les plus attaqués, cela voudrait dire que les oiseaux distinguent mieux les corps que le papillon entier, et/ou pourrait davantage les identifier comme des proies.

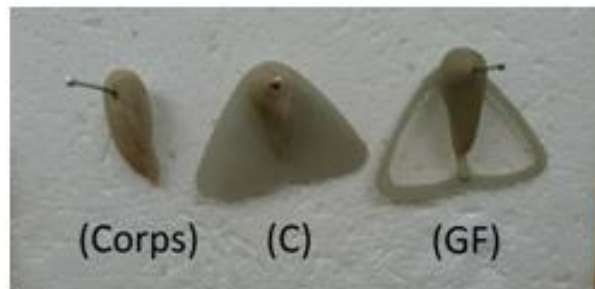


Figure 4: Photos des différents traitements: à gauche corps, au milieu (C) Coloré, à droite (GF) grande fenêtre



Figure 5 : Photos des différents traitements sur un chêne vert (*Quercus ilex*) à gauche corps, au milieu (C) Coloré, à droite (GF) grande fenêtre

2.2 Zones d'études

L'étude se déroule en milieu naturel. Pour cela, deux sites forestiers autour de Montpellier ont été choisis : le bois de la Rouvière, qui est une forêt située dans la périphérie de Montpellier près de Montarnaud (point B sur la carte) et le parc Zoologique du Lunaret (point A sur la carte) qui se trouve en bordure de la ville.

Comme on peut le voir sur la Figure 6, le bois de la Rouvière est une forêt rurale alors que la forêt du Parc Zoologique du Lunaret est une forêt urbaine. Ces deux endroits ont été choisis, car ils abritent une population importante de mésanges bleues et charbonnières. En effet, il s'agit d'espèces insectivores communes en Europe qui ont également été mentionnées comme faisant partie de la communauté de prédateurs insectivores dans des études de prédation de proies artificielles en milieu naturel (Cuthill et al., 2005; Schaefer et Stobbe, 2006).

Le CEFE réalise également dans la zone d'étude des suivis de ces populations de mésanges à l'aide de nichoirs, ce qui nous renseigne sur la densité de population de celles-ci sur les sites au cours de la période de nidification (mai et juin).



Figure 6 : Localisation des lieux d'études : A pour le parc zoologique du Lunaret et B pour la forêt rurale de Montarnaud

2.3 Méthode de pose des proies artificielles

Les papillons étaient déposés le lundi puis les jours suivants les attaques d'oiseaux étaient relevées à 24h, 48h, 72h et 96h après le dépôt des papillons. En tout, 643 papillons ont été déposés durant 3 semaines.

Au bois de la Rouvière, les papillons étaient déposés sur des chemins forestiers avec environ 10 mètres d'intervalle entre eux pour que cela soit plus représentatif du milieu naturel, ainsi chaque événement de prédation est indépendant. Lorsque cela était possible, les papillons étaient posés en face des niohirs posés par le CEFE.

Au Parc zoologique du Lunaret, pour éviter que le lieu soit un facteur confondant, les sentiers n'étaient pas suivis, les sous-bois été privilégiées contrairement à la Rouvière où les sentiers forestier était suivis. En effet, les chemins du parc sont très fréquentés par des visiteurs susceptibles d'arracher les étiquettes et les papillons.

L'ordre du dépôt des différents traitements avait été déterminé préalablement de manière aléatoire, établi par un tirage au sort. Les papillons étaient déposés sur les troncs grâce à une épingle sur laquelle de la vaseline ainsi que du scotch double face étaient déposés pour limiter les attaques de fourmis. Le papillon ne devait pas toucher le tronc et devait être déposé si possible plutôt sur des troncs ayant une petite circonférence pour limiter les attaques des fourmis (M.A. avait observé dans une étude préliminaire des attaques de fourmis plus fréquentes sur les plus gros troncs). Les papillons étaient également déposés au Nord pour limiter leur exposition au soleil et ainsi diminuer les réflexions parasites pouvant rendre les papillons plus visibles pour les oiseaux.

La catégorie de milieu où se situe chaque papillon a aussi été relevée. Ces milieux sont les suivants :

- Clair : comportant seulement un arbre ou quelques arbres écartés les uns des autres, laissant la lumière du soleil passer à travers les arbres.
- Semi-dense : les arbres sont plus nombreux et serrés, leurs feuilles vont filtrer davantage la lumière.
- Dense : contient des arbres très proche les uns des autres dont les frondaisons imposent une pénombre permanente.

Relevés des attaques :

Lors des relevés, différents types d'attaques ont été recensés. Les attaques provenant des arthropodes (fourmis, araignées, laissant des morceaux de pâte éparpillés sur le tronc), des gastéropodes (laissant des traces de bave) ou encore des oiseaux. Seules les attaques des oiseaux sont intéressantes puisque ce sont des prédateurs qui chassent à vue. Ainsi les attaques d'arthropodes, gastéropodes sont notées NA, tout comme les papillons intacts n'ayant pas été attaqués. Lorsque le corps du papillon est attaqué par un arthropode ou un gastéropode, il est remplacé par un nouveau corps lors du relevé.

Si un papillon attaqué ne présentait pas de trace de bec nette, ni bave et que la pâte n'était pas éparpillée en petits morceaux (produites probablement par des fourmis), alors il était considéré comme étant une attaque possible d'oiseau, notée APO (attaque possible d'oiseau). Si les corps des papillons ont totalement disparu, et si à nouveau il n'y a pas de signe particulier d'attaques d'autres animaux alors cela est aussi considéré comme une attaque possible d'oiseau et est noté APO. Les attaques effectuées par des oiseaux sont reconnues grâce à une trace de bec en V, et sont notées AO (attaque d'oiseau).

Après la journée sur le terrain, on saisit les données sur Excel pour ensuite les analyser dans R (Team, 2013).



Figure 7 : Photos de différentes attaques sur les papillons artificiels, de gauche à droite : une de fourmis, de limace et d'oiseau, (à gauche et à droite : Coloré et au milieu grande fenêtre)

Analyses statistiques :

Pour les analyses statistiques, différentes variables ont été utilisées : la variable "AO", la variable "AO+APO", la variable "Localisation" et la variable "Milieu" qui sont des variables qualitatives et la variable "Temps" qui est une variable quantitative. Les variables "AO" et

“AO+APO” ont été mises sous forme binaire pour être analysées sur R. S’il y a une attaque d’oiseau (AO) alors la variable “AO” ainsi que la variable “AO+APO” prend la valeur 1. S’il y a une attaque possible d’oiseau (APO) alors la variable “AO+APO” prend la valeur 1, mais la variable “AO” prend la valeur 0. Pour chaque attaque, la variable “Temps” prend la valeur 24,48,72 ou 96 en fonction de l’heure où l’attaque a eu lieu. Si le papillon n’a pas été attaqué alors la variable Temps prend la valeur 100 (annexe 3).

Les taux de survie entre les différents traitements en fonction du temps sont confrontés les uns aux autres, grâce à un test de survie compris dans le package « Survival » de R. Ce test permet de comparer à la fois le nombre de papillons attaqués et le nombre de papillons non attaqués au cours du temps.

Pour savoir s’il y a une différence significative entre le nombre d’attaques par forme et entre le jour d’attaque, un test de Shapiro qui compare de distribution a été réalisé pour la variable “AO+APO” (variable binaire) comme pour la totalité des autres tests de comparaison de distribution. Ainsi, il a été vérifié que les données ne suivent pas de loi normale et ceci a permis l’utilisation des tests non-paramétriques.

La distribution du nombre d’attaques observées à 24h, 48h, 72h et 96h a été comparée par rapport à la distribution du nombre d’attaques théoriques, c’est-à-dire en réalisant une moyenne du nombre total d’attaques et en le divisant par le nombre d’heures soit 24h, 48h, 72h et 96h. Une correction sur le nombre d’attaques observées a été réalisée afin que les attaques soient toutes basées sur le même nombre de papillons que le premier jour. Ainsi, un biais lié à la diminution du nombre total de papillons est évité à partir de 48h, car les papillons attaqués sont retirés dès les premières 24h. La comparaison entre la distribution d’attaques et jours a été calculée grâce à un test du Chi-deux de conformité.

Puis la distribution du nombre d’attaques de chaque jour les uns avec les autres a été comparés. Pour cela, un test du Chi-deux de contingence a été réalisé. Ensuite, la distribution du nombre d’attaques par jours entre les différents milieux (milieu Clair, milieu Semi-Dense et milieu Dense), est comparé grâce à un test du Chi-deux de contingence.

Enfin, pour comparer la distribution de la fréquence d’attaques observées et théoriques par jour pour chaque traitement entre le bois de la Rouvière et le parc Zoologique, un test de Chi-deux de conformité, a été choisi.

3. Résultats

Parmi les 643 papillons posés, seules 39 attaques d'oiseaux (AO) ont été recensées et 31 attaques potentielles d'oiseaux (APO), ce qui fait un total de 70 attaques. Puis, 60 attaques de limaces et 142 attaques de fourmis ont également été recensées. Donc, 371 papillons n'ont pas été attaqués.

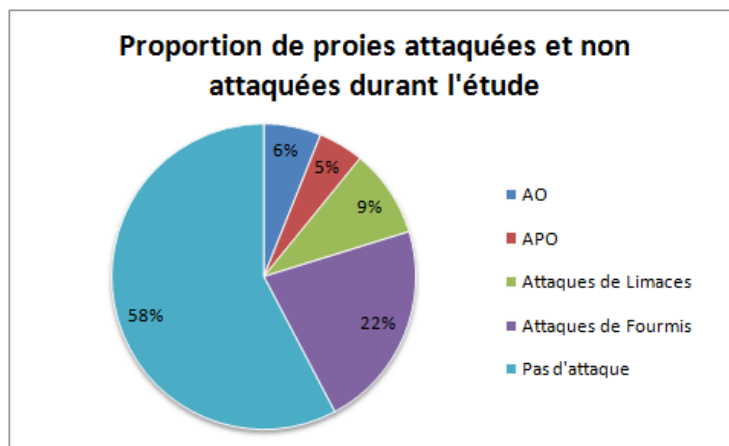


Figure 8 : Diagramme circulaire représentant la proportion de proies attaquées par des oiseaux, des limaces et des fourmis ainsi que les proies non attaquées durant l'étude. (AO=Attaque d'oiseau, APO=Attaque possible d'oiseau)

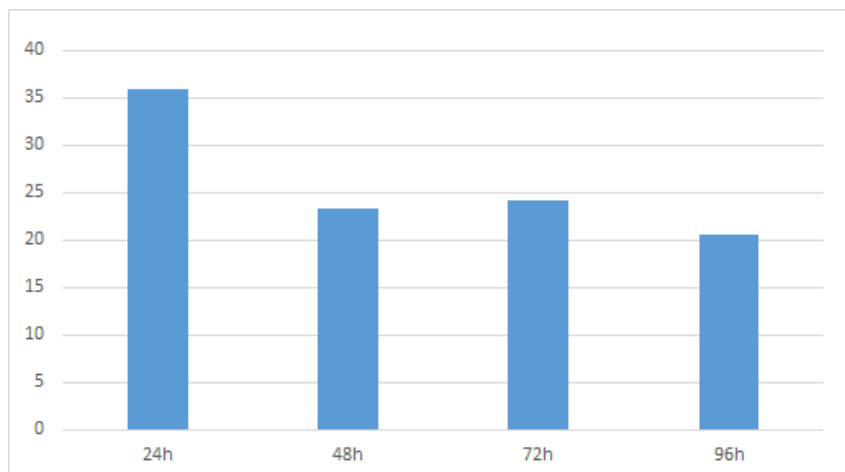


Figure 9 : Histogramme représentant le nombre d'attaques (AO+APO) en fonction du temps d'exposition des papillons (AO : Attaques d'oiseaux, APO : Attaques possibles d'oiseaux)

Le plus grand nombre d'attaques a lieu 24h après la pose des papillons (Figure 9). D'après un test du Chi-deux de conformité, il n'y a pas de différences significatives entre la distribution du nombre d'attaques, ($\chi^2 = 5.39$, $df=3$, $p = 0.14$).

Cependant, d'après le test du Chi-deux de contingence, il y a une différence significative entre le nombre d'attaques à 24h et le nombre d'attaques à 96h ($\chi^2 = 4.21$, $df = 1$, $p = 0.04$, figure 9).

Par la suite, pour tester l'effet de la lumière sur la fréquence d'attaques (AO+APO) a été étudiée à 24h et 96h où il y a eu une différence significative de la fréquence d'attaques. Celle-ci a été comparée à chaque type de milieu (Clair, Semi-dense, Dense).

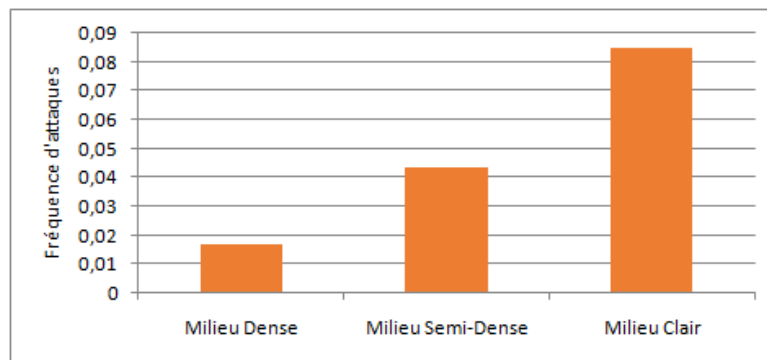


Figure 10 : Histogramme représentant la fréquence d'attaques (AO+AOP) entre les différents milieux (Clair, Semi-dense et Dense) au Bois de la Rouvière après 24h (AO : Attaques d'oiseaux, APO : Attaques possibles d'oiseaux)

Après 24h de la pose des proies, les attaques en milieu clair sont plus fréquentes par rapport au milieu dense. Toutefois, le test du Chi-deux de contingence, à montrer que finalement, cette différence n'est pas significative ($n=151$ papillons à 24h, $\chi^2 = 2.42$, $df = 2$, $p = 0.30$, figure 10).

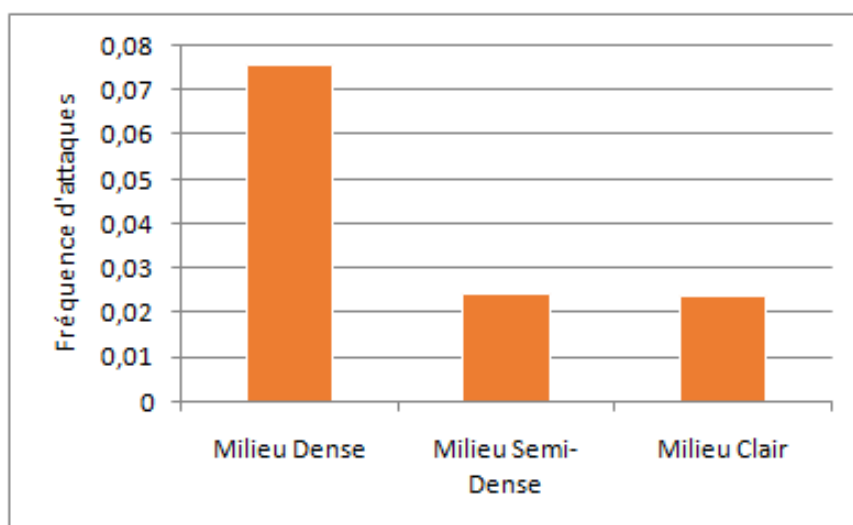


Figure 11 : Histogramme représentant la fréquence d'attaques (AO+AOP) entre les différents milieux (Clair, Semi-dense et Dense) au Bois de la Rouvière après 96h (AO : Attaques d'oiseaux, APO : Attaques possibles d'oiseaux)

Sur cet histogramme à 96h après la pose des proies, les attaques en milieu clair sont moins fréquentes par rapport au milieu Dense. Cependant, le test du Chi-deux de contingence, montre que finalement, il n'y a pas de différence significative de la fréquence d'attaques entre le milieu dense et le milieu Clair ($n=136$ papillons à 96h, $X^2 = 1.93$, $df = 2$, $p = 0.38$, figure 11)

L'analyse des données a permis d'obtenir des courbes de survie ainsi que deux graphiques représentant la probabilité de survie des différents traitements en fonction du temps. Pour la réalisation de ce premier graphique, les variables (AO) ainsi que (APO) ont été prises en compte et pour le second seul les attaques d'oiseaux (AO) ont été analysées.

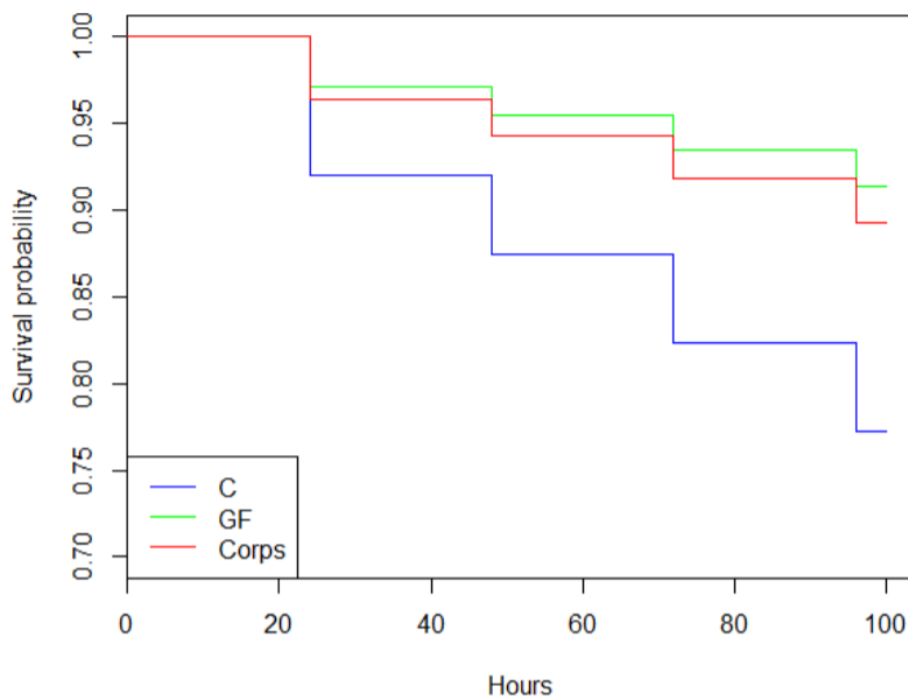


Figure 12: Diagramme du taux de survie des différents traitements à la Rouvière et au Zoo en fonction du temps (heures) prenant en compte les attaques d'oiseaux (AO) ainsi que les attaques possibles d'oiseaux (APO), (C: Coloré, GF: Grande fenêtre, corps).

Les papillons aux « grandes fenêtres transparentes » (GF) et les « corps » (Corps) survivent de façon similaire ($z = -1.04$, $p = 0.30$, Figure 12) et mieux que les papillons colorés (C) qui ont subi le plus d'attaques ($z=3.888$, $p= 0.0001$, Figure 12). La transparence (GF) a donc un effet sur la survie du papillon (test de Wald=15.21, $df=2$, $p=0.0005$, Figure 12).

Toutefois, l'hypothèse était que le traitement "corps" serait le moins attaqué. C'est pourquoi un deuxième diagramme prenant en compte que la variable AO a été réalisé (Figure 13).

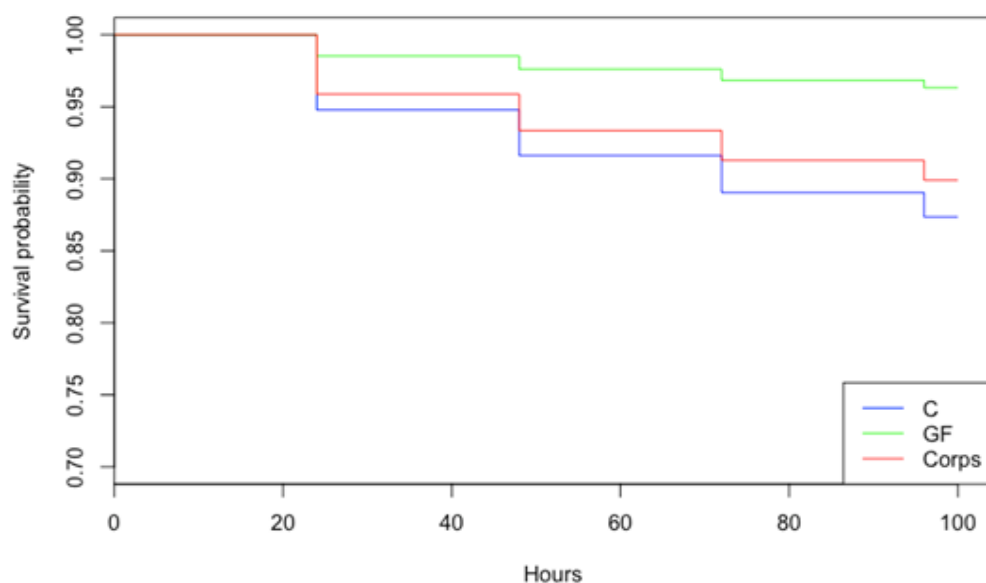


Figure 13 : Diagramme du taux de survie des différents traitements en fonction du temps en prenant en compte les attaques d'oiseaux (AO), (C: Coloré, GF: Grande fenêtre, corps).

Les papillons grandes fenêtres (GF) survie mieux que les colorés (C) comme le montre le test de survie ($z = 2.36$, $p = 0.02$, figure 13). Cependant, il n'y a pas de différence significative du taux de survie entre les Corps et grandes fenêtres (GF), ($z = 1.19$, $p = 0.23$, figure 13). La transparence (GF) a donc un effet sur la survie du papillon (test de Wald = 7.72, $df = 2$, $p = 0.02$, figure 13).

Pour finir, pour voir si la fréquence d'attaques de chaque jour des différents traitements était influencée par la zone d'étude (forêt urbaine pour le Parc zoologique et forêt rurale pour le bois de la Rouvière), un histogramme a été réalisé.

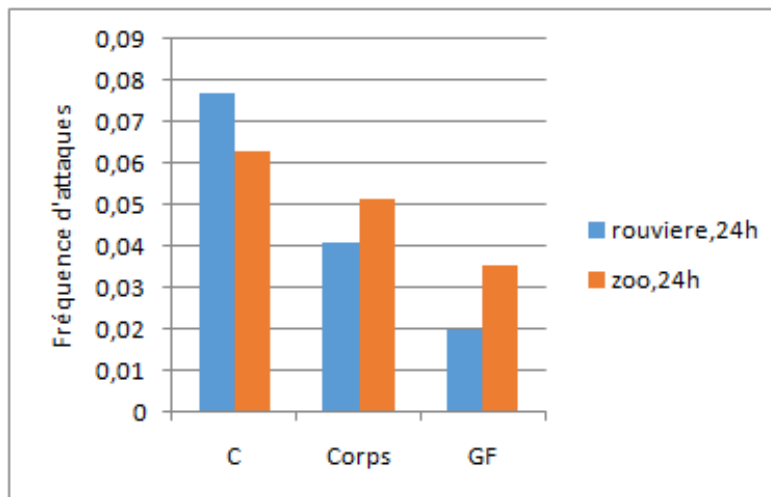


Figure 14 : Histogramme représentant la fréquence d'attaques (AO+AP) en fonction de la zone d'étude 24h après la pose des papillons (AO : Attaques d'oiseaux, APO : Attaques possibles d'oiseaux).

La courbe de tendance pour les données du bois de la Rouvière est identique de celle du Parc zoologique. Cependant, aucune différence significative a été obtenue entre la distribution de la fréquence d'attaques observées et la distribution de la fréquence d'attaques théorique ($\chi^2=0.04$, $dl=5$, $p=1$, figure 14).

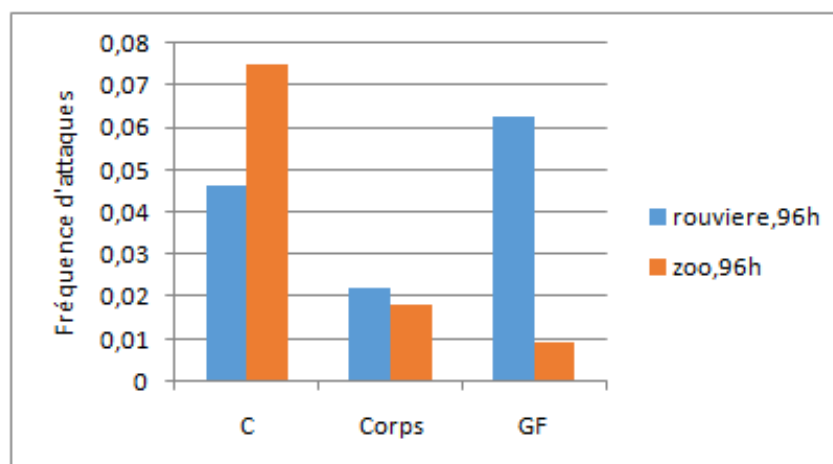


Figure 15 : Histogramme représentant la fréquence d'attaques (AO+AP) en fonction de la zone d'étude 96h après la pose des papillons (AO : Attaques d'oiseaux, APO : Attaques possibles d'oiseaux).

Sur cet histogramme, la courbe de tendance pour les données du bois de la Rouvière est cette fois-ci différente de celle du Parc zoologique. Cependant, il n'y a pas de différence significative entre la distribution de la fréquence d'attaques observées et la distribution de la fréquence d'attaques théorique ($\chi^2 = 0.09$, $dl = 5$, $p = 0.99$, figure 15).

4. Discussion

Les papillons avec des fenêtres transparentes (GF) étant significativement moins attaqués que les papillons uniformément colorés, la transparence partielle des ailes réduit donc les attaques par prédateurs visuels. Les résultats sont en faveur de l'hypothèse selon laquelle la transparence peut être un camouflage aussi efficace, voir optimal, face à des formes de cryptisme simple comme l'homochromie (Figure 12 et 13).

Il a été observé que c'était 24 h après la pose des papillons que le plus grand nombre d'attaques avait eu lieu et que c'était 96h après la pose des papillons qu'il y avait moins d'attaques (Figure 9). En effet, à 24 h, les oiseaux attaquent les papillons les plus visibles ainsi après 96 h il devrait uniquement rester les papillons les moins visibles et c'est donc sûrement pour cela que l'on observe un faible nombre d'attaques à ce moment-là. De plus, cela pourrait être dû au fait que plus le temps passe moins le corps est appétant pour les oiseaux.

Aucune différence n'a été trouvée dans le nombre d'attaques en comparant les chemins clairs et denses (Figure 10 et 11), contrairement à la prédiction. Pourtant, des études sur la prédation d'oiseaux insectivores en bord de chemin (milieu clair), et à l'intérieur de forêts (milieu dense), ont démontré une forte prédation en milieu clair (Barbaro et al. 2014).

En effet, les proies localisées en bord de chemin sont plus visibles des prédateurs, et ce, pour plusieurs raisons :

Dans un milieu clair, un mouvement est facilement détectable de loin comme le seuil de contraste est abaissé, et il y a moins de cachettes et d'ombre, les proies sont donc plus accessibles et visibles (Barbaro et al., 2014). Il a souvent été observé que sur le terrain, les arbres couvraient généralement une faible surface avec leurs feuilles. Il est possible que même dans les milieux denses la lumière soit peu filtrée. Pour cette expérience, il est possible qu'il n'y ait pas assez de différence de luminosité entre les milieux denses et clairs. En conséquence, les prédateurs seraient dans des conditions similaires de chasse en milieu dense et clair.

Afin de vérifier cette hypothèse, des mesures de l'éclairage grâce à la quantification de luminosité par analyse de photos réalisées avec un « fish eye » sur les sites d'attaques seront conduites en juillet. De plus, la taille de l'échantillon étant uniquement de 151 à 24h

et 136 à 96h, au vu de la tendance observée sur la figure 10 et 11, si la taille de l'échantillon est augmentée alors une différence significative entre le milieu dense et le milieu clair pourrait être observé.

De façon similaire, un plus fort taux d'attaque était attendu au sein du Parc zoologique du Lunaret qui est une forêt urbaine, que dans la forêt de la Rouvière qui est une forêt rurale. En effet, le besoin de nourrir les animaux au parc zoologique, ainsi que les déchets associés aux repas des visiteurs enrichissant les ressources alimentaires, pourrait modifier le comportement alimentaire des oiseaux. Leur alimentation pourrait devenir plus opportuniste, ou du moins plus flexible. Un exemple d'adaptation du régime alimentaire aux ressources urbaines est l'ouverture de bouteilles de lait par les mésanges bleues et charbonnières pour en manger la crème (Hinde, 1959).

Cependant, aucune différence dans le nombre d'attaques totales entre les deux endroits n'est constatée (Figure 14 et 15). La Rouvière présente le même nombre d'attaques même si la nidification se déroule plus tard (Fleischer Jr, Bowman, et Woolfenden, 2003). D'autre part, rappelons que les papillons sont transparents et qu'aucun lépidoptère transparent ou semi-transparent similaire à nos modèles n'a été signalé dans les forêts de Montpellier. Aucun signalement de ce type n'a été trouvé sur des sites spécialisés en lépidoptères (Kudrna et al., 2011). Certains oiseaux pourraient donc faire preuve d'un conservatisme alimentaire, c'est-à-dire qu'ils refuseront un nouveau type de ressource alimentaire, en se contentent des proies usuelles.

Ce conservatisme alimentaire pourrait expliquer le fait qu'il y a eu globalement le même taux d'attaques pour la forêt et le zoo. En effet, des expériences sur le conservatisme alimentaire tendent à prouver que les populations d'oiseaux sauvages mettent plusieurs semaines pour accepter un nouvel aliment (Marples et Kelly, 1999).

Dans cette même étude, des poulets confrontés à un nouvel aliment mettent moins de temps à le manger s'ils ont été au préalable et régulièrement confrontés à un autre voire à plusieurs autres nouveaux aliments. Les oiseaux sauvages sont généralement beaucoup plus lents à surpasser ce conservatisme que les poules domestiques (*Gallus gallus domesticus*).

L'exposition des proies artificielles n'a pas été assez longue pour le moment pour constater une augmentation du nombre d'attaques.

Lors de cette étude, un faible taux d'attaques de 17% a été recensé par session d'étude environ à 96h par rapport à 77% pour l'étude de (Carroll et Sherratt, 2013) par session d'étude de 96h (Annexe 2), ou encore de 65% d'attaques totales dans l'étude de (Cuthill et al., 2005). De plus, il y a eu un très grand nombre d'attaques de fourmis et de limaces (Figure 8). Ce qui pourrait expliquer le faible nombre d'attaques, et d'une part, l'absence de mouvement des papillons artificiel fixé aux arbres, et d'autre part, la pression de prédation dans les forêts méditerranéenne. En effet, les études précédentes sont réalisées respectivement au Canada et en Angleterre, dans des parcs nationaux. Une des hypothèses serait que les proies utilisées dans ces études sont plus reconnaissables, il s'agit en effet de leurres ressemblant à de vrais papillons comme *Thyatira batis*. Mais aussi que les ressources alimentaires sont réduites dans ces régions conduisant les prédateurs à être confronté à la compétition pour les ressources.

Toutefois, les oiseaux auraient pu être amenés à davantage attaquer les proies artificielles pendant la nidation. Mais il a été prouvé que des oiseaux sauvages préfèrent réduire leurs apports alimentaires journaliers, plutôt que de manger à leur faim en consommant un nouvel aliment (Marples et Kelly, 1999). Donc les oiseaux éviteraient probablement les proies même s'ils manquaient de nourriture.

L'expérience comporte également quelques sources de bruits de mesures potentiels. En effet, la principale source de bruit reste la détermination d'une attaque d'oiseau ou pas. Parfois, les corps avaient totalement disparu, ne laissant aucun indice pour savoir ce qui l'avait vraiment attaqué. On observe sur la figure 12 qui prend en compte les AO et APO un taux de survie des corps plus élevé que sur la figure 13 qui ne prend en compte que les AO.

Cette source de bruit concerne le traitement "corps" en particulier. En effet, quand le corps d'un traitement avec des ailes "C" ou "GF" disparaît, généralement, il été possible de savoir ce qui a causé la disparition. Car, des miettes sur les ailes des "GF" et "Corps" autres deux traitements sont observées si c'est des fourmis, ou encore de la bave si c'est des limaces. Pour tous les traitements, des signes distinctifs sont visible sur le tronc, mais non-fréquent. Certes, si aucun de ces signes sur les ailes ou le tronc était trouvé et que la vaseline et le scotch étaient intacts, généralement, il s'agissait d'une attaque d'oiseau.

Cependant, la forte température et l'exposition des corps en plein soleil, les amènent à être mous et facilement déformables. La disparition du corps a donc amené à être noté NA.

Or, si l'on compare le taux de survie des corps de la figure 12 (AO+APO) et de la 13 (AO seuls), la relation entre les papillons colorés et les "GF" est constante sur les deux figures. Seul le taux de survie des corps est variable. En effet, comme les AO sont des attaques certaines contrairement aux APO elles reflètent mieux le ratio des attaques sur les différents traitements. Donc en se référant aux arguments développés précédemment, il est possible que le nombre d'APO sur les corps ait été sous-estimée.

5. Conclusion

L'analyse des données a confirmé notre prédiction, à savoir que la transparence est avantageuse pour les proies, car cela les rend moins détectables face aux prédateurs.

Cependant, l'étude ne montre pas de différence du nombre d'attaques en fonction du milieu clair, semi-dense ou dense. Ainsi, il n'y a pas d'évidence confirmant que la stratégie de transparence était plus efficace dans un milieu par rapport à un autre. De plus, l'étude ne montre pas de différence entre le milieu urbain et le rural.

D'autre part, les hypothèses envisagées ont permis de montrer qu'il pourrait y avoir un effet de conservatisme alimentaire de la part des prédateurs qui expliquerait les faibles taux d'attaques et des résultats peu significatifs.

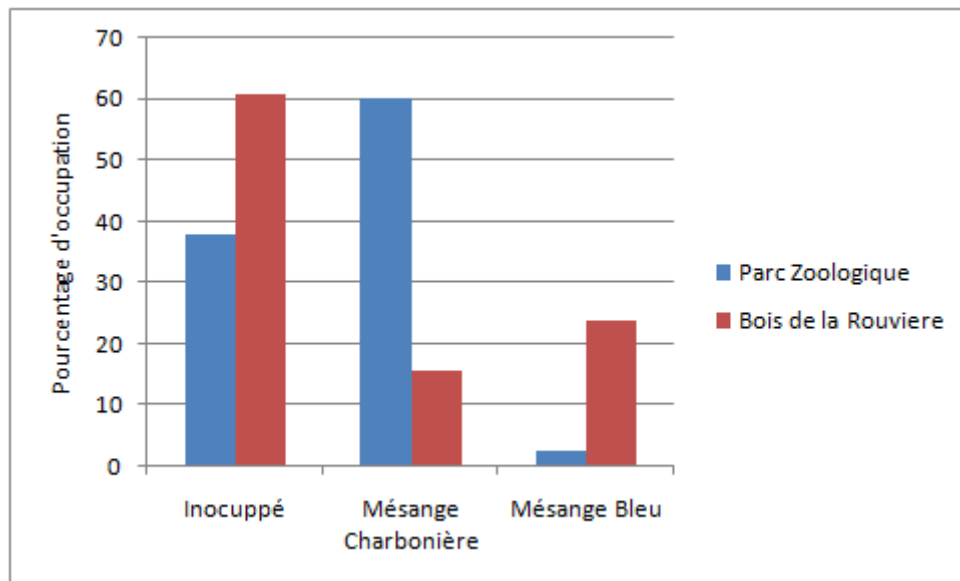
Ce rapport ne fait état que de la première partie des études de terrain. D'autres expériences sont en cours pour évaluer la sensibilité des oiseaux à un différent pourcentage de transparence. Des mesures complémentaires sont réalisées pour mieux mesurer l'influence du milieu sur l'efficacité du camouflage par transparence. Cette étude de terrain s'inscrit dans un projet global de recherche sur la transparence des ailes de papillons.

À sa propre échelle, cette étude devrait apporter des indices sur les contraintes et avantages apportés par la transparence. Elle permet d'apporter de nouveaux éléments pour mieux comprendre le rôle de la transparence dans le camouflage, en milieu terrestre.

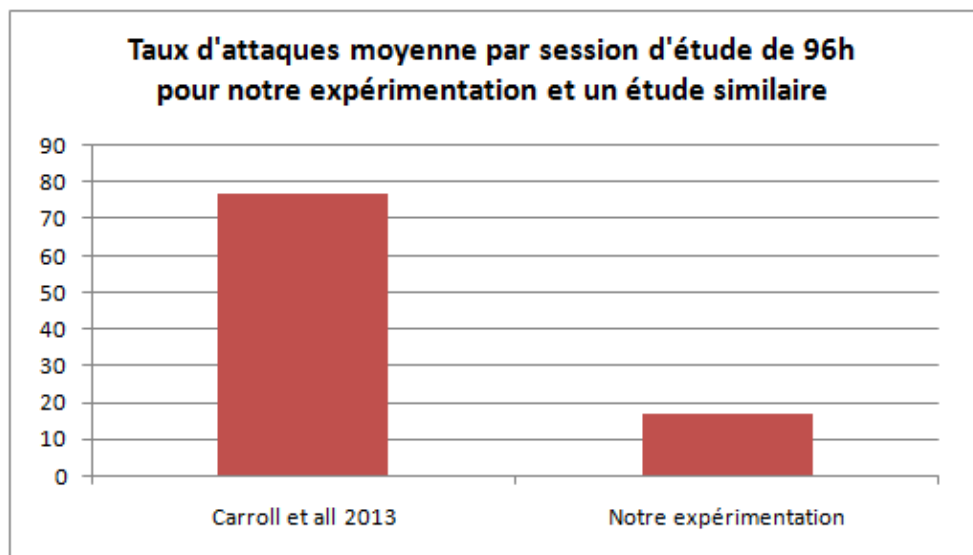
Par conséquent, cette étude va permettre de poser des nouvelles questions comme : les prédateurs ont-ils développé des stratégies pour déjouer la dissimulation de proies transparentes ? Pourquoi la transparence est-elle si abondante chez des espèces de papillons toxiques, alors que la toxicité s'accompagne généralement de couleurs vives ?

6. Annexes :

Annexe 1 : Données d'occupations des nichoirs du Parc zoologique et du Bois de la Rouvière de 2018



Annexe 2 : Taux d'attaques moyen par session d'étude de 96h pour notre expérience et l'étude de *Carroll et al 2013*



Annexe 3 : Lieu du drive comprenant le tableau de données utilisées pour les analyses statistiques

7. Bibliographie

Source Documentaire :

- Anderies, J. M., Katti, M., et Shochat, E. (2007).
Living in the city: resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology*, 247(1), 36-49.
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., Halder, I., et Brockerhoff, E. G. (2014).
Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 20(2), 149-159.
- Berthier, S. (2005).
Thermoregulation and spectral selectivity of the tropical butterfly *Prepona meander*: a remarkable example of temperature auto-regulation. *Applied Physics A*, 80(7), 1397-1400.
- Carroll, J., et Sherratt, T. (2013).
A direct comparison of the effectiveness of two anti-predator strategies under field conditions. *Journal of Zoology*, 291(4), 279-285.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., et Troscianko, T. S. (2005).
Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature*, 434(7029), 72.
- Fleischer Jr, A. L., Bowman, R., et Woolfenden, G. E. (2003).
Variation in foraging behavior, diet, and time of breeding of Florida scrub-jays in suburban and wildland habitats. *The Condor*, 105(3), 515-527.
- Hinde, R. A. (1959).
Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. *Biological Reviews*, 34(1), 85-127.
- Jiggins, C. D., Mallarino, R., Willmott, K. R., et Bermingham, E. (2006).
The phylogenetic pattern of speciation and wing pattern change in neotropical *Ithomia* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 60(7), 1454-1466.
- Johnsen, S. (2001).
Hidden in plain sight: the ecology and physiology of organismal transparency. *The Biological Bulletin*, 201(3), 301-318.
- Kemp, D. J. (2007).
Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1613), 1043-1047.
- Kudrna, O., Harpke, A., Lux, K., Pennerstorfer, J., Schweiger, O., Settele, J., et Wiemers, M. (2011).
Distribution atlas of butterflies in Europe. Gesellschaft für Schmetterlingsschutz eV Halle.
- Marples, N., et Kelly, D. (1999).
Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 641-653.

- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P., Speed, M. P., et Speed, M. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Schaefer, H. M., et Stobbe, N. (2006). Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1600), 2427-2432.
- Stevens, M., Hardman, C. J., et Stubbins, C. L. (2008). Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyespot” effective antipredator signals. *Behavioral Ecology*, 19(3), 525-531.
- Team, R. C. (2013). R: A language and environment for statistical computing
- Transparency: physical origin, adaptive functions and evolution in clearwing butterflies; PRC – Appel à projets générique 2016, Doris GOMEZ

<https://CRAN.R-project.org/package=survival>

<https://www.lepinet.fr/especes/depart/pap/espece.php?dep=34>

<https://docs.google.com/spreadsheets/d/1Y1Ab4ts9IhtedJDOKJrizjiCfT7NaO5h1WOU2YuJnj4/edit#gid=1466911901>

Résumé

La sélection naturelle joue un grand rôle dans l'évolution des défenses anti-prédatrices, comme le camouflage. La présence de camouflage par transparence en milieu terrestre existe chez certaines espèces de lépidoptères. Pourtant, d'un premier abord, les caractéristiques du milieu terrestre ne semblent pas être optimales pour l'utilisation de la transparence. En effet, la réflexion de la lumière est supérieure en milieu terrestre par rapport au milieu aquatique. Ceci peut rendre la partie transparente brillante, l'individu est alors plus visible par le prédateur. Ainsi, cette étude permet de savoir si la transparence chez les lépidoptères est un camouflage réellement efficace malgré les contraintes du milieu. Pour ceci, des proies artificielles de lépidoptères présentant des ailes transparentes ou non et un corps en pâte comestible, ont été exposé à des oiseaux. Ces proies sont déposées sur les chênes verts de deux forêts dans la région de Montpellier. Les attaques sont comptabilisées grâce à toute trace de bec sur les corps, ainsi que la disparition du corps dans certaines circonstances. Un facteur pouvant influencer l'efficacité de ce camouflage par transparence est pris en compte comme : l'éclairage du milieu. Ces données ont été utilisées pour modéliser sur R le taux de survie des papillons au cours du temps à l'aide du Package Survival. En dépit d'un faible nombre d'attaques, il a été constaté que les papillons aux ailes transparentes avaient un taux de survie significativement supérieur aux opaques. La transparence pourrait donc être un camouflage efficace.

Mots clé : Lépidoptères, Transparence, Camouflage, Prédation visuelle, Forêt méditerranéenne, Survie