

UNIVERSITÉ D'ORLÉANS

ÉCOLE DOCTORALE SANTE, SCIENCES BIOLOGIQUES et CHIMIE du VIVANT
UR0633 ZOOLOGIE FORESTIÈRE – INRAE CENTRE-VAL DE LOIRE

THÈSE présentée par :

Laura POITOU

soutenue le : **10 décembre 2021**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : Entomologie forestière

**Modélisation de la phénologie d'une espèce
emblématique du changement climatique :
la processionnaire du pin**

THÈSE dirigée par :

ROBINET Christelle, Directrice de thèse
Directrice de Recherche, INRAE Centre-Val de Loire, France

SUPPO Christelle, Co-directrice de thèse
Professeure, Université de Tours, France

JURY :

ROBINET Christelle, Directrice de thèse
Directrice de Recherche, INRAE Centre-Val de Loire, France

SUPPO Christelle, Co-directrice de thèse
Professeure, Université de Tours, France

BATTISTI Andrea, Rapporteur & Président du jury
Professeur, Université de Padoue, Italie

CANDAU Jean-Noël, Rapporteur
Chercheur, Canadian Forest Service, Canada

BANKHEAD-DRONNET Stéphanie, Examinatrice
Maîtresse de Conférences, Université d'Orléans, France

REBAUDO François, Examineur
Ingénieur de Recherche, IRD, France

Avant-propos

Cette thèse a été financée par la région Centre-Val de Loire et effectuée au sein de l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière (URZF), du centre de recherche Val de Loire, de l'Institut de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE). Elle était sous la direction de Christelle Robinet, directrice de recherche à l'URZF et Christelle Suppo, professeure à l'IRBI (UMR Université de Tours - CNRS). Elle fut encadrée par Mathieu Laparie et Jérôme Rousselet, tous deux chargés de recherche à l'URZF, ainsi que par Sylvain Pincebourde, directeur de recherche à l'IRBI.



Au cours de ce projet nous avons reçu le soutien financier de l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) via le projet PHENEC (ANR-19-CE32-0007-01) ainsi que du Conseil Départemental des Côtes d'Armor (CD22). Ce soutien fût essentiel pour les étapes d'expérimentation et d'observation.



L'Office National des Forêts nous a apporté un soutien logistique et technique de même que les villes de Saran, d'Orléans métropole et de Fréhel.



Remerciements

Cette thèse n'aurait pu se réaliser sans l'aide de nombreuses personnes que je souhaite remercier personnellement. Je présente mes excuses à toutes les personnes que j'aurais oubliées momentanément.

Pour commencer, je voudrais remercier mes directrices de thèse, Christelle Robinet et Christelle Suppo, qui m'ont fait confiance et m'ont accompagnée tout au long de cette aventure. Même si nous avons fini par nous voir plus en visioconférence que physiquement, vous m'avez soutenue jusqu'à la fin. Je me suis sentie très à l'aise et bien entourée. Grâce à vous mon affinité pour la programmation s'est développée. Je vous remercie pour votre sympathie et pour les moments de partage.

Un grand merci à Mathieu Laparie, Jérôme Rousselet et Sylvain Pincebourde pour avoir joué le rôle d'encadrant. Mathieu, je me suis plus facilement tournée vers toi puisque tu étais déjà mon encadrant lors de mon stage de deuxième année de master, je souhaite donc te remercier pour ta patience, ta disponibilité et tes nombreux conseils. Jérôme, je te remercie de m'avoir éclairée sur de multiples sujets concernant entre autres la processionnaire du pin pour tes discours passionnés et pour m'avoir fait découvrir la magnifique Bretagne du nord. Sylvain, même si tu ne fais pas partie de mes encadrants officiels, pour moi, c'est tout comme. Je te remercie pour ton engagement, d'avoir répondu à mes appels au secours lorsque je n'arrivais pas à dompter les thermocouples et pour ta pédagogie.

J'adresse mes sincères remerciements au jury pour avoir accepté de prendre du temps pour évaluer cette thèse : Andrea Battisti en tant que rapporteur et président du jury, Jean-Noël Candau en tant que rapporteur ainsi que Stéphanie Bankhead-Dronnet et François Rebaudo en tant qu'examineurs.

Je suis reconnaissante aux membres de mon comité de thèse, Andrea Battisti, Thomas Boivin, Iñaki Garcia de Cortazar Aauri et François Rebaudo pour leurs conseils avisés.

Je remercie Géraldine Roux et Mathilde Baude pour m'avoir permis de réaliser quelques enseignements. Lorsque j'étais élève je n'aurais jamais pensé me retrouver à la place du professeur. Je garde un bon souvenir de cette expérience qui fut trop courte à mon goût.

J'exprime ma gratitude envers toutes les personnes qui nous ont aidés et/ou autorisés à réaliser nos suivis sur le terrain (celles-ci faisant l'objet d'un remerciement nominatif dans la section *acknowledgement* des articles présents dans ce manuscrit).

Merci à tous les membres de l'équipe de m'avoir accueillie. Je remercie Patrick pour son soutien tout au long de mon parcours et son aide sur le terrain et au laboratoire. En cas de difficulté, je savais vers qui me tourner ! Je remercie Louis et Alexis pour leur soutien technique et pour tous les kilomètres qu'ils ont dû faire pour suivre la phénologie de la processionnaire. Merci à Marie pour sa bienveillance et sa bonne humeur. Je remercie Marie-Anne et Sylvie pour leur écoute et pour avoir su gérer l'équipe durant cet épisode inédit de crise sanitaire. Merci à Claudine pour sa gentillesse, son soutien et son humour. Je remercie Oliver qui a identifié de jolis insectes que j'avais trouvé et pour sa détermination inspirante. Je remercie également Géraldine pour sa sympathie et sa sincérité. Merci à Béatrice, ma partenaire au Salon

International de l'Agriculture, et à Emmanuelle. Même si je n'ai pas directement travaillé avec vous, j'ai été contente de participer aux ateliers de créations artistiques pour préparer le SIA. Je remercie Daniel, discret mais toujours présent pour répondre aux questions. Merci à Régis de m'avoir aidé à résoudre des problèmes d'ordre informatique ponctuels. Je remercie également Alain pour sa décontraction mais surtout pour sa passion et son expertise.

A ces prénoms s'ajoutent ceux des non permanents. Merci à Sandy, Teddy, Dorian, Xueting, Tai, Chen-long, Rachel, Edwige, Pierre, Océane et Brice pour tous les moments de travail, de discussions, de jeux et de convivialité. Je remercie aussi Géraldine, Mathieu et Jérôme pour nous avoir accompagnés durant quelques-unes de nos soirées. Merci à Julie pour sa gentillesse et pour avoir accepté de passer voir mon précieux lapin pendant que j'étais partie en vadrouille. Bon courage à Loïs pour sa dernière année de thèse ! Un grand merci à Aurélien et Antonin sans qui je n'aurais pas eu autant de données pour ma dernière année.

Merci à Audrey et Marion qui m'ont encadrée lors de mes stages de master et qui m'ont inspirée et donné envie de tenter l'aventure du doctorat.

Je remercie tous mes amis si chers à mon cœur. Que l'on se soit rencontrés au collège, au lycée, à la fac ou au détour d'une rue, je vous remercie pour votre soutien et surtout pour tous les moments de bonheur que je ne suis pas prête d'oublier et pour nos prochaines aventures. Ne m'en voulez pas mais je tenais à faire une mention spéciale pour Justine et Florian qui attendent un heureux événement ainsi que pour Charlène et Hélène qui ont gentiment accepté de corriger cette section. Mille merci d'être toujours là pour moi. J'ai hâte de rencontrer le petit Gabriel !

Je remercie Marielle et Edwin pour m'avoir accueillie dans leur famille, pour tous les bons souvenirs et découvertes dans la vallée du Ciron et pour vos encouragements.

Alexis, je te remercie de partager ta vie avec moi depuis quasiment huit ans, pour ton soutien, ta confiance, nos aventures et pour tout le bonheur que tu m'apportes. Un grand merci d'avoir été là dans mes moments de doutes, de m'avoir écoutée et supportée tout au long de cette thèse. Je te remercie d'avoir regardé mes vidéos de chenilles à l'agonie et d'avoir sauvé ma biblio ! Merci d'avoir accepté que l'on prenne un petit lapin et que je le garde pour m'aider à supporter la distance. J'espère que bientôt nos projets vont se réaliser, en tout cas, j'attends cela avec impatience !

Pour finir, j'adresse une mes remerciements les plus chaleureux à mes parents, qui m'apportent toujours soutien, bonheur et amour inconditionnel. Sans vous, je n'aurais jamais pu réaliser tout ce parcours et ce travail. Je réalise ô combien j'ai de la chance de vous avoir et je vous serai éternellement reconnaissante pour tout ce que vous faites pour moi. Un grand merci à mon grand frère adoré que j'admire pour sa détermination et son courage. Je remercie mes grands-parents pour leur amour et leur soutien et leur promets de venir les voir plus souvent une fois cette aventure terminée ! Merci à tous les membres de ma famille pour leurs encouragements et pour les moments de partage.

Pour les courageux, bonne lecture !

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	20
1. Les effets du dérèglement climatique sur les espèces	21
1.1 Le changement climatique	21
1.1.1 Origine du changement climatique	21
1.1.2 Evolution de la température et des précipitations	22
1.1.3 Conditions météorologiques en Europe et en France entre 2018 et 2020 : des records de chaleur ..	23
1.1.4 Les scénarios climatiques	24
1.2 Effets du changement climatique sur les espèces	26
1.2.1 Effets du changement climatique sur l'aire de distribution des espèces	27
1.2.1.1 Changements d'aire de distribution	27
1.2.1.2 Rôle des microclimats et des microhabitats	29
1.2.2 Effets du changement climatique sur la phénologie des espèces	31
1.2.3 Effets du changement climatique sur le niveau des populations d'insectes forestiers	34
1.2.4 Interrelation entre phénologie et distribution	35
2. Modélisation de la phénologie des insectes	35
2.1 Qu'est-ce qu'un modèle ?	36
2.1.1 Différents types de modèle	36
2.1.2 Estimation des paramètres du modèle	36
2.1.3 Validation d'un modèle et incertitudes	37
2.2 Comment décrire le lien entre la température et le développement d'un insecte ?	38
2.2.1 Relation entre développement et température	38
2.2.2 Différents types de modèle phénologique	41
3. La processionnaire du pin, un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique	43
3.1 Caractéristiques biologiques et écologiques	44
3.1.1 Cycle de développement	44
3.1.2 Choix de l'arbre hôte	49
3.1.3 Comportement grégaire et thermorégulation	51
3.2 Aire de distribution et ses changements	53
3.3 Phénologie	55
3.3.1 Variabilité de la phénologie selon les régions bioclimatiques	56
3.3.2 Phénologies particulières	60
3.4 Impacts écologique et sanitaire	62
3.4.1 Impact sur son hôte	62
3.4.2 Impact sanitaire	64
3.5 Moyens de lutte et régulation naturelle	67
3.5.1 Les moyens de lutte	67
3.5.2 Régulation naturelle	70
4. Objectifs de la thèse	73
 CHAPITRE 1 : VARIATIONS SPATIALES DE LA PHENOLOGIE EN FONCTION DU CLIMAT – DONNEES ACTUELLES ET DONNEES HISTORIQUES	 76
Avant-propos :	77
1. Introduction	78

2. Matériels et méthodes	79
2.1 Suivis de la phénologie	79
2.1.1 Suivis actuels	79
2.1.1.1 Choix des sites de suivis	79
2.1.1.2 Le vol des adultes.....	80
2.1.1.3 Le développement larvaire	81
2.1.1.4 La période de processions.....	83
2.1.2 Suivis passés de la phénologie	83
2.1.2.1 Suivis pré-colonisation	83
2.1.2.2 Suivis post-colonisation	85
2.1.3 Exploration des résultats.....	85
Monitoring of the pine processionary moth (<i>Thaumetopoea pityocampa</i>) phenology across different French bioclimatic regions from 2018 to 2021	88
2.2 Caractérisation du climat	103
2.2.1 Climat des sites de suivis actuels.....	103
2.2.2 Changement climatique au sein des sites de suivis actuels	103
3. Résultats	105
3.1 Suivis de la phénologie	105
3.1.1 La période de vol	105
3.1.1.1 Données actuelles	105
3.1.1.2 Comparaison avec les données antérieures	107
3.1.2 Le développement larvaire.....	113
3.1.3 La procession de nymphose	114
3.1.3.1 Données actuelles	114
3.1.3.2 Comparaison avec les données plus anciennes	116
3.1.4 Durée totale du développement	117
3.2 Caractérisation du climat	117
3.2.1 Climat des sites de suivis actuels.....	117
3.2.2 Changement climatique au sein des sites de suivis actuels	119
4. Discussion	128
4.1 Les hypothèses de G. Démolin construites pour expliquer la phénologie observée dans les années 1970 sont-elles toujours compatibles avec les observations actuelles ?	129
4.2 L'effet du changement climatique sur la phénologie est-il perceptible ?	130
4.2.1 La période de vol	130
4.2.2 La période de procession	131
4.3 Perspectives et recommandations pour de futurs suivis phénologiques	132

CHAPITRE 2 : IDENTIFICATION DES MECANISMES INDUISANT DES CHANGEMENTS DE PHENOLOGIE 135

Introduction du chapitre 136

1. Estimation de la phénologie à partir des courbes de performances thermiques des différents stades de développement..... 137

1.1 Contexte 137

1.2 Approche utilisée..... 137

1.3 Résultats 137

Warming causes atypical phenology in a univoltine moth with differentially sensitive larval stages 140

2. Application du modèle à des populations de régions bioclimatiques différentes 192

2.1 Contexte	192
2.2 Approche utilisée	192
2.3 Résultats	194
2.3.1 Site par site.....	194
2.3.2 Comparaison entre sites :.....	200
Discussion du chapitre	203
CHAPITRE 3 : EFFETS MICROCLIMATIQUES ET TOLERANCE THERMIQUES	207
Introduction du chapitre	208
1. Mise en évidence du microclimat chaud et simulation de la température du nid.....	210
1.1 Approche utilisée	210
1.2 Résultats	210
When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth	213
2. Tolérance à la chaleur	231
2.1 Approches utilisées.....	231
2.1.1 Œufs	231
2.1.2 Larves	231
2.2 Résultats	232
2.2.1 <i>ULT</i> des œufs	232
2.2.2 <i>CT_{max}</i> des larves.....	234
Discussion du chapitre	236
Tolérance thermique des œufs.....	236
Tolérance thermique des larves	237
Conséquences des conditions microclimatiques de la ponte et du nid.....	238
Conclusion	239
DISCUSSION GENERALE.....	242
1. Synthèse des travaux : bilan et avancées	243
1.1 Compatibilité des hypothèses énoncées en 1970 sur la variabilité de la phénologie suivant les régions bioclimatiques avec la phénologie actuelle.....	243
1.2 Changement climatique et phénologie	243
1.3 Identification des mécanismes responsables des processions précoces	244
1.4 Effet de cascade entre les différents stades larvaires	244
1.5 Microclimat du nid et tolérance thermique à la chaleur des larves	245
2. Discussion sur la méthodologie et sur les limites des approches expérimentales et de modélisation	246
2.1 Discussion sur la méthodologie	246
2.1.1 Le choix du type de modèle	246
2.1.2 Le choix de la méthode pour obtenir les courbes de performance thermique	246
2.2 Discussion sur les limites et biais des approches expérimentales et de modélisation.....	247
2.2.1 Le choix de la taille de la colonie	247
2.2.2 La détermination de la fin du développement et de la courbe de performance des L5	247
2.2.3 La courbe de vol en entrée du modèle et verrou scientifique à lever pour prédire le cycle complet	248
2.2.4 La validation du modèle sur d'autres populations : cas particulier de l'île de Ré	248
2.2.5 Besoin de nouveaux outils pour les observations : outils automatisés et sciences participatives ...	249

3. Perspectives d'évolution des modèles : prise en compte de l'effet des microclimats	249
3.1 Le microclimat du nid	250
3.2 Le microclimat des pontes	250
3.3 Le microclimat du sol	251
3.4 Le microclimat des villes	251
4. Optimiser les méthodes de lutte et alerter des risques d'urtication grâce à ce modèle phénologique	251
5. Perspectives d'application des modèles à d'autres populations et d'autres espèces	253
6. La phénologie comme indicateur du changement climatique	254
6.1 Cas de la processionnaire du pin	254
6.2 La phénologie des espèces comme indicateur du changement climatique	255
7. Lien entre phénologie et distribution dans les effets du changement climatique	256
8. Extension de cette problématique aux espèces invasives	256
ANNEXES	259
BIBLIOGRAPHIE :	276

Table des figures

Figure 1 : Simulations de l'augmentation de la température moyenne à la surface de la Terre entre (A) 2006 et 2100 par rapport à la période 1986-2005 obtenues par approche multi modèles et (B) entre 2015 et 2100 par rapport à la période 1850-1900 obtenues avec le modèle CMIP6.	26
Figure 2 : Courbe de performance thermique	39
Figure 3 : Adulte de processionnaire du pin.....	44
Figure 4 : Phénologie typique de la processionnaire du pin observée en France.....	44
Figure 5 : Ponte de processionnaire du pin.	45
Figure 6 : Les cinq stades larvaires (A) et leur capsule céphalique (B).	47
Figure 7 : Nid d'hiver sur jeune pin noir en bordure de peuplement.	47
Figure 8 : Chenilles en procession.	48
Figure 9 : Chrysalides avec et sans cocon.	49
Figure 10 : Nid de processionnaire du pin.	52
Figure 11 : Evolution de l'aire de distribution de la processionnaire du pin en France.....	54
Figure 12 : Variabilité phénologique de la processionnaire du pin selon différents climats observés en France.	57
Figure 13 : Abaque représentant la variabilité géographique de la phénologie de la processionnaire du pin.....	58
Figure 14 : Phénologies de la <i>Summer Population</i> (A) et de la <i>Winter Population</i> (B) observées à Leiria au Portugal.	62
Figure 15 : Attaques de processionnaires du pin sur un jeune pin.	63
Figure 16 : Micrographique électronique de soies urticantes.....	65
Figure 17 : Réaction cutanée suite à un contact avec des soies urticantes.	66
Figure 18 : Nécrose de la langue d'un chien suite à un contact avec des soies urticantes.	66
Figure 19 : Différents types de pièges à phéromone.	68
Figure 20 : Différents piège à phéromone automatique.	68
Figure 21 : Écopièges®.	69
Figure 22 : Période des pièges à phéromone selon le climat.....	70
Figure 23 : Période des pièges à procession selon le climat.	70
Figure 24 : Principaux parasitoïdes des œufs de processionnaire du pin.	71
Figure 25 : Sites de suivis actuels et passés de la phénologie de la processionnaire du pin. ..	80
Figure 26 : Variations des périodes de vol et de procession suivant le climat, d'après Abgrall (2001).	84
Figure 27 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2019-2020 et 2020-2021).	106

Figure 28 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis historiques (bleu) et actuels (rouge) à l'île de Ré.....	108
Figure 29 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis historiques (bleu) et actuels (rouge) à Contis-les-bains.	110
Figure 30 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis ayant lieu avant la thèse (bleu) et pendant la thèse (rouge) à Orléans.	111
Figure 31 : Pourcentage d'individus présents par stade au cours du temps en fonction du site et de la saison d'observation.	113
Figure 32 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021).	115
.....	118
Figure 33 : Températures minimales (violet) et maximales (rouge) journalières moyennées sur la période et pourcentage de jours avec une température inférieure à 0 °C (blanc) ou supérieure à 35 °C (jaune) sur les sites de suivis actuels de la phénologie.	118
Figure 34 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Contis-les-bains de 1997 à 2020.	120
Figure 35 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à l'île de Ré de 1970 à 2020..	121
Figure 36 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Erquy de 1970 à 2020.....	122
Figure 37 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Orléans de 1970 à 2020.	123
Figure 38 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Avignon de 1970 à 2020. ...	124
Figure 39 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Serre-Ponçon de 1970 à 2020.	125
Figure 40 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Beaune de 1970 à 2020.	126
Figure 41 : Périodes d'observation prédites pour chaque stade pour différents sites.	194
Figure 42 : Pourcentage d'individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de l'île de Ré.	196
Figure 43 : Pourcentage d'individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site d'Erquy.....	197
Figure 44 : Pourcentage d'individus observé et prédit en 2020-2021 par stade à différentes dates pour le site d'Avignon.....	198
Figure 45 : Pourcentage d'individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de Serre-Ponçon.	199
Figure 46 : Pourcentage d'individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de Beaune.	200
Figure 47 : Taux d'éclosion en fonction de l'acclimatation et de la température de stress. .	233

Figure 48 : Proportion des œufs dans chaque catégorie phénotypique en fonction de l'acclimatation et de la température de stress.....	233
Figure 49 : Comparaison du CTmax des différents stades suivant la saison de mesure	234
Figure 50 : Évolution au cours de l'augmentation de température (0,3°C/min) de la proportion d'individus n'ayant pas encore atteint le CT_{max} (trait plein) et le $T_{spasmes}$ (pointillés).....	235

Tables

Table 1 : Stations climatiques considérées pour caractériser les conditions climatiques sur les différents sites de suivis actuels.	103
Table 2 : Suivis de la période de vol pour les différents sites et saisons d’observation.	105
Table 3 : Suivis historiques et actuels de la période de vol à l’île de Ré.	107
Table 4 : Suivis historiques et actuels de la période de vol à Contis-les-bains.	109
Table 5 : Suivis avant et pendant la thèse de la période de vol à Orléans.	111
Table 6 : Suivis de la période de procession pour les différents sites et saisons d’observations.	114
Table 7 : Total de jours entre le pic de vol et le pic de procession observés durant la saison 2020-2021 suivant le site.	117
Table 8 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température minimale journalière d’octobre à mars entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020.	127
Table 9 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température maximale journalière de juillet et août entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020	127
Table 10 : Comparaison du nombre de jours dont la température était supérieure à 35 °C et du nombre de jours dont la température était inférieure à 0 °C entre les période 1970-1989 et 2010-2020.	128
Table 11 : Distance entre le site de suivis phénologiques et les stations météorologiques utilisées.	193
Table 12 : Erreurs commises par le modèle (RMSE et MAE) exprimées en % d’individus dans chaque stade).	195
Table 13 : Période de procession prédite et première date à laquelle le pourcentage prédit d’individus ayant fini le stade L5 était égal ou supérieur à 25 % ($d_{25\%}$), 50% ($d_{50\%}$) et 75% ($d_{75\%}$) pour chaque site.	201

Table des annexes

Annexe 1 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site et la saison d'observation.....	260
Annexe 2 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à l'île de Ré dans les années 1970-1980 et au cours des observations récentes menées dans le cadre de cette thèse.	261
Annexe 3 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à Contis-les-bains dans les années 1970 et au cours des observations récentes menées dans le cadre de cette thèse.	262
Annexe 4 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à Orléans d'après la série continue de données obtenue depuis 2012 par l'URZF.	263
Annexe 5 : Pourcentage d'individus au stade L2 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.....	264
Annexe 6 : Pourcentage d'individus au stade L3 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.....	265
Annexe 7 : Pourcentage d'individus au stade L4 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.....	266
Annexe 8 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021) pour tous les sites.....	267
Annexe 9 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2018-2019.....	268
Annexe 10 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2019-2020.....	269
Annexe 11 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2020-2021.....	270
Annexe 12 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.	271

Annexe 13 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température maximale journalière de juillet et août entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.	272
Annexe 14 : Comparaison du nombre de jours dont la température est supérieure à 35 °C et du nombre de jour dont la température est inférieure à 0 °C entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.....	273
Annexe 15 : Nombre de dossier symptomatiques associés aux chenilles processionnaires entre janvier 2012 et juillet 2019 d’après ANSES (2020).	274
Annexe 16 : Température minimale, moyenne et maximale d’exposition des stades L5 et L4 suivant les simulations de hausse et de baisse de la température moyenne journalière enregistrée à Orléans en 2019-2020 (T).....	275

Liste des abréviations

GIEC : Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat

GES : Gaz à Effet de Serre

NOAA : *National Oceanic and Atmospheric Administration*

DD : Degré-jours (*Degree day*)

TPC : Courbe de performance thermique (*Thermal Performance Curve*)

CT_{min} : Seuil de température critique minimale (*Critical thermal minimum*)

CT_{max} : Seuil de température critique maximale (*Critical thermal maximum*)

T_{opt} : Température optimale

T_{base} : Température de base

ONERC : Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique

AT : *Activation temperature*

PFT : *Potential Feeding Threshold*

RFT : *Realized Feeding Threshold*

SP : *Summer population*

WP : *Winter population*

d_{25%} : première date à laquelle le pourcentage cumulé d'individus capturés est supérieur ou égal à 25%

d_{50%} : première date à laquelle le pourcentage cumulé d'individus capturés est supérieur ou égal à 50%

d_{75%} : première date à laquelle le pourcentage cumulé d'individus capturés est supérieur ou égal à 75%

DPN : Division Protection de la Nature

ULT : *Upper Thermal Limit*

TN hivernales : températures journalières d'octobre à mars

TX estivales : températures journalières de juillet et août

INTRODUCTION GENERALE

Cette introduction se décline en trois parties : (1) les effets du dérèglement climatiques sur les espèces, (2) la modélisation du développement des insectes et (3) la processionnaire du pin, un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique sur les espèces. La première partie définit le changement climatique et ses effets sur la distribution et la phénologie des espèces notamment. La seconde partie introduit la notion de modèle et quels types de modèle existent pour décrire la relation entre la température et le développement d'un insecte. La troisième partie présente le modèle biologique de l'étude : la processionnaire du pin. Les caractéristiques biologiques et écologiques, l'aire de distribution, la phénologie, les impacts écologique et sanitaire et les moyens de lutte mis en place contre l'espèce sont décrits.

1. Les effets du dérèglement climatique sur les espèces

De nos jours, il existe une abondance d'études et d'ouvrages concernant le changement climatique et ses effets. La référence la plus synthétique et compréhensible est probablement le rapport du GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) de 2015 et 2021 (IPCC, 2015, 2021). Dans ce paragraphe, nous allons définir le changement climatique et synthétiser ses effets sur la distribution et la phénologie des espèces.

1.1 Le changement climatique

Les gaz à effet de serre (GES) réémettent les rayonnements infrarouges émis par la Terre vers sa surface, ainsi, celle-ci se réchauffe (Wild *et al.*, 2015). Grâce à l'effet de serre naturel, la température moyenne de la surface de la Terre est d'environ 15 °C, sans cet effet elle serait de -6 °C (Houghton, 2005). La somme de tous les rayonnements reçus et transmis par la Terre constitue ce que l'on appelle la balance énergétique. Le réchauffement global correspond à un excès de GES qui provoque un déséquilibre de la balance énergétique et se traduit par une augmentation de la température de surface de la Terre (Houghton, 2005).

L'origine du terme "réchauffement global" est attribuée à Wallace Broecker en 1975. Cette expression définit l'augmentation de la température moyenne de la surface de la Terre due aux effets anthropogéniques (Broecker, 1975). Avant cette date, il n'y avait pas de distinction concernant les origines de l'augmentation de la température. Les scientifiques utilisaient les termes de "changement climatique" ou de "modification du climat" (Walker *et al.*, 2019).

1.1.1 Origine du changement climatique

La surface de la Terre se réchauffe. En prenant en compte les terres émergées et les océans, l'augmentation de la température de celle-ci a été évaluée à $0,85 \pm 0,20$ °C entre 1880 et 2012 (IPCC, 2015). De plus, ce réchauffement s'accélère puisque la température des trois décennies de 1980 à 2010 n'a cessé d'augmenter avec un taux plus important que toutes les décennies avant 1850 (IPCC, 2015). La température de surface des périodes 2000-2010 et 2011-2020 a été plus chaude de 0,99°C par rapport à la période 1850-1900 (IPCC, 2021).

Les composantes naturelles et anthropiques qui modifient le bilan énergétique de la Terre sont les facteurs physiques qui provoquent le changement climatique. Les modifications de l'énergie au sein du système terrestre par ces facteurs sont appelées le forçage radiatif (Houghton, 2005). Lorsqu'il est positif un réchauffement est observé, et inversement lorsqu'il est négatif cela traduit un refroidissement. Les émissions anthropiques de GES ont augmenté depuis la période de pré-industrialisation du fait de la croissance économique et démographique. Aujourd'hui ces émissions sont de plus en plus fortes et entraînent des concentrations atmosphériques de dioxyde de carbone (CO₂), méthane (CH₄) et oxyde nitreux (N₂O) anormalement élevées. Les GES seraient à eux seuls responsables d'une augmentation de 0,5 à 1,3 °C entre 1951 et 2010. La taille de la population, l'activité économique, le mode de vie, la consommation d'énergie, le mode d'utilisation des terres, la technologie et la politique climatique déterminent l'émission anthropique des GES (IPCC, 2015).

1.1.2 Evolution de la température et des précipitations

L'augmentation de la température moyenne globale s'accompagne d'une hausse à la fois des températures minimales et maximales. Le nombre de jours extrêmement chauds augmente contrairement au nombre de jours avec un froid extrême qui diminue (Houghton, 2005).

L'effet du réchauffement climatique est variable selon les pays et les régions (Easterling, 2000; IPCC, 2015). Les variations saisonnières et interannuelles de la température ainsi que la température annuelle moyenne augmentent avec la latitude, particulièrement dans les régions continentales (Kingsolver *et al.*, 2013). Un réchauffement plus important a été observé à la surface des continents se trouvant entre les latitudes 40°N et 70°N (Walker *et al.*, 2019).

De plus, l'effet du réchauffement climatique n'est pas uniforme dans toutes les saisons. L'augmentation de la température est plus marquée en hiver qu'en été. Des enregistrements de l'US *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) ont démontré que les températures hivernales augmentaient deux fois plus que celles de l'été (Hughes, 2000; Walker *et al.*, 2019). Dans l'hémisphère nord, les projections montrent une diminution de la variabilité journalière de la température de l'air à la surface de la Terre en hiver, et à l'inverse une augmentation de cette variabilité en été (Houghton, 2005).

Un événement climatique extrême correspond à une période durant laquelle une ou plusieurs variables climatiques se situent aux extrêmes de ce qui a été précédemment enregistrés et sont rares dans la région et/ou durant la période de l'année considérées (Threats, 2008; Filazzola *et al.*, 2021). Les événements extrêmes de chaleur se traduisent par un changement inhabituel de la température qui augmente et devient plus chaude pendant quelques jours avec notamment des températures minimales nocturnes élevées (Hayhoe *et al.*, 2004; Luber & McGeekin, 2008). Tous les modèles prédisent une augmentation de l'occurrence d'événements extrêmes notamment des périodes de canicule en été (IPCC, 2015, 2021). Il semblerait que depuis 1950, l'Europe connaît une forte intensification des événements extrêmes de chaleur (Donat *et al.*, 2013; Fischer & Knutti, 2014; Lorenz *et al.*, 2019). L'été 2003 a probablement été le plus chaud enregistré depuis 1500 (Luterbacher, 2004). En France, la température moyenne mensuelle du mois d'août était plus élevée de 4,9 °C par rapport aux normales entre 1976 et 2002 (Bréda *et al.*, 2004). Lors des dernières décennies, ces événements de chaleur

extrême ont battu tous les records établis jusqu'alors. En effet, les événements extrêmes chauds ont triplé entre la période 1950 et 2018 en Europe, passant de 2 à 6 jours par an (Lorenz *et al.*, 2019). Durant la même période, le nombre d'événements extrêmes froids a diminué. En Europe, de 1950 à 2018, le nombre de nuits et de jours très froids a chuté d'un facteur 2-3 en moyenne, avec seulement 2 jours par an de froids extrêmes en 2018 (Lorenz *et al.*, 2019).

Le réchauffement climatique n'impacte pas seulement la température à la surface du globe mais aussi le cycle hydrologique global et de ce fait les précipitations globales (IPCC, 2015, 2021). Depuis 1950, la fréquence des précipitations a augmenté dans les régions de latitude moyenne dans l'hémisphère nord (Walker *et al.*, 2019). Le nombre de jours avec de fortes précipitations enregistré depuis le 20^{ième} siècle a augmenté, ainsi que le nombre de localités affectées par une augmentation des événements de sécheresse ou de fortes précipitations (Easterling, 2000). L'occurrence des événements de précipitations extrêmes est en lien direct avec l'augmentation de la saturation de la pression de vapeur d'eau. L'intensification de ces événements est variable à l'échelle régionale (O'Gorman, 2015). Depuis 1970, aux Etats-Unis, le nombre de zones avec une plus importante humidité a augmenté alors que dans les autres régions du monde, il y a une tendance à l'augmentation de l'occurrence de sécheresse (Easterling, 2000). Dans les régions où les précipitations sont déjà faibles, celles-ci seraient de plus en plus rares entraînant des épisodes de sécheresse plus fréquents. De plus, avec l'augmentation de la température de surface, il y a plus d'évaporation ce qui réduit la quantité d'humidité disponible à la surface renforçant ainsi les conditions de sécheresse (Houghton, 2005).

1.1.3 Conditions météorologiques en Europe et en France entre 2018 et 2020 : des records de chaleur

Les températures annuelles observées durant ma thèse font parties des plus chaudes enregistrées depuis la période préindustrielle à l'échelle du globe. La température globale moyenne en 2018 était de $0,99 \pm 0,13$ °C au-dessus de la référence utilisée comme proxy de la période préindustrielle (1850-1900) (World Meteorological Organization, 2019). L'année 2018 fut la quatrième plus chaude à l'échelle globale, cependant elle fut la plus fraîche des années entre 2015 et 2018. Cette année-là a débuté par de faibles effets de La Niña, phénomène climatique à effet inverse d'El Niño, typiquement associée à une plus faible température globale. D'après la NOAA, 2018 fait partie des dix années les plus chaudes dans plusieurs régions du monde dont l'Europe (World Meteorological Organization, 2019). Pour l'Europe, 2018 fait partie des trois années les plus chaudes. Une large partie de l'Europe a subi de fortes chaleurs et sécheresses à la fin du printemps et durant l'été. La vague de chaleur la plus importante a été enregistrée de fin juillet à début août. En France, la durée de cette vague était la même que la canicule enregistrée en 2003 (environ 15 jours), cependant elle était moins intense (température moyenne de l'été sur toute la France de 21,2°C soit 3,2 °C plus faible qu'en 2003, d'après MétéoFrance, 2018, 2e été le plus chaud <http://www.meteofrance.fr/actualites/65448060-2018-2e-ete-le-plus-chaud> (accédé le 05/10/2021)). L'hiver a aussi été marqué par une vague de froid anormale de fin février à début mars, avec des épisodes neigeux inattendu dans le sud de la France (World Meteorological Organization, 2019).

La température globale moyenne pour 2019 était autour de $1,1 \pm 0,1$ °C au-dessus de la référence de 1850-1900. A l'échelle globale, l'année 2019 est probablement la deuxième plus chaude après l'année 2016 qui a commencé avec un El Niño extrêmement fort. La période 2010-2019 est la plus chaude jamais enregistrée. L'année 2019 est aussi marquée par l'occurrence de plusieurs vagues de chaleur. Celles de fin juin et de fin juillet ont été parmi les plus importantes qui ont touché l'Europe. Durant la première vague, le record de chaleur a été enregistré en France le 28 juin à Vérargues avec 46 °C soit 1,9 °C de plus que le précédent record local. La seconde vague a été plus vaste avec des records battus dans plusieurs pays tels que l'Allemagne et le Royaume-Uni avec respectivement 42,6 et 38,7 °C (World Meteorological Organization, 2020).

Même si l'année 2020 a commencé comme l'année 2018 avec les conditions de La Niña, la température moyenne globale mesurée fait partie des trois plus chaudes à l'échelle du globe. La température moyenne globale était de $1,2 \pm 0,1$ °C au-dessus de la référence de 1850-1900. De ce fait, les années 2015 à 2020 furent les plus chaudes à l'échelle globale. Pour l'Europe, 2020 fut l'année la plus chaude. Une vague de chaleur a touché l'Europe en août, cependant elle fut moins intense que celle de 2019 (à l'exception de la côte nord de la France) (World Meteorological Organization, 2021).

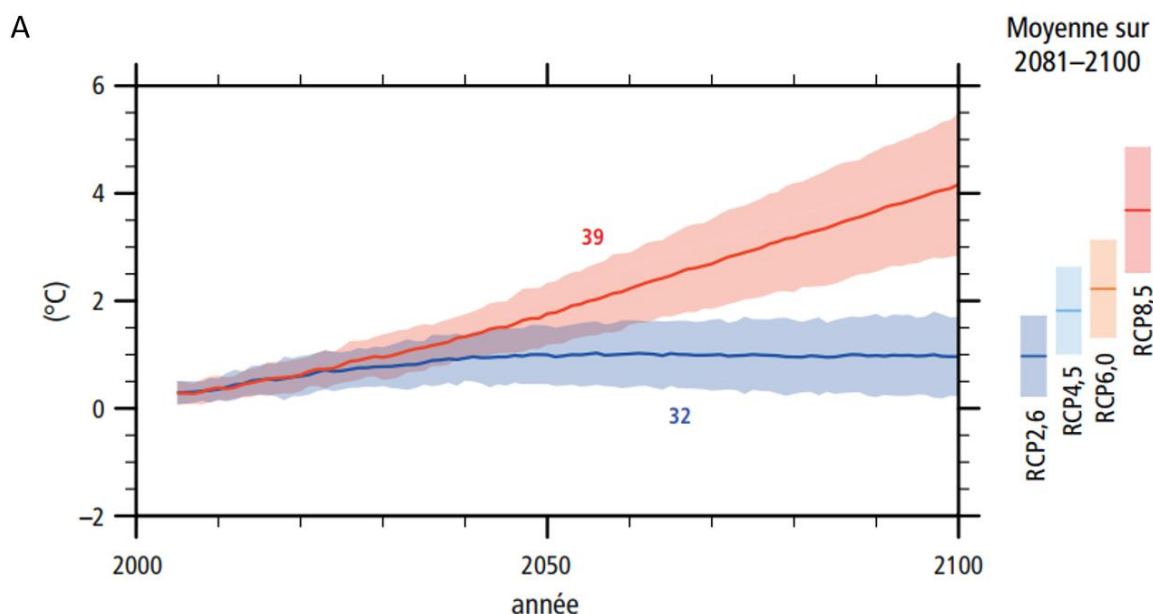
1.1.4 Les scénarios climatiques

Le développement croissant de la population humaine et de ces activités, notamment dans le secteur énergétique, entraîne un excès de GES dans l'atmosphère. Ceci se traduit principalement par une augmentation de la température de surface de la Terre (en considérant les terres émergées et océans), de l'occurrence d'événements extrêmes ainsi qu'une modification du cycle de l'eau. Les observations et les projections futures mettent en évidence une variabilité des effets de l'excès de GES sur la température de l'air et les précipitations en fonction de la saison et de la latitude. Les progrès actuels dans le domaine de la modélisation du climat impliquent une capacité accrue à prédire la variabilité de celui-ci, ainsi que la survenue d'événements extrêmes.

Dans son rapport de 2015, le GIEC a pris en compte quatre scénarios compris dans les profils représentatifs d'évolution de concentration (RCP) afin de prédire l'évolution de la température de surface de la Terre en fonction des émissions de GES dans l'atmosphère. Les quatre profils sont identifiés par un nombre représentant la valeur du forçage radiatif considéré en W/m^2 . Plus cette valeur est élevée, plus la surface de la Terre se réchauffe. Parmi ces quatre scénarios, un considère une stricte atténuation des GES (RCP2,6), deux sont intermédiaires (RCP4,5 et RCP6,0) et le dernier prend en compte des émissions très élevées (RCP8,5). Tous les scénarios d'émissions de GES prévoient pour le 21^{ième} siècle une augmentation de la température moyenne de surface (**Figure 1A**), de la fréquence de vagues de chaleur, des précipitations extrêmes qui seront plus intenses, du réchauffement et de l'acidification des océans (IPCC, 2015). Une augmentation de 4,8 °C en 2100 comparée à la température de surface enregistrée entre 1850 et 1900 est prédite avec le scénario RCP8,5. Le réchauffement climatique ne peut donc pas être arrêté selon ces scénarios. Même si le forçage radiatif retrouvait son niveau des années 2000, le réchauffement et le dérèglement du climat se poursuivraient (Chown *et al.*, 2010). En 2021, dans son nouveau rapport, le GIEC a utilisé cinq nouveaux scénarios nommés SSPs pour *Shared Socio-economic Pathways* (IPCC, 2021). Ils

sont basés sur les variations d'émissions de GES en fonction des hypothèses socio-économiques, des niveaux d'atténuation du changement climatique et, pour les aérosols et les précurseurs de l'ozone non méthaniques, du contrôle de la pollution. Ces scénarios sont identifiés par un premier chiffre qui représente la situation socio-économique et un second représentant le forçage radiatif global estimé en 2100 (IPCC, 2021). Ainsi, les scénarios SSP5-8,5 et SSP3-7,0 correspondent à une hausse très élevée (concentration de CO₂ doublée en 2050) et élevée (concentration de CO₂ doublée en 2100) des émissions. Le scénario intermédiaire est le SSP2-4,5 (concentration actuelle maintenue jusqu'en 2050). Les scénarios correspondant à une hausse basse et très basse (concentration environ égale à 0 en 2050) sont le SSP1-2,6 et le SSP1-1,9. Une augmentation de la température de surface entre 2081 et 2100 de 1 à 1,8 °C est prédite avec le SSP1-1,9, de 2,1 à 3,5 °C avec le SSP2-4,5 et de 3,3 à 5,7 °C avec le SSP5-8,5 (IPCC, 2021) (**Figure 1B**). Les scénarios à l'échelle globale ne permettent pas de bien prédire ce qui peut se passer à plus fine échelle, d'où le besoin de scénarios climatiques régionalisés.

Deux modèles régionaux ont été développés pour la France par Météo-France et l'institut Pierre Simon Laplace. Ces modèles s'appuient sur les scénarios RCP2,6, RCP4,5 et RCP8,5. Pour la période 2021-2050, une augmentation de la température moyenne entre 0,6 et 1,3 °C par rapport à la moyenne de la période de référence 1976-2005 a été prédite selon les scénarios et modèles pris en compte (Ouzeau *et al.*, 2014). Le nombre de jours de vague de chaleur en été augmenterait d'un à cinq jours sur toute la France. A l'inverse, le nombre de jour avec des températures anormalement froides en hiver diminuerait entre un et quatre jours en moyenne (Ouzeau *et al.*, 2014). Peu d'effets sur les précipitations ont été prédits pour cette période. Pour la période 2071-2100, les hausses prédites pour la période 2021-2050 se poursuivent avec en plus une augmentation des précipitations de 0.1 à 0.85 mm/jour selon les modèles et les scénarios (Ouzeau *et al.*, 2014).



B

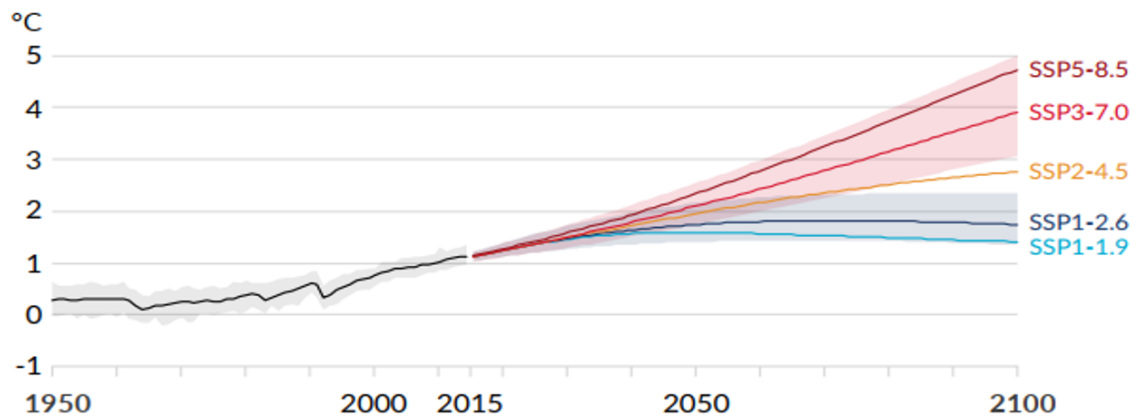


Figure 1 : Simulations de l'augmentation de la température moyenne à la surface de la Terre entre (A) 2006 et 2100 par rapport à la période 1986-2005 obtenues par approche multi modèles et (B) entre 2015 et 2100 par rapport à la période 1850-1900 obtenues avec le modèle CMIP6.

Source : (IPCC, 2015, 2021)

(A) Les courbes représentent les projections et leurs incertitudes pour le scénario le plus optimiste le RCP2.6 (bleu) et pour le plus pessimiste, le RCP8.5 (rouge). Le nombre de modèles utilisés est indiqué pour chaque scénario. A droite du graphique sont représentées la moyenne et l'incertitude associées à la période 2081-2100 pour les quatre scénarios (RCP2,6, RCP8,5 et deux intermédiaires : RCP4,5 et RCP6,0).

(B) Les courbes représentent les projections et leurs incertitudes pour les nouveaux scénarios SPPs basés sur les hypothèses socio-économiques, les niveaux d'atténuation du changement climatique et le contrôle de la pollution. CMIP6 : Coupled Model Intercomparison Project Phase 6, nouveau modèle climatique du programme mondial sur le climat. Le changement relatif à la période 1850-1900 basé sur des périodes moyennes de 20 ans est calculé en ajoutant 0,85 °C (l'augmentation de la température de surface observée de 1850-1900 à 1995-2014) pour simuler le changement relatif à 1995-2014.

1.2 Effets du changement climatique sur les espèces

Pour survivre au réchauffement climatique, certaines espèces vont devoir s'adapter. L'adaptation à une large gamme de conditions climatiques peut entraîner une forte variabilité des traits de vie et un niveau important de différenciation génétique (Huchon & Démolin, 1970; Chown *et al.*, 2010). Lorsqu'il y a une forte structuration et des flux de gènes limités alors nous pouvons suspecter une adaptation locale (Pimentel *et al.*, 2010). La plasticité phénotypique (physiologique, plasticité comportementale) et/ ou des changements évolutifs permettent aux espèces de s'adapter au changement climatique (Visser, 2008; Maggini *et al.*, 2011). Pour survivre, les espèces peuvent aussi se déplacer. A l'échelle géographique les espèces peuvent changer leur distribution pour : (1) assurer leur survie en conservant un climat favorable ou (2) coloniser de nouvelles zones devenues favorables suite aux changements climatiques. A l'échelle environnementale, les individus peuvent changer leur phénotype pour s'adapter aux nouvelles conditions, celui-ci pouvant être sélectionné et hérité. Pour finir, à l'échelle temporelle, la temporalité de certains événements du cycle de vie peut être changé, on parle de

changement de la phénologie. Du fait de la rapidité du réchauffement climatique, les espèces ont tendance à s'adapter selon l'échelle temporelle et changer leur distribution plutôt que de changer leur phénotype (Maggini et al., 2011). Ainsi nous allons aborder les changements d'aire de distribution et de la phénologie des espèces, notamment des insectes.

1.2.1 Effets du changement climatique sur l'aire de distribution des espèces

1.2.1.1 Changements d'aire de distribution

La distribution des espèces dépend de la disponibilité en ressource, des interactions biotiques et de leurs contraintes thermiques, et en particulier de leurs seuils thermiques létaux. Ces seuils correspondent à la température minimale et maximale en deçà et au-delà desquelles l'espèce ne peut pas survivre. Cette vision de la distribution d'une espèce se rapproche du concept de niche écologique défini par Hutchinson en 1957 (Hutchinson, 1957). La niche réalisée d'une espèce est contrainte par les interactions avec les autres espèces et correspond à l'ensemble de traits de vie permettant à l'espèce de survivre dans un environnement particulier (Hutchinson, 1957; Chuine, 2010). D'après deux études (Breshears *et al.*, 2008; Maggini *et al.*, 2011), Lenoir et Svenning ont établi 5 changements de distribution possibles : événements de colonisation et d'établissement dans la niche existante, extinctions locales possibles dans la niche existante, événements de colonisation et établissement au sein et à l'extérieur de la niche existante, événements de colonisation et établissement au sein et à l'extérieur de la niche existante ainsi qu'extinction locale et pour finir déclin de l'abondance de l'espèce dans toute son aire de distribution (Lenoir & Svenning, 2015).

Une augmentation de la température moyenne annuelle de 3 °C entraîne un décalage des isothermes de 300 à 400 kilomètres en latitude et 500 mètres en altitude en région tempérée (Hughes, 2000). Afin de conserver une niche favorable et donc de rester dans la gamme de températures non létales, les espèces peuvent modifier leur aire de répartition. Ainsi en réponse à l'augmentation de la température de surface, des expansions vers le nord et les plus hautes altitudes ont été observées à la fois chez les végétaux comme chez les animaux (Hughes, 2000; Walker *et al.*, 2019). Une méta analyse concernant plusieurs espèces d'organismes terrestres a mis en évidence une avancée médiane de 1,69 km/an vers le nord, et de 1,1 m/an vers de plus hautes altitudes (Chen *et al.*, 2011). Dans les montagnes scandinaves durant le 20^{ème} siècle, une remontée de 100 à 165 m a été observée chez le bouleau des montagnes (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *Tortuosa*), l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) (Kullman, 2001). Dans les Alpes françaises, le rouge gorge familier (*Erithacus rubecula*) aurait avancé de 114 m en altitude sur 30 ans (Archaux, 2003). Chez les espèces aquatiques, une étude réalisée sur 32 espèces de poissons vivants dans des ruisseaux a conclu à une avancée altitudinale de 13,7 m par décennie (Comte & Grenouillet, 2013). Concernant la remontée vers le nord, des chercheurs ont mis en évidence une avancée de la distribution d'oiseaux britanniques tel que *Cettia cetti*, de 18,9 km en 20 ans (0.945 km/an) (Thomas & Lennon, 1999). En Europe, sur 52 espèces de papillons non migrants, une étendue de leur distribution vers le nord de 35 à 240 km a été observée chez 65% d'entre eux, pas de changement chez 34% et une rétraction au sud chez 2% (Parmesan *et al.*, 1999). Concernant la marge sud de distribution, sur 40 espèces, 22% ont présenté une rétraction au nord, 72% ont eu une distribution stable et 5% ont vu leur distribution s'étendre vers le nord depuis 30 à 100 ans (Parmesan *et al.*, 1999). Dans l'ouest de l'Amérique du nord, l'aire de répartition du papillon *Euphydryas editha* s'est étendue

de 92 km vers le nord et 124 m vers les hautes altitudes. Cette avancée est étroitement liée au changement de l'isotherme thermique de 105 km vers le nord et de 105 m vers les hautes altitudes (Easterling, 2000). Une des expansions les plus rapides observées est celle du parasitoïde de la drosophile, *Leptopilina boulardi*. En effet, une remontée de 170 km en 19 ans a été signalée (soit 90 km par décennie). Une des hypothèses avancées pour expliquer ce changement rapide est le rapprochement de la température de l'air avec la température optimale de développement de l'espèce (25°C) du fait du réchauffement global (Delava *et al.*, 2014).

Via des expérimentations en laboratoire et sur le terrain, Lisa Crozier a mis en évidence l'impact positif des températures hivernales plus chaudes sur la survie en marge nord de distribution du papillon *Atalopedes campestris* (Crozier, 2004). Il semblerait que l'espèce serait amenée à disparaître sous un climat plus froid, ainsi elle a répondu au réchauffement climatique en changeant sa distribution. Cette étude était la première à apporter des données supportant l'hypothèse que le réchauffement des températures hivernales entraîne une expansion de la distribution de papillons en Amérique du Nord (Crozier, 2004). La levée de la contrainte froide peut aussi être bénéfique pour des espèces envahissantes tel que le bombyx disparate *Lymantria dispar* et le scolyte *Dendroctonus ponderosae* dont l'établissement dans la région d'Ontario (pour le bombyx) et à l'ouest du Canada (pour le scolyte) serait principalement dû au climat devenu plus favorable (Ayres & Lombardero, 2000; Kurz *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2009).

Dans la littérature, il y a peu d'études qui concernent la contraction de l'aire de distribution en basse latitude et altitude (Parmesan *et al.*, 1999; Franco *et al.*, 2006; Bourougaaoui *et al.*, 2021a). Ceci peut s'expliquer par la difficulté de déterminer les extinctions à large échelle (contrairement aux colonisations) ainsi que les absences. De plus, il y a souvent un délai entre le moment où les conditions abiotiques deviennent défavorables et l'extinction locale (Franco *et al.*, 2006). Ces extinctions peuvent être directement liées à la perte d'habitat entraîné par les changements globaux et/ou le réchauffement climatique (Franco *et al.*, 2006).

En association avec l'augmentation de la température de surface de la Terre, les événements extrêmes sont de plus en plus fréquents. Chez la libellule *Erythemis collocata*, le stress thermique dû à ce type d'événement n'aurait pas d'effet létal mais entraînerait l'émergence d'adultes avec des ailes de taille plus petite et donc une capacité de vol et de dispersion plus faible (McCauley *et al.*, 2018). L'occurrence d'événements extrêmes de type sécheresse réduirait de 60% la distribution potentielle de deux papillons d'Afrique (*Busseola fusca* et *Bicyclus anynana*) (Barton *et al.*, 2019). Des extinctions locales peuvent être entraînées par les épisodes de sécheresse qui augmentent le risque de dessiccation chez les chrysalides de papillons et les collemboles (Filazzola *et al.*, 2021). De plus, les événements extrêmes peuvent entraîner une forte sélection d'un phénotype. Du fait de la perte de diversité génétique et de l'augmentation de la consanguinité le risque d'extinctions locales est là encore accru (Filazzola *et al.*, 2021).

La fréquence des événements extrêmes est amenée à augmenter avec le changement climatique. Ces événements peuvent avoir un effet plus négatif que le réchauffement global du fait de leur intensité et rapidité. Les espèces ne peuvent pas toutes répondre aussi rapidement en ajustant leur physiologie ou en se dispersant dans un milieu avec des conditions plus clémentes (Scheffers *et al.*, 2014). Il est important de comprendre les capacités physiologiques des espèces et de prendre en compte les informations environnementales liées à leurs traits

biologiques lorsque l'on veut prédire leur réponse au changement climatique (Kingsolver *et al.*, 2013). Certains traits de vie sont associés aux espèces dites vulnérables, comme une capacité de dispersion limitée, un taux de reproduction faible et une spécialisation à un habitat (Pacifi *et al.*, 2015). Les espèces sessiles à courte durée de vie et les espèces de petite taille sont plus susceptibles de connaître une rétraction de leur aire de distribution et des extinctions locales. Pour certaines espèces dont les sites les plus adaptés ne sont pas disponibles ou inaccessibles, il est probable que l'extinction de la population soit observée (Chown *et al.*, 2010).

1.2.1.2 Rôle des microclimats et des microhabitats

L'un des mécanismes utilisés par les espèces et notamment les ectothermes pour avoir une température corporelle favorable est la thermorégulation. En effet, elle assure la maintenance d'une température corporelle stable par rapport aux conditions thermiques variables du milieu. C'est un phénomène discontinu impliquant des changements dans la production, la perte et les échanges de chaleur avec l'environnement (Gates & Schmerl, 1980). La thermorégulation peut se décliner en deux types. Le premier est dit passif, il traduit une régulation de la température par des mécanismes externes tels que le choix du site, la structure du microhabitat, son orientation et son architecture. Tandis que la thermorégulation active fait référence aux comportements de l'espèce, par exemple lorsque les individus modifient la température du microhabitat par leurs activités physiques et/ou métaboliques (Jones & Oldroyd, 2006). Dans les deux cas, le but est d'obtenir une protection physique contre les perturbations environnementales ainsi qu'un microclimat permettant d'avoir une température relativement stable.

Certains microhabitats sont considérés comme des refuges thermiques permettant aux espèces d'éviter les conditions climatiques extrêmes (Shi *et al.*, 2016). Les microhabitats confèrent un microclimat pouvant différer du macroclimat en température mais aussi en humidité, vent et radiation solaire (Lill & Marquis, 2007). Le changement de température dans ces microhabitats peut suivre celui du macroclimat ou bien différer en augmentant ou diminuant la température (Scheffers *et al.*, 2014). Le choix du microhabitat est lié entre autres à la biologie thermique de l'espèce. L'espèce favorise les refuges lui permettant de rester dans des conditions physiologiques optimales (Scheffers *et al.*, 2014; Pincebourde & Casas, 2019). Il existe une grande diversité de microhabitats qui se différencient par leur taille, leur structure et leur substrat (Shi *et al.*, 2016). Cela peut être un couvert forestier (De Frenne *et al.*, 2019), un creux ou une cavité dans un arbre (Isaac *et al.*, 2008), un rocher (Beever *et al.*, 2017), mais aussi une structure construite par une espèce animale comme les ruches des abeilles (Stabentheiner *et al.*, 2010) et les monticules de terre des termites (Joseph *et al.*, 2016). Les fourmis, les chenilles, les araignées, les thrips sont capables de construire des microhabitats en utilisant le feuillage de leur hôte (Lill & Marquis, 2007).

L'effet de tampon thermique du microhabitat correspond à la différence entre la température de l'air et la température au sein du microhabitat (Shi *et al.*, 2016). Par exemple, le couvert forestier permettrait d'atténuer les hautes mais aussi les basses températures du macroclimat. Sous la canopée, la température maximale serait en moyenne 1,7 °C plus froide que celle du macroclimat. Tandis que la température minimale serait 1,1 °C plus chaude que celle hors couvert forestier (De Frenne *et al.*, 2019). Ainsi, les microhabitats seraient capables de diminuer les températures extrêmes de 1,6 à 10 °C (Isaac *et al.*, 2008; Shoo *et al.*, 2010).

Cependant, évaluer l'effet d'atténuation des variations climatiques par le microhabitat reste un défi du fait de la variabilité de leurs structures et des espèces qui les utilisent (Shi *et al.*, 2016). Il existe aussi des microhabitats qui vont être plus chauds que l'air ambiant du fait des radiations solaires (Pincebourde & Woods, 2020). C'est le cas de la surface des feuilles, des fleurs, des rochers mais aussi des galles des nématodes, des mines de la mineuse marbrée (*Phyllonorycter blancardella*) et du nid construit par des larves de bombyx laineux (*Eriogaster lanestris*).

L'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes et de la température journalière serait plus déterminante dans la réponse des espèces au changement climatique que l'augmentation de la température moyenne (Sheldon & Dillon, 2016; Montejo-Kovacevich *et al.*, 2020). La plupart des microclimats associés aux microhabitats permettraient aux espèces d'atténuer les effets du réchauffement global. En effet, une étude a mis en évidence au travers de trois scénarios biophysiques que même les microhabitats plus chauds que le climat local induisent un effet d'atténuation du réchauffement global (Pincebourde & Woods, 2020). Les microhabitats seraient plus frais de 34 à 89 % que les macrohabitats (Scheffers *et al.*, 2014). Comme précédemment indiqué, une remontée des espèces vers de plus hautes altitudes a été observée. Celle-ci peut être facilitée par la présence de microclimats. En effet, les montagnes sont plus fraîches que les plaines dont la température augmente et la végétation est modifiée du fait du changement climatique (Montejo-Kovacevich *et al.*, 2020). Le microclimat au niveau de la pente en exposition sud (adret) est plus chaud que la pente en exposition nord (ubac). Une différence de 2 °C dans les températures moyennes a été observée entre l'adret et l'ubac à Peïra-Cava (Alpes-Maritimes) (Douguédroit, 1965). La présence de plantes en coussin *Azorella monantha* et *Laretia acaulis* permet une abondance accrue de coléoptères tels que *Eriopis connexa* et *Hippodamia variegata* dans les Andes au centre du Chili à 3 200 m d'altitude (Molina-Montenegro *et al.*, 2006). Ces plantes agissent comme un refuge climatique car elles confèrent une plus grande disponibilité en eau et une variation de température moindre (Molina-Montenegro *et al.*, 2006).

La remontée vers le nord des espèces peut aussi être favorisée par les îlots de chaleur urbains. En effet, ces îlots augmentent le taux de développement, la survie en hiver, la fécondité ou le voltinisme des espèces (Frank & Just, 2020). Deux espèces sont emblématiques dans l'étude de l'effet des îlots urbains, il s'agit des galles *Melanaspis tenebricosa* et *Parthenolecanium quercifex*. Du fait de l'environnement urbain, ces deux galles ont développé des traits de vie caractéristiques des espèces invasives (Frank & Just, 2020). La différence de température de surface entre une zone urbaine et la zone rurale environnante peut-être de 5 à 9 °C (Diamond *et al.*, 2014). L'augmentation de température observée à Melbourne durant les cinq dernières décennies, a permis l'établissement de chauve-souris telle que *Pteropus poliocephalus* dans la ville (Parris & Hazell, 2005). Cependant, il a été démontré que l'effet combiné de ces îlots de chaleur et du réchauffement de la température globale peut être négatif pour certaines espèces. En effet, des extinctions locales de l'escargot *Arianta arbustorum* proche de Bâle en Suisse auraient été causées par une température excessive en ville du fait du réchauffement climatique (Baur & Baur, 1993).

Les microhabitats peuvent être impactés par le réchauffement climatique et de ce fait favoriser le déclin de certaines espèces. Dans le parc de Yellowstone aux Etats-Unis, la diminution des précipitations causée par le changement climatique a fortement impacté les populations de trois amphibiens (*Ambystoma tigrinum melanostictum*, *Pseudacris triseriata maculata* et *Rana luteiventris*), du fait de la disparition de leur microhabitat (les étangs)

(McMenamin *et al.*, 2008). *Boloria aquilonaris* est une espèce relique glacière typique des tourbières. Cette espèce utilise les buttes de sphaignes comme microhabitat (Turlure *et al.*, 2009). Ces buttes sont particulièrement sensibles au stress hydrique et aux changements de température. Ainsi, les événements de sécheresse de plus en plus fréquents auraient un effet délétère sur les sphaignes. Le réchauffement climatique devrait donc diminuer l'accessibilité aux microhabitats essentiels pour les larves du nacré de la canneberge entraînant de ce fait une diminution de la population (Turlure *et al.*, 2009). Ces extinctions locales vont impacter les interactions entre espèces mais aussi les espèces spécialistes (Cahill *et al.*, 2013). Ainsi, en République tchèque, le Moiré de la canche *Erebia epiphron* (papillon spécialiste) est descendu en altitude du fait d'un déclin régional de l'épinette probablement causé par le changement climatique (Kleckova *et al.*, 2014)

Cependant certaines espèces semblent pouvoir s'adapter. Le réchauffement climatique entraîne une augmentation de la température de surface du sol. Pour éviter la surchauffe et se refroidir, les organismes vivants dans le sol, tels que les fourmis, vont devoir creuser plus profondément afin de trouver un microclimat plus favorable. Une expérience en mésocosme a démontré que les fourmis (*Formica subsericea*) seraient capables de s'adapter et creuser plus profondément dans le sol (Duffy *et al.*, 2015). Dans les montagnes de l'ouest de l'Amérique du nord, le pika (*Ochotona princeps*) est un mammifère retrouvé principalement dans un environnement rocheux (Beever *et al.*, 2017). Cependant depuis quelques années, il a été observé dans des microhabitats différents tels qu'à proximité de lacs ou dans des forêts de conifères. Ces microhabitats non habituels permettraient d'atténuer les températures extrêmes de plus en plus fréquentes et d'apporter un microclimat encore plus frais que les roches et talus habituellement utilisés (Beever *et al.*, 2017).

Ainsi face au changement climatique, la survie des espèces peut être favorisée par la présence de microhabitats qui atténuent les températures extrêmes. Cependant, dans certains cas, le changement climatique entraîne la disparition de ces microhabitats et la température des microhabitats chauds peut-être exacerbée. Ceci provoque potentiellement des extinctions locales.

1.2.2 Effets du changement climatique sur la phénologie des espèces

La phénologie est la survenue d'événements clés et périodiques du cycle de vie d'une espèce. Pour comprendre l'effet du changement climatique sur la phénologie d'une espèce, il faut prendre en compte toutes les composantes de l'écosystème dans lequel elle vit (par exemple, la ressource, les prédateurs, les pathogènes etc.) et identifier l'impact du réchauffement sur chacune d'entre elles (Visser & Both, 2005). La phénologie varie dans le temps et dans l'espace en fonction des conditions abiotiques associées au milieu (Hodgson *et al.*, 2011). Ainsi un changement de phénologie à un site précis ne reflète pas forcément celui à un autre site ou à plus large échelle (Ibáñez *et al.*, 2010). La phénologie est fortement impactée par le climat car elle dépend de facteurs tels que la température, les précipitations, l'humidité ou la photopériode (qui correspond à la durée du jour et qui varie en fonction de la latitude et de la saison). Si la température globale est impactée par le réchauffement climatique, ce n'est pas le cas de la photopériode. Celle-ci est largement utilisée par les espèces comme indice de changement de saison et de période de croissance. Ainsi un décalage entre la température du jour et la photopériode peut entraîner des confusions chez certains organismes concernant leur

développement, reproduction et survie, on parle alors de maladaptation (Hodgson *et al.*, 2011; Walker *et al.*, 2019). La magnitude de la réponse phénologique au changement climatique peut aussi dépendre de facteurs biotiques tels que la taille du corps. En effet, les petits organismes semblent s'acclimater plus rapidement aux changements de conditions (Cohen *et al.*, 2018). Chez certaines espèces, la capacité de changer leur phénologie induit une réponse adaptative qui leur permet de s'acclimater aux nouvelles conditions induites par le dérèglement climatique. Cette réponse adaptative assurerait leur survie lors d'un changement sévère de leur environnement (Stefanescu *et al.*, 2003).

Les événements phénologiques seraient de plus en plus précoces du fait de l'augmentation de la température globale (Hughes, 2000; Roy & Sparks, 2000). Une corrélation a été mise en évidence entre la phénologie et la température, quel que soit l'année. Il semblerait que ce soit les événements ayant lieu au printemps qui soient le plus impactés (Stefanescu *et al.*, 2003). Ceci peut s'expliquer par une reprise d'activité ou de croissance plus précoce du fait de l'augmentation de la température. Cette augmentation peut aussi accélérer le développement des individus (Robinet & Roques, 2010; Quinn, 2017). Une méta analyse a mis en évidence une avancée moyenne par décennie de 5,1 jours pour toutes les espèces montrant un changement dans les événements printaniers (Root *et al.*, 2003). Il a été recensé des changements de phénologie aussi bien chez les végétaux, les oiseaux, les insectes, les amphibiens et les poissons (Parmesan & Yohe, 2003; Stefanescu *et al.*, 2003). Une avancée de la période de ponte de 8,8 jours en moyenne a été observée sur 20 espèces d'oiseaux présents aux Royaume-Uni entre 1971 et 1995, parmi les 65 étudiées (Crick *et al.*, 1997). Entre la période 1978-1982 et la période 1990-1994, un avancement de trois à cinq semaines de la reproduction d'amphibiens britanniques (*Rana esculenta* et *Bufo calamita*) a été démontré (Beebee, 1995). Concernant la phénologie des végétaux, une précocité des dates de débourrement, de floraison et de fructification a été mise en évidence (en moyenne 2.5 jours par décennie) (Menzel *et al.*, 2006). Chez les lépidoptères, une étude réalisée au Royaume-Uni montre un décalage, comparé aux deux derniers siècles, de la date moyenne et de la durée de la période de vol chez la plupart des papillons étudiés. Durant la période 1976-1998, l'Aurore (*Anthocharis cardamines*) et le Vulcain (*Vanessa atalanta*) ont avancé leur période de vol de 17,5 et 36,3 jours respectivement. Sur la même période, la durée de la période de vol s'est allongée de 39,8 jours chez le Vulcain et 23,5 jours chez la piéride du navet (*Pieris napi*) (Roy *et al.*, 2015).

Une période de vol plus précoce peut entraîner un changement de phénologie (avec potentiellement deux pics d'émergence) pouvant induire la production d'une génération supplémentaire (Altermatt, 2010). Il a été observé qu'une espèce univoltine telle que *Inachis io* peut réaliser une seconde génération dans les parties chaudes de son aire de distribution (Roy & Sparks, 2000). En Europe du nord, *Cydia pomonella* réalise une seconde génération par an seulement dans les régions les plus chaudes et lors d'années particulièrement chaudes. Avec l'augmentation de la température de surface, une seconde génération serait de plus en plus fréquente et répandue dans son aire de distribution (Stoeckli *et al.*, 2012). Chez la pyrale du buis, *Cydalima perspectalis*, des expériences en laboratoire ont permis de montrer un fort effet positif de la température sur le taux et la dynamique de levée de la diapause (ralentissement du métabolisme et arrêt obligatoire du développement qui intervient chez beaucoup d'espèces en hiver pour éviter la contrainte froide) (Poitou *et al.*, 2020). Par conséquent, un réchauffement de 2°C pourrait induire l'apparition d'une génération supplémentaire (Suppo *et al.*, 2020). Cependant, les espèces réalisant plusieurs générations par an comme la pyrale du buis, peuvent aussi être impactées négativement si elles choisissent d'effectuer une autre génération au lieu

de rentrer en diapause. En effet, dans ce cas, cette dernière génération peut ne pas finir son développement (Glazaczow *et al.*, 2016).

La direction du changement de la phénologie peut varier selon les taxa. Ainsi un retard peut être observé dans la ponte d'oiseaux marins de l'Antarctique (2,1 jours plus tard comparé aux années 50) (Barbraud & Weimerskirch, 2006) et dans l'émergence de libellules telles que *Orthetrum albistylum speciosum* ($24,4 \pm 28$ jours, écart-type moyen de ± 1) (Doi, 2008). Chez les insectes qui réalisent une diapause obligatoire, les étés plus longs et les hivers plus chauds retardent l'émergence des adultes du fait que l'accumulation de froid n'est pas suffisante pour la levée de la diapause (Ma *et al.*, 2021). Ceci peut être observé chez le papillon *Pieris napi* et des aphides *Drepanosiphum platanoidis* et *Periphyllus testudinaceus* (Lehmann *et al.*, 2017; Senior *et al.*, 2020). Une corrélation a été trouvée entre les températures hivernales et l'avancement de certains événements, par opposition aucune corrélation n'a été trouvée pour les retards de phénologie (Cohen *et al.*, 2018).

En plus de ces effets directs du changement climatique sur les espèces, des effets indirects sont aussi observés. Si nous nous plaçons non plus à l'échelle de l'espèce, mais à l'échelle du réseau trophique, alors les conséquences du réchauffement se cumulent. En effet, lorsqu'il y a un changement de phénologie d'un élément du réseau, alors les autres éléments le constituant sont impactés. Lorsque des espèces interagissant l'une avec l'autre changent leur phénologie avec une amplitude différente, alors on parle de désynchronisation (Renner & Zohner, 2018). Par exemple, l'augmentation de la température de l'océan a accéléré le développement du bivalve *Macoma balthica* qui, de ce fait, pond plus tôt et n'est plus synchronisé avec la prolifération du plancton photosensible dont il se nourrit (Durant *et al.*, 2007). L'un des exemples les plus connus de désynchronisation est sans doute celui de la chaîne trophique entre le chêne (*Quercus robur*), le papillon de nuit *Operophtera brumata* et la mésange charbonnière (*Parus major*) (Harrington *et al.*, 1999). La mésange se nourrit des larves de ce papillon de nuit qui sont présentes sur le chêne seulement durant une courte période du printemps. Les mésanges doivent donc pondre au bon moment afin que les juvéniles naissent lors du pic d'abondance des chenilles. Le pic d'abondance des chenilles est calé sur la date de débourrement des feuilles de chêne et leur développement dépend de la température. Avec le réchauffement, il a été observé une avancée de la date du pic d'abondance des chenilles ainsi que de la date de ponte des mésanges. Cependant l'avancée de cette dernière n'est pas suffisante et une désynchronisation de ces deux événements phénologiques a été observée aux Pays-Bas (Harrington *et al.*, 1999; Visser & Both, 2005). De plus, il y a aussi un décalage entre la date d'émergence des larves de *O. brumata* et le débourrement des feuilles pouvant aller jusqu'à trois semaines (van Asch *et al.*, 2007; Visser & Holleman, 2001). Ceci entraîne un taux de mortalité plus important et de ce fait, encore moins de ressource alimentaire pour les mésanges. Des désynchronisations entre la phénologie de l'arbre hôte (c'est-à-dire l'arbre qui héberge l'espèce) et celle de l'insecte herbivore ont aussi été démontrées chez la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana*) (Rozenberg *et al.*, 2020) et la processionnaire du chêne (*Thaumetopoea processionea*) (Visser & Both, 2005). Avec le changement climatique, les événements extrêmes seront plus fréquents. Des températures extrêmes au printemps vont favoriser ces désynchronisations entre insectes herbivores et leurs plantes hôtes (Ma *et al.*, 2021).

Parfois les changements phénologiques n'entraînent pas de désynchronisation. La synchronisation entre l'éclosion des œufs de gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) et le pic de ressource alimentaire a été maintenue du fait de l'avancée de la date de ponte de l'oiseau (Visser

et al., 2015). Chez le papillon *Anthocharis cardamines*, la date d'apparition est directement reliée aux températures du mois de mars, tout comme la date de floraison de l'alliaire officinale (*Alliaria petiolata*) (Visser & Both, 2005).

En conclusion, le cycle de vie de nombreuses espèces a été modifié en réponse au changement climatique. Ces modifications peuvent permettre aux espèces de s'adapter aux nouvelles conditions de leur milieu ou entraîner une maladaptation et une désynchronisation avec leur ressource alimentaire.

1.2.3 Effets du changement climatique sur le niveau des populations d'insectes forestiers

Dans ce paragraphe, nous nous intéressons à l'effet du changement climatique sur les pullulations d'insectes notamment forestiers. Il est difficile de déterminer comment un insecte va réagir au stress thermique et hydrique causé par le changement climatique qui affectent son arbre hôte (DeLucia *et al.*, 2008). Des températures élevées et la sécheresse peuvent coïncider avec des pullulations d'insectes qui entraînent une mortalité plus importante des arbres dans certaines régions. Les pullulations d'insectes sont souvent liées à la sécheresse mais d'autres facteurs entrent aussi en jeu, en effet la température a une influence directe sur le taux de développement, la reproduction et la survie des insectes notamment pendant la saison hivernale (Mattson & Haack, 1987; Ayres & Lombardero, 2000; Anderegg *et al.*, 2015). Le scolyte *Dendroctonus ponderosae* serait ainsi passé d'un statut de ravageur avec des pullulations ponctuelles à espèce envahissante de par l'effet positif du réchauffement climatique sur la survie, la distribution et le voltinisme de l'espèce (Frank & Just, 2020a). De même pour le scolyte natif du sud des Etats-Unis dont la distribution s'est étendue du fait de la hausse des températures hivernales (Frank & Just, 2020a).

Un effet différentiel des épisodes de sécheresse sur les différentes guildes d'insectes a été observé (Gely *et al.*, 2020). La magnitude et la direction de la réponse des herbivores à la sécheresse vont dépendre de la sévérité du stress hydrique. Il semblerait que les scolytes et les xylophages tirent un bénéfice de forte sécheresse, ainsi que les insectes suceurs et les mineuses lors de sécheresse modérée (par intermittence) (Rouault *et al.*, 2006; Gely *et al.*, 2020). Pour les autres guildes telles que les mineuses, les mangeurs de feuilles et les inducteurs de galles, l'effet est plutôt négatif (Gely *et al.*, 2020). Il a été observé une augmentation des populations des défoliateurs *Operophtera brumata* (la phalène brumeuse) et *Tortrix viridana* (la tordeuse verte du chêne) durant l'année 2003 suite à la canicule estivale observée en Europe. Cependant cette sécheresse ne semble pas avoir impacté les populations de *Lymantria dispar* (le bombyx disparate) (Rouault *et al.*, 2006). Chez le moustique *Aedes aegypti*, une vague de chaleur provoque une diminution de la survie des larves et par effet compensatoire une augmentation de la fécondité entraînant une pullulation (Filazzola *et al.*, 2021).

La sécheresse peut aussi avoir un effet délétère sur les insectes (Easterling, 2000) car elle peut affecter la qualité de la ressource. Le manque d'eau peut affecter la production de carbohydrate chez l'arbre hôte et donc la provision de sucres pour l'herbivore. De plus, une quantité limitée d'eau et une limitation de l'hydrolyse des protéines entraînent une concentration plus élevée d'azote dans les feuilles. L'azote étant souvent un facteur limitant pour de nombreux insectes, l'augmentation de celui-ci en période de sécheresse peut provoquer une augmentation de la croissance des insectes phytophages. Cependant, une diminution de la

quantité d'eau peut aussi durcir le feuillage et donc limiter la prise alimentaire des herbivores tels que les lépidoptères ou hyménoptères, chez lesquels les jeunes stades sont très sensibles à la qualité de la ressource (Rouault *et al.*, 2006; Jactel *et al.*, 2012; Rocha *et al.*, 2019).

1.2.4 Interrelation entre phénologie et distribution

Plusieurs études mettent en évidence un lien étroit entre la phénologie et la distribution des espèces (Chuine & Beaubien, 2001; Chuine, 2010; Chapman *et al.*, 2014; Hereford *et al.*, 2017). La phénologie détermine dans le temps l'occurrence des différents stades de vie qui assure leur survie en évitant les contraintes climatiques et en les exposant à des conditions favorables (Yurk & Powell, 2010). La distribution d'une espèce va dépendre de la possibilité d'exposer les différents stades de vie à des conditions favorables et d'éviter celles qui sont défavorables (Chuine, 2010). Ainsi, la distribution d'une espèce dépend de sa phénologie. Au sein de la distribution d'une espèce, la phénologie peut varier du fait des variations climatiques dans l'espace. La variabilité de la phénologie peut être due à (1) une réponse plastique à certains facteurs abiotiques telles que la température et la photopériode, et/ou à (2) une différenciation génétique (Chuine, 2010).

Par exemple, un lien entre la phénologie de l'ambrosie commune (*Ambrosia artemisiifolia*) et sa distribution dans son aire native et invasive a été mis en évidence (Chapman *et al.*, 2014). Des données de phénologie (survie et succès reproducteur en fonction de la variation climatique saisonnière) peuvent être utilisées pour déterminer la distribution d'espèces d'arbres (Chuine & Beaubien, 2001). En effet, une espèce peut être présente dans une zone seulement si les individus peuvent survivre et se reproduire dans celle-ci. Ainsi, les chercheurs ont utilisé ces deux critères pour simuler la distribution des espèces (Chuine & Beaubien, 2001). A l'inverse, des données de distribution peuvent être utilisées pour prédire la phénologie d'espèces de papillon univoltines (Bishop *et al.*, 2013). Le nombre total d'enregistrements de distribution dans le temps et sur toute la Grande Bretagne ont servi d'indicateur de l'abondance des papillons. La période moyenne et la date moyenne de vol ont ensuite été calculées à partir de la relation entre l'abondance et le temps (Bishop *et al.*, 2013).

Pour prédire la réponse des espèces au changement climatique, nous devons comprendre comment les espèces vont réagir aux changements des conditions environnementales dans le temps et dans l'espace via l'étude conjointe de leur phénologie et de leur distribution.

2. Modélisation de la phénologie des insectes

C'est au 20^{ième} siècle que le domaine de la modélisation en écologie s'est développé, du fait de l'avancée technologique. Le recours à cet outil a ensuite augmenté avec la préoccupation grandissante au sujet du changement climatique et de ses effets sur les espèces (Chuine *et al.*, 2003) et du besoin de quantification et de prédiction. Dans la suite, nous abordons les questions : qu'est-ce qu'un modèle et comment peut-on utiliser la modélisation pour décrire le lien entre la température et le développement d'un insecte et donc prédire sa phénologie ?

2.1 Qu'est-ce qu'un modèle ?

Un modèle est une représentation plus ou moins simplifiée d'un phénomène et à laquelle nous donnons un sens (Evans, 2012). La construction d'un modèle passe par plusieurs étapes (Sauvant, 2005). La première consiste à définir les objectifs, le système étudié et les hypothèses (Sauvant, 2005). La seconde est la mise en équation qui permettra de créer le modèle mathématique puis informatique et pour finir l'estimation des paramètres du modèle (EPA, 2009). Afin d'évaluer le comportement du modèle, des analyses de sensibilité et d'incertitude pourront être effectuées suivies d'une validation du modèle (comparaison avec des données empiriques). La dernière étape est la mise en application du modèle et l'obtention des simulations (Sauvant, 2005). Les modèles constituent d'importants outils pour prédire des événements futurs (Wagner *et al.*, 1991; Gertsev & Gertseva, 2004).

2.1.1 Différents types de modèle

Il existe plusieurs types de modèles. Lorsque le temps est considéré, le modèle est dit dynamique sinon il sera statique (Sauvant, 2005). Il est possible de catégoriser les modèles suivant leur représentation temporelle de la dynamique du système. Ainsi, les modèles dits continus vont représenter des changements continus d'un système au cours du temps. Tandis que dans des modèles dits discrets, des données récupérées à intervalle régulier vont être utilisées (Gertsev & Gertseva, 2004). En modélisation et particulièrement en écologie, il existe un compromis entre le degré de réalisme et la précision du modèle. Un modèle réaliste prendra en compte le caractère aléatoire dans la valeur de certains paramètres, on parlera alors de modèle stochastique. Cette stochasticité va diminuer la précision du modèle (Evans, 2012), et nécessite dans tous les cas de faire plusieurs répliques pour avoir un résultat représentatif. Si les paramètres sont fixés, le modèle est dit déterministe (MacCallum, 2000; Sauvant, 2005). Il existe aussi un compromis entre le degré de réalisme du modèle et son degré de généralisme. Un modèle réaliste prendra en compte les spécificités du système concerné, ce qui diminue la généralité des prédictions (Evans, 2012). Le nombre de paramètres est déterminant pour un modèle. Un modèle avec trop peu de paramètres sera considéré comme simpliste alors qu'avec un nombre important de paramètres le modèle peut s'avérer trop complexe à étudier et ne pas donner de bonnes prédictions (MacCallum, 2000; Quinn, 2017). Il est donc important de trouver un juste milieu entre généralité et réalisme.

2.1.2 Estimation des paramètres du modèle

Les paramètres sont les termes du modèle qui doivent être estimés. Pour estimer les paramètres d'un modèle plusieurs méthodes existent. La plus simple est de fixer tous les paramètres sauf un, puis de faire varier sa valeur afin de trouver celle qui minimise la somme des carrés des différences entre les valeurs observées et estimées. La meilleure valeur pour chacun des paramètres est ainsi évaluée. Cette méthode, appelée méthode des moindres carrés (*Ordinary Least Square method*), s'utilise pour les modèles linéaires. L'équivalent existe pour les modèles non-linéaires (*Non-linear Least Square method*). Le modèle est alors approximé par un modèle linéaire et les paramètres sont estimés de manière itérative. L'un des inconvénients de la méthode des moindres carrés est qu'il existe un grand nombre de valeurs possibles pour chaque paramètre. De plus, les valeurs des paramètres sont testées de manière

indépendante alors que ceux-ci peuvent être liés. Enfin, la fonction des moindres carrés peut avoir plusieurs optimum locaux et il est souvent impossible de trouver l'optimum global sans une approche plus systématique (Chuine *et al.*, 2003). La méthode la plus efficace est d'estimer tous les paramètres simultanément en utilisant des algorithmes d'optimisation comme les méthodes de Newton ou bien Downhill Simplex (Chuine *et al.*, 2003). La seconde méthode la plus utilisée est celle du maximum de vraisemblance (*Maximum Likelihood Estimator*). Le but de cette méthode est de trouver les valeurs de paramètres qui maximisent la fonction de vraisemblance.

2.1.3 Validation d'un modèle et incertitudes

La validation d'un modèle consiste à déterminer le niveau de confiance à accorder aux prédictions du modèle. Cela permet de savoir s'il peut notamment être utilisé dans une aide à la décision. Durant cette étape, les sorties sont comparées aux données empiriques (EPA, 2009). Pour évaluer la performance d'un modèle, plusieurs critères peuvent être utilisés, comme par exemple l'erreur quadratique moyenne (la RMSE, *Root Mean Square Error*), l'erreur moyenne absolue (MAE, *Mean Absolute Error*), le coefficient de corrélation, la déviance statistique (RMSD, *Root Mean Square Deviation*) ainsi que des critères informatifs tels que Akaike et Bayes-Scharz. L'idée est de mesurer l'écart entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs mesurées ou observées qui n'ont pas été utilisées dans la construction du modèle (Chuine *et al.*, 2003; Damos & Savopoulou-Soultani, 2012). Le nuage de points représentant les données observées en fonction des données prédites par le modèle (ou inversement) est l'une des méthodes les plus utilisées pour évaluer les prédictions du modèle (Monte *et al.*, 1996; Piñeiro *et al.*, 2008). A partir de cette régression, le coefficient de détermination et la pente peuvent être utilisés pour juger la performance globale du modèle.

Dans la construction du modèle, il y a un certain niveau d'incertitude dans l'estimation des paramètres du système ou bien dans le choix des équations qui décrivent le système (Sáez & Rittmann, 1992; Monte *et al.*, 1996; Cariboni *et al.*, 2007; EPA, 2009). L'origine de ces incertitudes est principalement due au manque de données scientifiques ou de connaissance concernant les facteurs qui contrôlent le comportement du système modélisé (EPA, 2009). L'incertitude liée à la structure du modèle et à l'estimation des paramètres peut se réduire en augmentant la quantité de données (Cariboni *et al.*, 2007). L'analyse de sensibilité permet de déterminer quel paramètre a le plus d'influence sur la ou les variable(s) de sortie. Elle permet d'identifier quels paramètres (c'est-à-dire les plus sensibles) ont besoin d'être mieux ajustés pour permettre de diminuer l'incertitude des sorties du modèle et au contraire quels paramètres (c'est-à-dire les moins sensibles) n'ont qu'un effet négligeable et leur estimation n'a pas besoin d'être aussi précise que les autres (Hamby, 1994; Cariboni *et al.*, 2007). L'analyse d'incertitude permet de déterminer le niveau de confiance à accorder à la sortie du modèle d'après l'incertitude que nous avons sur les paramètres.

Il existe plusieurs analyses de sensibilité qui ne sont pas toutes applicables selon le système considéré. L'incertitude d'un modèle peut provenir de plusieurs sources dont l'incertitude ne peut être quantifiée. La méthode de criblage permet d'explorer la variation des sorties du modèles en faisant varier un grand nombre des paramètres. Ils sont discrétisés (transformés en variables non continues) ainsi cette méthode est dite discrète ou qualitative (Iooss, 2011). Les deux principales méthodes utilisées pour distinguer le rôle de chaque facteur

dans la variance des sorties sont FAST (*Fourier Amplitude Sensitivity Test*) et la méthode de Sobol. Ces deux méthodes considèrent l'effet des facteurs individuellement et l'effet de leurs interactions (Cariboni *et al.*, 2007).

2.2 Comment décrire le lien entre la température et le développement d'un insecte ?

L'écologie, l'évolution et la physiologie des arthropodes et notamment des insectes, sont étroitement liées à la température de leur milieu et à la variation de celle-ci. En effet, la survie, la dynamique de la population, la distribution de l'espèce, le développement et les réactions biochimiques et physiologiques sont influencés par la température (Hazell *et al.*, 2008; Tamburini *et al.*, 2013; Sinclair *et al.*, 2016; Mujica *et al.*, 2017; Quinn, 2017). La capacité des insectes à se développer sous différentes températures constitue une adaptation et/ou une plasticité qui leur permet de survivre sous différents climats. La compréhension de cette capacité et des paramètres thermiques auxquels l'espèce répond est donc importante pour prédire les pullulations et les invasions d'insectes ainsi que leur réponse face aux changements climatiques (Yurk & Powell, 2010; Damos & Savopoulou-Soultani, 2012; Khelifa *et al.*, 2019).

2.2.1 Relation entre développement et température

Il est important de distinguer le développement de la croissance. Le développement fait référence à une différenciation cellulaire se manifestant par des stades de vie distincts. Le taux de développement est défini comme l'inverse du temps de développement (Wagner *et al.*, 1984). La croissance désigne l'augmentation de la biomasse résultant du développement.

La théorie de la constante thermique a été développée dans le milieu de la botanique puis a été appliquée dans d'autres domaines (Rebaudo & Rabhi, 2018). Tous les poïkilothermes possèderaient une constante thermique spécifique à l'espèce qui correspond à l'unité de temps qui doit être accumulée pour terminer un événement de développement particulier. Cette accumulation se ferait seulement au-dessus d'un seuil thermique minimal et en-dessous d'un seuil thermique maximal. Cette constante thermique permet d'avoir une mesure du temps physiologique nécessaire pour terminer le développement et elle se mesure en degrés-jours (DD) (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012). C'est Réaumur, en 1700, qui suggère que la différence temporelle et spatiale de la phénologie peut être expliquée par les différences de températures journalières à partir d'une date arbitraire jusqu'à la date de fin de l'événement phénologique considéré (Chuine *et al.*, 2003).

La courbe de performance thermique (TPC, *Thermal Performance Curve*) est basée sur cette théorie de la constante thermique (Rebaudo & Rabhi, 2018). Cette courbe représente la réponse d'un taux physiologique à un changement de température (Chown *et al.*, 2010). Cela peut, par exemple, se traduire par un taux de développement en fonction de la température (**Figure 2**). Cette courbe constitue un outil permettant de comprendre la plasticité de la physiologie thermique des organismes (Khelifa *et al.*, 2019). Chez les ectothermes, la courbe de performance thermique est non linéaire (Colinet *et al.*, 2015). La non linéarité de cette relation complique l'analyse mais permet de prédire l'occurrence des stades de vie en laboratoire et dans un milieu naturel même si les températures sont fluctuantes (Taylor, 1981). Le taux de développement des ectothermes va être borné par deux seuils thermiques : la

température critique minimale (CT_{min}) et la température critique maximale (CT_{max}). Ces seuils déterminent la gamme de tolérance (ou de températures opératives), c'est-à-dire entre lesquels le développement est possible (Paaajmans *et al.*, 2013) (**Figure 2**). Il est important de noter que les seuils thermiques ne correspondent pas aux seuils létaux (température minimale et maximale qui provoque la mort de l'individu), d'autant plus si l'exposition à ces températures est de courte durée (Sinclair *et al.*, 2016). Chez les insectes, le seuil thermique létaux haut est moins plastique que le seuil thermique létaux bas. Concernant les seuils de températures critiques (maximale et minimale), la différence de variation est moins importante et non significative (Hoffmann *et al.*, 2013). La température critique minimale se trouve généralement entre 0 et 15°C, tandis que le seuil thermique maximal est souvent compris entre 25 et 42°C (Willmer, 1982; Lamb, 1992; Branco *et al.*, 2019). La TPC va être bornée par ces deux seuils thermiques (**Figure 2**). Au niveau du CT_{min} , le développement est à zéro. Ensuite celui-ci va augmenter de façon linéaire avec la température jusqu'à un maximum atteint à la température optimale (T_{opt}) puis il va diminuer rapidement jusqu'au CT_{max} . En prolongeant la partie quasi linéaire du développement (entre le CT_{min} et la T_{opt}) la droite croise l'axe des abscisses à une température que l'on nomme la température de base (T_{base}) (**Figure 2**) (Wagner *et al.*, 1991; Colinet *et al.*, 2015; Rebaudo & Rabhi, 2018). La courbe de performance thermique n'est donc pas symétrique puisque le développement diminue de façon drastique lorsque T_{opt} est dépassée. Ainsi la T_{opt} va être plus proche du CT_{max} que du CT_{min} .

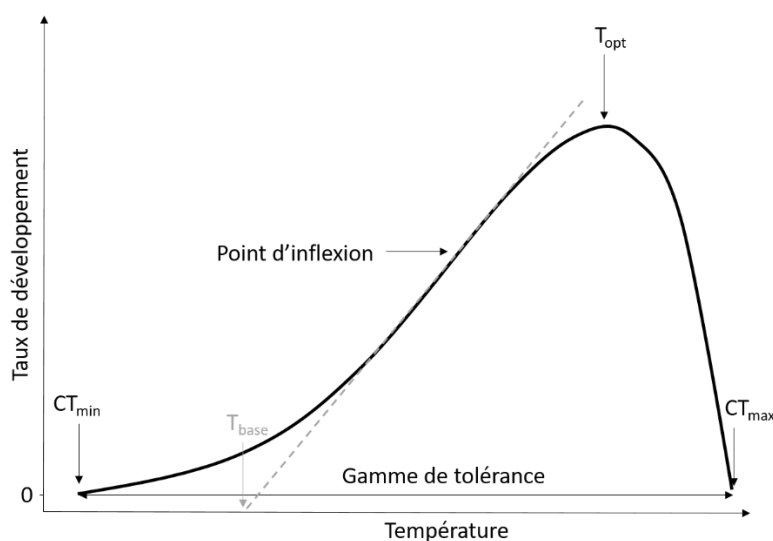


Figure 2 : Courbe de performance thermique

Entre la température critique minimale (CT_{min}) et maximale (CT_{max}) se trouve la gamme de tolérance. A la température optimale (T_{opt}) le taux de développement maximal est atteint. Pour la partie linéaire de la courbe un seuil est déterminé, la température de base (T_{base}).

L'inégalité de Jensen est une propriété mathématique des fonctions non linéaires. Elle se traduit par le fait que la performance moyenne sous des températures fluctuantes n'est pas égale à la performance à la température moyenne correspondante (Khelifa *et al.*, 2019). Suivant cette inégalité, lorsque la performance moyenne est supérieure à la performance à la température moyenne alors la performance se trouve dans la phase d'accélération. Sur la TPC, on se trouve alors entre le CT_{min} et le point d'inflexion à partir duquel le développement diminue (**Figure 2**). Inversement, la performance se trouve dans la phase de décélération lorsque la

performance moyenne est inférieure à la performance à la température moyenne (du point d'inflexion au CT_{max} , **Figure 2**). Ceci suggère que l'impact d'une fluctuation de température sur le taux de développement aura tendance à être positif à des températures en deçà de la température optimale et négatif à des températures au-delà de T_{opt} (Sinclair *et al.*, 2016; Koussoroplis *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2021). L'une des conséquences possible de l'inégalité de Jensen sur les ectothermes influencés par le réchauffement climatique est que la variabilité de la température va avoir un effet important sur la réponse des espèces à leur environnement changeant quelque soient les changements de la température moyenne (Sinclair *et al.*, 2016). Les variations spatiales et temporelles des TPC permettent de comprendre comment des variations physiologiques peuvent influencer la réponse de l'espèce au changement climatique (Chown *et al.*, 2010).

L'hypothèse d'évitement du risque permet aux ectothermes le maintien d'une marge thermique de survie ample car ces espèces évitent d'atteindre une température du corps proche du CT_{max} . Un effet de la latitude sur la TPC des ectothermes terrestres a été observé et il semblerait qu'à plus haute latitude leur gamme de tolérance soit plus étendue et leur CT_{min} plus faible que chez les ectothermes tropicaux (Honek, 1996; Hoffmann *et al.*, 2013). En effet, les espèces tropicales sont confrontées à une température annuelle moyenne plus proche de leur T_{opt} (Deutsch *et al.*, 2008; Kingsolver *et al.*, 2013). Ainsi avec l'augmentation de la température moyenne de la surface de la Terre, la température optimale des ectothermes tropicaux risque d'être dépassée, de ce fait leur taux de développement et leur fitness seraient diminués. Inversement pour les espèces de plus hautes latitudes qui ont une gamme de tolérance plus importante, la température moyenne de surface devrait s'approcher de leur T_{opt} ce qui aurait pour conséquence une augmentation de leur taux de développement et de leur fitness (Deutsch *et al.*, 2008). Cependant, il a été démontré que quel que soit la latitude et le taxon, la capacité d'augmenter l'utilisation de microhabitat peut-être limité (même s'il y en a de disponible) et entraîner des extinctions locales (Sunday *et al.*, 2014). Chez les lézards mexicains (genre *Sceloporus*), l'augmentation de la température globale augmente la probabilité que le CT_{max} de l'espèce soit dépassé. Pour limiter le risque de surchauffe, les individus utilisent des microhabitats conférant un microclimat plus frais. Cependant, cela a un coût métabolique notamment sur la croissance et la reproduction (Sinervo *et al.*, 2010).

En plus de l'effet de la latitude, la forme de la TPC peut être différente suivant le contexte phénotypique et écologique, c'est-à-dire suivant l'habitat, l'alimentation, le stade de développement et les relations biotiques (Wagner *et al.*, 1991; Bernhardt *et al.*, 2018). En effet, la courbe de performance varie souvent chez une espèce à l'intérieur de son aire de répartition et à une échelle locale (Sinclair *et al.*, 2016). Chez les hémiptères *Fiorina externa* et *Adelges tsugae*, en marge nord de leur aire de distribution nord-américaine, les populations sont plus tolérantes à des températures inférieures à 0 °C en comparaison aux populations en marge sud de l'aire de distribution (Sinclair *et al.*, 2012). De plus, la durée d'exposition à une température donnée peut aussi influencer la TPC. Par exemple, chez *Drosophila melanogaster*, une exposition à 36°C pendant une demi-heure déclenche une cascade moléculaire de protection tandis que quelques heures à 29°C conduit à la stérilisation des mouches. Chez les insectes, le fait d'être exposé plusieurs fois à une température délétère semble avoir un effet plus important que le temps d'exposition à des températures extrêmes ou leur intensité (Sinclair *et al.*, 2016; Khelifa *et al.*, 2019). Concernant la dépendance du développement au stade de vie considéré, on distingue deux types de variation. La variation dite persistante intervient entre des individus à un même stade de développement. Elle peut être due à une différence génétique entre les

individus ou à un effet maternel. La variation aléatoire intègre des fluctuations environnementales au cours d'un stade comme les variations de température. La variation persistante peut être due à des différences génétiques entre individus, un effet persistant de l'environnement, comme par exemple la qualité de la ressource, ou bien à un effet maternel (Yurk & Powell, 2010). Chez *Drosophila simulans*, un fort effet maternel concernant la résistance à la chaleur a été mis en évidence (Hoffmann *et al.*, 2013). La variation aléatoire, quant à elle, va intégrer des facteurs qui varient au cours du stade de développement considéré, comme les fluctuations de la température et les variations du microclimat (Yurk & Powell, 2010).

Dans la littérature, il existe deux types d'expérimentations pour comprendre l'effet de la température sur le développement des espèces. La première consiste à exposer les individus à des températures constantes tandis que dans la seconde ils sont exposés à des températures fluctuantes (Colinet *et al.*, 2015). L'effet des températures fluctuantes va être asymétrique, un effet limité est observé lorsque les températures diminuent et inversement en températures croissantes. L'effet des températures fluctuantes sur le temps de développement dépend aussi de l'amplitude de variation (Paaijmans *et al.*, 2013; Colinet *et al.*, 2015). Par exemple, chez le moustique *Aedes aegypti*, la nymphose est de 4 jours plus courte sous un régime avec une large variation journalière (amplitude de 18.6°C) que sous un régime avec une variation plus faible (7.6°C) (Carrington *et al.*, 2013). Les expérimentations ne prenant pas en compte des fluctuations de température sont considérées comme des artefacts de laboratoires puisqu'en conditions naturelles les espèces sont soumises à un rythme circadien de variation de la température (Economos & Lints, 1986; Taylor & Shields, 1990; Bergant & Trdan, 2006). Ce problème est connu sous le nom de l'erreur des moyennes. L'amplitude thermique dans une journée va fluctuer suivant la saison, l'habitat et le microhabitat, elle peut être supérieure à 30°C (Colinet *et al.*, 2015). De plus, elle est liée aux différentes échelles temporelles (variation suivant le jour, l'année, la décennie...). De ce fait, les espèces d'insectes vont subir des fluctuations de températures à tous les stades de leur vie et vont devoir ajuster leur physiologie pour y répondre.

2.2.2 Différents types de modèle phénologique

Nous définissons un modèle phénologique comme une représentation simplifiée de l'évolution des différents stades de vie d'une espèce au cours du temps. Sa mise en équation permet de prédire l'occurrence de chaque stade en fonction de facteurs environnementaux.

Le premier modèle concernant le lien entre la vitesse de développement d'un insecte et la température a été développé par Bonnet en 1779 sur *Aphis evonymi* (Bonnet, 1779; Damos & Savopoulou-Soultani, 2012). Les approches pour modéliser la relation entre le développement et la température vont différer en fonction de la variable aléatoire choisie (le temps ou le taux de développement), la forme de la distribution de fréquence (la fonction de densité probabiliste ou cumulative), le type de fonction choisi pour décrire la distribution (polynomial, non-linéaire, quadratique...) et l'application de cette fonction au modèle (Wagner *et al.*, 1984).

Il existe deux grands types de modèles qui décrivent le lien entre la température et le développement : les modèles linéaires qui sont les plus anciens et les plus largement utilisés, et les modèles non linéaires qui sont plus complexes (Wagner *et al.*, 1991; Mirhosseini *et al.*,

2017). Les modèles linéaires degrés-jours (DD) simulent des processus développementaux qui sont dépendant de la température dans le but d'estimer le moment exact ou la période durant laquelle un processus écologique donné intervient. Ils peuvent par exemple prédire l'émergence d'un ravageur ou l'établissement d'une espèce dans une région climatique donnée (Moore & Remais, 2014). Les modèles DD ont été développés initialement pour le domaine de l'agriculture et sont utilisés depuis 1730. Ils ont ensuite été utilisés dans d'autres domaines, notamment pour prédire l'effet du changement climatique sur la distribution de population d'organismes à fort impact sanitaire tels que les moustiques vecteurs de la malaria et les tiques vectrices de la maladie de Lyme. Les deux modèles linéaires principalement utilisés sont : le modèle linéaire traditionnel (modèle DD) et le modèle linéaire d'Ikemoto (Mirhosseini *et al.*, 2017). Ils considèrent que le développement dépend de l'accumulation de chaleur au-dessus d'un seuil minimal de température nécessaire pour le passage d'un stade de vie à l'autre. Ces deux modèles diffèrent de par les équations utilisées pour calculer le seuil thermique minimal et les DD. Le développement est généralement calculé sur une base journalière (Maiorano *et al.*, 2012). Les modèles linéaires type DD sont largement répandus car ils sont faciles à développer et à utiliser, cependant la plupart du temps la validation de ces modèles n'est pas bonne (Taylor & Shields, 1990; Bernhardt *et al.*, 2018). Comme nous avons pu le voir précédemment, une grande majorité des organismes ont une relation non linéaire entre leur développement et la température. Considérer la relation entre le développement d'un organisme et la température de son milieu comme linéaire conduit à une sous-estimation du taux de développement aux basses températures et à une surestimation de celui-ci aux hautes températures (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012; Moallem *et al.*, 2017). Ceci amène à s'interroger sur la pertinence de l'utilisation de ces modèles pour explorer l'effet du changement climatique car les températures testées seront plus chaudes et conduiront potentiellement à des surestimations.

La température optimale de développement ne peut être prise en compte qu'en utilisant des modèles non-linéaires puisque, les modèles linéaires n'associent pas de température au maximum de développement (Wermelinger & Seifert, 1998; Moore & Remais, 2014). De nombreux modèles non-linéaires ont dans leur équation ce seuil thermique optimal qui peut être estimé via une régression non-linéaire. Les équations cubiques et quadratiques sont fréquemment utilisées. Cependant ces équations sous-estiment le taux de développement à la température optimale et le taux de développement maximal prédit est obtenu pour une température en dessous de la température optimale observée. Les équations logistiques, de leur côté, vont avoir tendance à donner une forme asymptotique à la courbe lorsque la température optimale est dépassée et donnent donc de mauvais résultats pour les températures élevées (Wagner *et al.*, 1991).

Il n'existe pas une fonction définie comme étant la meilleure. Généralement, les auteurs prennent en compte des fonctions qui ont déjà été utilisées sur leur espèce ou sur une espèce proche. Il a été démontré que des espèces proches phylogénétiquement possédaient des seuils thermiques similaires (Jarošík *et al.*, 2011). Si ce n'est pas possible, ils choisissent alors la fonction qui s'adapte le plus à leurs données (c'est-à-dire qui diminue au maximum l'écart entre les prédictions et les observations). Dans la méta-analyse de Brady K. Quinn publiée en 2017, l'auteur a analysé les fonctions de développement et les résultats obtenus de 81 études réalisées sur 96 espèces d'arthropodes différentes (Quinn, 2017). Ainsi, il a mis en évidence que souvent ce n'était pas la meilleure fonction qui était utilisée et qu'il fallait donner de l'importance au choix de celle-ci. En effet, si la meilleure fonction n'est pas utilisée, les inférences et les

prédictions peuvent être vraiment différentes. Moore et Remais en 2014 ont comparé les prédictions obtenues, à l'aide de modèles linéaires et non linéaires, sur la date d'émergence de *Nephus bisignatus* répandu en Europe et trouvé sous différents climats (Moore & Remais, 2014). Ils ont observé une différence d'une semaine dans les prédictions. Cette différence peut paraître sans conséquence, cependant, lorsque le développement est rapide et que l'organisme passe d'un stade à l'autre en seulement quelques jours, cela peut avoir un impact important, notamment s'il s'agit d'un ravageur dont les moyens de lutte sont stades dépendants. Il est donc important de tester plusieurs modèles, de comparer les prédictions et d'utiliser celui dont les prédictions se rapprochent le plus des observations.

3. La processionnaire du pin, un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique

La processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller 1755), est un lépidoptère de la famille des Notodontidae qui regroupe 3 800 espèces dans le monde, présentes sur tous les continents (Battisti *et al.*, 2017). Le genre *Thaumetopoea* se rencontre dans le Paléarctique occidentale et Afrotropicale. Il y serait représenté par une quinzaine d'espèces dont *T. pityocampa*, *T. pinivora*, *T. processionea*, *T. solitaria* et *T. herculeana* présentes en Europe (Roques, 2015; Basso *et al.*, 2017). Les espèces du paléarctique présentes sur conifères (sempervirents) peuvent être séparées en deux groupes, les processionnaires d'été et les processionnaires d'hiver selon que leur développement larvaire ait principalement lieu en printemps/été ou en automne/hiver (Simonato *et al.*, 2013; Basso *et al.*, 2016, 2017). Ce dernier groupe est circumméditerranéen et est représenté par deux espèces très proches, *T. wilkinsoni* au Proche-orient, et *T. pityocampa* en Afrique du Nord et en Europe principalement méridionale.

Comme nous allons l'expliquer plus loin, l'aire de distribution de la processionnaire du pin progresse vers le Nord. Cette espèce a été citée dans le rapport du GIEC de 2007 comme l'un des organismes pour lequel il existe un lien de cause à effet avéré entre le changement climatique et l'évolution de son aire de répartition (Rosenzweig *et al.*, 2007). Le front nord de sa distribution est même considéré depuis plusieurs années comme un bio indicateur du changement climatique en France par l'ONERC (Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique ; <https://www.ecologie.gouv.fr/impacts-du-changement-climatique-eau-et-biodiversite> accédé le 05/10/2021). En raison des effets connus du changement climatique sur l'aire de distribution de la processionnaire du pin, et de l'interrelation existant entre distribution et phénologie des espèces, il s'avère désormais important d'étudier l'effet du changement climatique sur la phénologie de l'espèce. Dans ce paragraphe nous allons donc présenter les caractéristiques biologiques de la processionnaire du pin, rappeler sa distribution et l'effet du changement climatique sur celle-ci, puis présenter sa phénologie et ses variations, ses impacts écologiques et sanitaires, et pour finir les moyens de lutte disponibles.

3.1 Caractéristiques biologiques et écologiques

3.1.1 Cycle de développement

Nous considérons que le cycle de vie de l'espèce est divisé en quatre stades principaux : le stade des adultes, des œufs, des larves et des chrysalides. En France, l'émergence des papillons a lieu généralement de fin juin à début septembre au crépuscule (**Figure 3 & 4**). Les mâles sont les premiers à sortir de leur cocon à l'aide de leur crête sclérifiée qui se trouve au niveau de leur tête. Trente minutes plus tard, les femelles émergent en un nombre équivalent à celui des mâles (Martin, 2005). L'humidité impacterait l'émergence des papillons. Celle-ci serait plus importante lorsqu'elle n'a pas lieu durant une période de sécheresse. Une fois sortis de terre, les papillons cherchent un emplacement surélevé afin de sécher leurs ailes. Par la suite, les mâles vont s'envoler et parcourir jusqu'à des dizaines de kilomètres assurant ainsi un brassage génétique de la population à plus large distance que les femelles (Géri, 1980a; Rousselet *et al.*, 2010; Battisti *et al.*, 2015), tandis que celles-ci vont adopter une posture de repos. Quelques heures plus tard à la tombée de la nuit, afin d'attirer les mâles, les femelles sécréteront une phéromone sexuelle appelée la "pityolure" ((z)-B-hexadecen-11-ynyl). L'accouplement dure environ une heure et après celui-ci, les femelles cherchent un arbre hôte sur lequel pondre leurs œufs (Géri, 1980a; Martin, 2005). Contrairement aux mâles, une majorité d'entre elles ne s'éloignera pas ou peu du site où elles ont émergé (Battisti *et al.*, 2015). Celles qui dispersent à plus longue distance, le font après avoir été fécondées (Martin, 2005). Les femelles voleraient préférentiellement au niveau de la canopée (Démolin, 1969a). Le vol des femelles est en lien avec la température moyenne de l'air durant la nuit et commence à partir de 14 °C (Battisti *et al.*, 2006; Robinet *et al.*, 2012; Battisti *et al.*, 2015, 2017). Chez la processionnaire du pin, le stade adulte est le seul capable de disperser au-delà de quelques mètres (ou dizaine de mètres).



Figure 3 : Adulte de processionnaire du pin.

Source : INRAE, URZF.

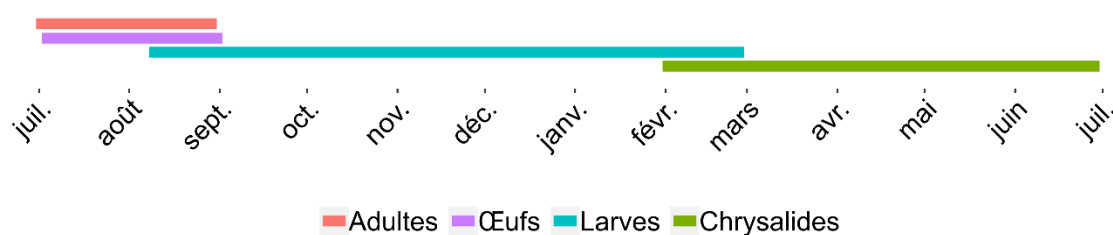


Figure 4 : Phénologie typique de la processionnaire du pin observée en France.

La processionnaire du pin ne se nourrit pas à l'état adulte. Elle correspond à un lépidoptère de type « *capital breeder* » (i.e. la reproduction ayant lieu après l'accumulation de ressources par les stades précédents) (Tammaru & Erkki, 1996). Les papillons ont généralement une durée de vie de quelques heures à une journée. Les mâles meurent à la suite de l'accouplement et les femelles après la ponte. Alors que la vie d'un individu adulte est courte, la période d'émergence et de vol s'étale quant à elle sur plusieurs semaines. Toutefois, il existe le plus souvent une période de plusieurs jours durant lesquels les émergences sont plus massives (appelée pic de vol) (Démolin, 1969b; Battisti *et al.*, 2015). La processionnaire du pin est une espèce sémelpare, c'est-à-dire qu'elle se reproduit une seule fois dans sa vie. Les femelles pondent généralement la nuit de l'accouplement ou jusqu'à un à deux jours après (Géri, 1980b) (**Figure 4**). Ainsi, le nombre d'œufs pondus constituerait la moyenne du taux de fertilité de l'espèce dans une région (Mirchev *et al.*, 2015). Les femelles pondent principalement sur des espèces de pin et parfois de cèdre. La ponte est en forme de manchon autour des aiguilles (fasciculées par deux chez les pins de son aire d'origine) et se trouve principalement sur des rameaux anciens (**Figure 5**). Sur le pin d'Alep et les cèdres, elle est observée directement sur de petits rameaux. Les œufs sont disposés en rangées formant une spirale. Le maintien de cette structure est assuré par une substance sécrétée par les glandes cholérétiques. Les œufs sont marrons-clair et recouverts d'écailles provenant de l'abdomen de la femelle. Ces écailles sont toutes placées dans le même sens et se recouvrent partiellement. Elles confèreraient une protection contre les ennemis naturels (Huchon & Démolin, 1970; Lamy *et al.*, 1982; Roques, 2015). Les pontes ont une taille moyenne de 20 à 40 mm de long pour quatre à cinq millimètres de diamètre (Géri, 1980b). Le nombre d'œufs pondus dépend des réserves accumulées pendant le stade larvaire (de 70 à 320) (Géri, 1980b; Abgrall, 2001; Martin, 2005). Les populations se trouvant en limite de l'aire de distribution de l'espèce ont une fécondité moins importante avec un nombre d'œufs compris entre 105 et 150 œufs (Pimentel *et al.*, 2010; Roques *et al.*, 2015). L'éclosion des œufs aurait lieu lorsque la somme des températures moyennes journalières se trouve entre 780 et 850 °C, ce qui correspond à une période de 30 à 45 jours après la ponte (Martin, 2005).



Figure 5 : Ponte de processionnaire du pin.

Source : Laura Poitou, INRAE, URZF.

Une fois le stade œuf terminé, le développement larvaire commence (**Figure 4**). Celui-ci est constitué de cinq stades successifs nommés L1, L2, L3, L4 et L5 (**Figure 6**). La distinction entre ces différents stades se fait par le volume de la capsule céphalique, la longueur et le diamètre de la chenille (**Figure 6**), ainsi que par la quantité de soie produite (Martin, 2005). Les larves de premier stade mesurent environ 1,5 mm tandis que les derniers stades mesurent entre quatre à cinq centimètres (Géri, 1980b). Le climat hivernal régional a une influence importante sur la durée de développement, notamment sur le quatrième stade. En effet, la durée du développement larvaire varie entre quatre et neuf mois (Huchon & Démolin, 1970; Berardi *et al.*, 2015). Les larves sont grégaires tout au long de leur vie, et montrent à différentes phases de leur existence un comportement de mouvement en groupe, les unes derrière les autres, d'où elles tirent leur nom de chenilles processionnaires. Le lien entre elles est assuré par des contacts, les fils de soie et une phéromone de trace (Démolin, 1965; Fitzgerald, 2003). Dès le premier stade, lorsque les larves se déplacent, elles laissent derrière elles des fils de soie et tissent des « pré-nids » au tissage très lâche dans lesquels elles se regroupent. Les larves peuvent abandonner un pré-nid pour en tisser un autre à un endroit plus stratégique (plus ensoleillé et/ou avec plus de ressources alimentaires) (Huchon & Démolin, 1970). Ce n'est qu'à partir du troisième stade larvaire, lorsque les températures diminuent et environ un mois et demi après la ponte, que l'emplacement définitif du nid dans l'arbre va être fixé et que les larves vont commencer à tisser la structure appelée nid d'hiver (Abgrall, 2001). C'est aussi durant ce stade que les larves acquièrent leur caractère urticant (Martin, 2005; Battisti *et al.*, 2015). Des colonies de larves provenant de pontes différentes peuvent se regrouper dans un seul et même nid. Contrairement aux pré-nids, le nid d'hiver possède un tissage structuré et dense qui varie suivant les régions (Géri, 1980b). Le nid d'hiver est préférentiellement tissé en exposition sud ou à la cime des arbres. Sur les petits arbres, on le retrouve principalement au sommet de l'axe terminal (**Figure 7**). La processionnaire du pin a une caractéristique différente des autres espèces du même genre car son cycle est inversé, les larves se nourrissent la nuit plutôt que le jour. Ainsi, des « processions alimentaires » entre le nid et les rameaux où plusieurs chenilles se regroupent pour se nourrir peuvent être observées. Les larves sont polyphages et se nourrissent des aiguilles de leur hôte. Les jeunes larves vont favoriser les aiguilles de l'année proche de la ponte, cette préférence va évoluer rapidement et les larves s'alimenteront principalement avec des aiguilles plus anciennes (matures) jusqu'à la fin de leur développement. Une synchronisation de la phénologie avec l'apparition des jeunes aiguilles n'est pas obligatoire (Berardi *et al.*, 2015). Les chenilles accompliront tout leur développement sur le même arbre. Seules des défoliations très fortes peuvent entraîner des processions dites « de famine » lors desquelles elles peuvent quitter l'arbre où elles ont éclos avant d'être arrivées à maturité pour tenter de remonter sur un autre arbre environnant. Deux conditions sont nécessaires pour l'alimentation des larves, premièrement la température durant le jour précédent doit être supérieure à 9 °C et deuxièmement, la température durant la nuit doit être au-dessus de 0 °C (Battisti *et al.*, 2005). On parle alors de température d'activation (*Activation Temperature*, AT) le jour et de potentiel d'alimentation (*Potential Feeding Alimentation*, PFT) la nuit. Ces deux conditions permettent de définir la durée durant laquelle les larves se nourrissent réellement, couramment appelé le seuil d'alimentation (*Realized Feeding Threshold*, RFT) (Battisti *et al.*, 2005). La survie des larves est en corrélation positive avec le RFT. Le jour, les larves se rassemblent dans leur nid et digèrent ce qu'elles ont mangé la nuit (Huchon & Démolin, 1970). Dans la nature, ces conditions d'alimentation peuvent difficilement se mesurer à large échelle. Ainsi, les minimales d'octobre à mars sont souvent utilisées pour estimer leur impact sur la survie des larves (Robinet *et al.*, 2007).

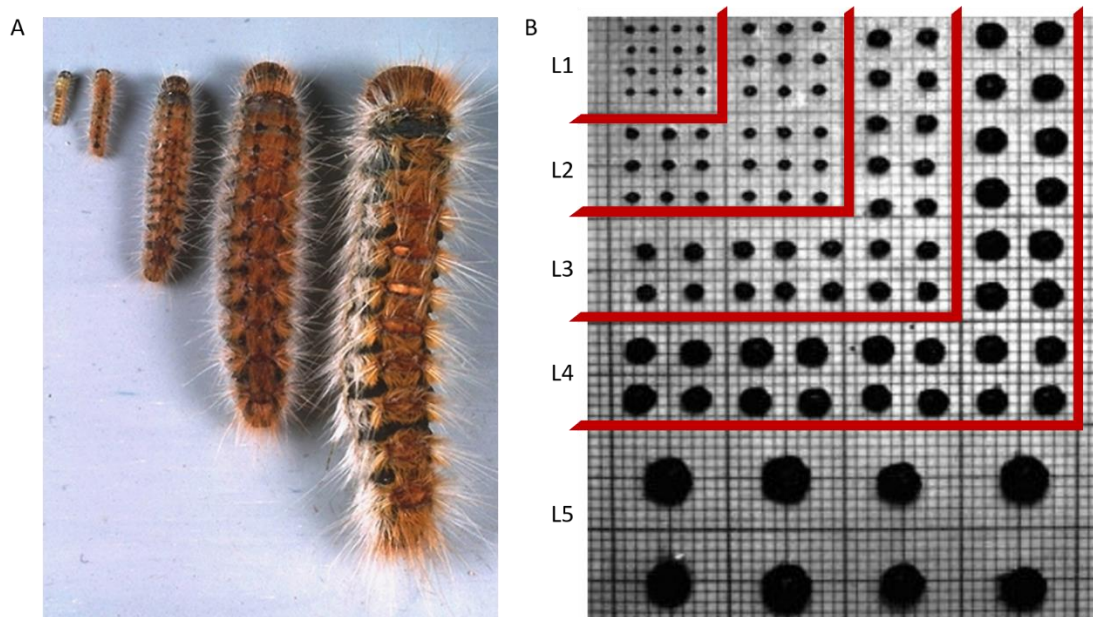


Figure 6 : Les cinq stades larvaires (A) et leur capsule céphalique (B).
De gauche à droite, du stade L1 au stade L5 (A). Source : INRAE, URZF.
De haut en bas, du stade L1 au stade L5 (B) (Martin, 2005).



Figure 7 : Nid d'hiver sur jeune pin noir en bordure de peuplement.
Source : Laura Poitou, INRAE, URZF.

A la fin du développement larvaire, les chenilles adoptent un comportement particulier que l'on appelle la procession de nymphose (**Figure 8**). Les chenilles sortent de leur nid d'hiver en journée et descendent de l'arbre le long du tronc afin de trouver un endroit où s'enterrer pour réaliser leur nymphose, c'est-à-dire leur mue nymphale et leur transformation progressive en papillon. Les chenilles se suivent les unes à la suite des autres grâce aux contacts entre elles et aux fils de soie qui assurent la cohésion sociale jusqu'à l'enfouissement et probablement aussi à la phéromone de trace connue pour jouer un rôle important chez les jeunes stades larvaires (Huchon & Démolin, 1970; Fitzgerald, 2003). Il est possible que plusieurs colonies en procession se rassemblent dans un même site de nymphose (Géri, 1980b). Une fois le site idéal trouvé, généralement en bordure de peuplement de pins ou dans une clairière au niveau d'un

sol meuble, pas trop humide et ensoleillé, les chenilles se regroupent en amas et commencent à creuser sur cinq à vingt centimètres. La profondeur à laquelle s'enterrent les chenilles va dépendre de la température de l'air. Pour fuir des températures trop élevées, elles vont creuser plus profondément. Si les conditions se révèlent finalement défavorables, alors les chenilles peuvent ressortir et s'enterrer dans un nouveau site (Huchon & Démolin, 1970; Martin, 2005). Il semblerait que des conditions climatiques spécifiques soient nécessaires pour le départ en procession. Il faudrait que la température soit entre 10 et 20 °C pour assurer la cohésion sociale et que le ciel soit couvert (Démolin, 1969b; Géri, 1980b). Selon la région, ces températures sont atteintes plus ou moins tôt dans l'année (et plus ou moins tôt dans la journée). La procession a généralement lieu vers fin janvier en climat méditerranéen et plutôt vers fin mai au nord et en hautes altitudes (Huchon & Démolin, 1970; Abgrall, 2001). Cependant, si le climat le permet, la procession peut intervenir en période pré-hivernale (Huchon & Démolin, 1970; Abgrall, 2001). L'année et le site considéré vont influencer la durée de la période entre l'émergence des larves et leur procession (Bonsignore *et al.*, 2019).



Figure 8 : Chenilles en procession.

Source : Louis Gross, INRAE, URZF.

La nymphose a généralement lieu une quinzaine de jours après l'enfouissement des larves (Huchon & Démolin, 1970). Lors du stade de pré-nymphé, la processionnaire du pin entre en diapause. Après cette première diapause, la pré-nymphé se développe en chrysalide (**Figure 9**) et entre dans une deuxième phase de diapause. Suivant la latitude et l'élévation, la durée de la diapause au stade de chrysalide varie entre un mois sous de hautes latitudes et altitudes et cinq mois sous de basses latitudes et altitudes (Salman *et al.*, 2019b). Ces diapauses permettent le maintien du rythme annuel (ou d'un multiple de un an) du cycle de vie de la processionnaire du pin (Géri, 1980b; Abgrall, 2001). Ainsi dans les régions chaudes où le développement larvaire est rapide et la procession précoce, la diapause sera plus longue que dans les régions à hiver

froid. La diapause subie par les chrysalides est dite obligatoire, c'est-à-dire qu'elle est déterminée génétiquement, quelles que soient les conditions du milieu le développement s'arrête. Cette diapause peut se prolonger mais les mécanismes qui permettent l'induction et la maintenance de ce prolongement sont peu connus (Démolin, 1990). Il semblerait que l'induction soit densité dépendante et donc liée aux réserves des individus lorsque la population est en dessous d'une certaine densité (Salman *et al.*, 2016, 2019b). Cependant le taux de diapause prolongée est souvent faible et le cycle de l'espèce est généralement complété au bout d'un an (Huchon & Démolin, 1970). Lors du stade chrysalide, les paramètres édaphiques ont un rôle important car ils jouent sur le taux de diapause mais aussi sur la mortalité des individus. En effet, elle peut atteindre 60% lorsque l'humidité du sol est défavorable (Martin, 2005). Une humidité du sol élevée se traduit par un taux de diapause prolongée plus important (Markalas, 1989). Le poids et la taille des chrysalides peuvent impacter la survie et la fitness des adultes. La taille de la chrysalide peut influencer le phénotype du mâle et donc ses chances de se reproduire (Bonsignore *et al.*, 2019).



Figure 9 : Chrysalides avec et sans cocon.

Au centre de l'image se trouve une chrysalide sans cocon (marron foncé), autour il s'agit de chrysalides en cocon (marron clair). Source : INRAE, URZF.

3.1.2 Choix de l'arbre hôte

La processionnaire du pin est l'un des plus importants défoliateurs en Europe. C'est généralement le dernier stade larvaire qui est le plus destructeur (Devkota & Schmidt, 1990). Les différents arbres hôtes sont en majorité des espèces de pin, quelques espèces de cèdre et le sapin douglas. Cependant la processionnaire a ses préférences, en France elle s'attaque préférentiellement au pin noir (d'Autriche et laricio, voire de Salzmann) puis par ordre décroissant aux arbres forestiers natifs ou exotiques suivant : pin maritime, pin sylvestre, pin d'Alep, pin parasol, cèdre de l'Atlas et le douglas (Huchon & Démolin, 1970; Martin, 2005; Battisti *et al.*, 2015; Rossi *et al.*, 2016). Sur arbre d'ornement, elle peut se rencontrer sur une gamme d'hôte encore plus large. Suivant le pays ou les régions où elle se trouve, cet ordre de préférence peut changer avec notamment de plus fortes attaques sur *Pinus brutia* en Turquie comparé au pin noir, sylvestre, d'Alep et le cèdre du Liban (Carus, 2004). La processionnaire du pin a un fort impact économique lié aux défoliations importantes qu'elle cause (Aimi *et al.*, 2006; Arnaldo *et al.*, 2010).

Certains arbres hôtes sont plus vulnérables que d'autres face à la processionnaire du pin. Une des hypothèses avancées par Devkota & Schmidt (1990) est la présence de composés spécifiques dans la résine qui affecteraient le développement larvaire via un effet négatif sur le métabolisme physiologique. Lors d'une expérimentation en laboratoire, il a été montré qu'il y

avait une corrélation positive entre la mortalité des larves et la concentration de silice dans la résine ainsi qu'avec la présence du phénol (Hodar *et al.*, 2002). La quantité d'azote et la digestibilité des aiguilles sont cruciales pour déterminer la survie des larves, notamment pour le premier stade qui est particulièrement sensible à la qualité de la ressource alimentaire (Hodar *et al.*, 2002; Zovi *et al.*, 2008). De ce fait, le pin maritime, qui a des aiguilles dures et pauvres en azote, constitue une ressource moins adéquate pour la survie des L1, au contraire du pin noir et du pin sylvestre qui sont équivalents et confèrent une bonne ressource. Ceci expliquerait les taux d'infestation plus importants observés sur pin noir et sylvestre. Cependant, les différences de taux de croissance selon l'espèce hôte semblent s'effacer lorsque les larves atteignent des stades plus avancés (Hodar *et al.*, 2002).

D'une part, la processionnaire du pin apparaît peu exigeante en matière d'hôte puisqu'elle est capable d'attaquer une large gamme d'essences phylogénétiquement et écologiquement différenciées, qui incluent dans son aire d'origine des essences allant de méditerranéennes comme le pin d'Alep à boréo-montagnardes comme le pin sylvestre. Cette plasticité dans l'usage de l'hôte lui permet d'ailleurs de trouver des hôtes dans des milieux climatiquement très différents et favorisent le processus de colonisation (Rousselet *et al.*, 2010). Par ailleurs, la processionnaire du pin est considérée comme un ravageur primaire qui n'a pas besoin d'un affaiblissement de l'arbre pour l'attaquer. Il s'agit de traits assez souvent associés à des insectes de type « *capital breeder* » dispersant peu et étant peu sélectifs en matière d'hôte (Tammaru & Erkki, 1996; Price *et al.*, 2005).

D'autre part, les patrons d'attaques sont fortement structurés en fonction de l'hôte lorsque plusieurs essences sont présentes (Jactel *et al.*, 2015; Rossi *et al.*, 2016). Ceci suggère l'existence de performances différentes des jeunes larves sur différents hôtes et/ou un choix des femelles qui pourraient manifester des préférences très marquées lorsqu'un choix s'offre à elle. Cela pourrait amener à penser que les femelles sélectionneraient préférentiellement l'hôte qui va favoriser la survie et la performance de leurs descendants (Avtzis, 1986; Hodar *et al.*, 2002; Jactel *et al.*, 2015; Pimentel *et al.*, 2017). Cependant, ceci reste à explorer car les études existantes considèrent un nombre restreint d'espèces hôtes et de localités. Les phénotypes des larves peuvent s'ajuster aux caractéristiques de l'hôte sur lequel elles se trouvent (Pérez-Contreras *et al.*, 2014). Ainsi sur le pin d'Alep (*Pinus halepensis*), les larves grandissent plus vite et ont une taille plus importante que sur le pin maritime (*Pinus pinaster*) (Avtzis, 1986). Il n'a pas été démontré que la longueur des aiguilles de l'hôte avait un effet significatif sur la taille de la ponte. Cependant, comparé au pin noir et au pin maritime, sur le pin sylvestre les pontes contiennent moins d'œufs (Arnaldo & Torres, 2006). Une différence de taille des œufs et des jeunes larves a été démontrée au sein d'une même espèce hôte.

Les adultes de la processionnaire du pin semblent capables de distinguer les signaux chimiques de feuillus tel que le bouleau. En présence de signaux volatiles provenant d'espèces non hôtes, les captures de mâles dans les pièges à phéromones sont largement diminuées (Jactel *et al.*, 2011). Cependant, en plus des signaux chimiques, la processionnaire utiliserait des signaux visuels en étudiant la forme et la silhouette de l'arbre, ainsi que des signaux environnementaux en choisissant le microclimat le plus adapté par exemple. Il a été démontré par Dulaurent *et al.* (2012), que les infestations par l'espèce étaient plus importantes en bordure de peuplement et que la présence d'une haie de non hôtes à proximité pouvait diminuer cet effet de bordure (Dulaurent *et al.*, 2012). De même les arbres isolés sont plus attaqués (Jactel *et al.*, 2015). La densité de nids plus importante en bordure pourrait s'expliquer par des conditions

microclimatiques favorisant la survie des larves (ensoleillement plus important) et par une attraction chimique et visuelle des femelles facilitée (Samalens & Rossi, 2011). Il a été prouvé que la diversité d'essences entraînait une résistance par association aux attaques de la processionnaire du pin. La présence d'espèces non hôtes diminuerait la détection visuelle et chimique des hôtes par la processionnaire du pin (Jactel *et al.*, 2011; Castagneyrol *et al.*, 2014b, 2014a). De plus, ces espèces non hôtes pourraient constituer des habitats pour les ennemis naturels de la processionnaire du pin. Afin de diminuer la mortalité des larves due à la présence de prédateurs, les femelles peuvent pondre sur un hôte déjà attaqué. Ainsi les larves pourront tirer parti des bénéfices de l'agrégation (Pimentel *et al.*, 2017).

3.1.3 Comportement grégaire et thermorégulation

L'agrégation est l'une des stratégies de thermorégulation dite active. Elle permet de maximiser l'absorption de chaleur en multipliant l'effet de masse tandis que les échanges convectifs diminueront en minimisant la surface du corps exposé (Ruf, 2002). La processionnaire du pin a un comportement grégaire, du stade de larve à chrysalide, qui est marqué par des contacts physiques fréquents et renforcé par la synthèse de soie (Huchon & Démolin, 1970). L'agrégation confère des avantages mais aussi des inconvénients. Un des avantages est la thermorégulation puisqu'elle compense les variations thermiques par effet de masse (Willmer, 1982; Abgrall, 2001; Ronnås *et al.*, 2010). L'agrégation permet la synchronisation du développement des individus d'une même colonie en induisant une température corporelle identique (Knapp & Casey, 1986). La croissance des larves va être positivement liée au niveau d'agrégation. Ce regroupement peut faciliter l'établissement d'un site d'alimentation pour les premiers stades issus de mêmes parents, on parle alors de facilitation alimentaire. De ce fait, un groupe important facilitera d'autant plus l'alimentation des larves et leur croissance. De plus, les réserves accumulées au stade larvaire influence la survie des individus jusqu'au stade adulte ainsi que la fécondité et la dispersion des papillons (Huchon & Démolin, 1970). L'agrégation peut aussi améliorer la capacité des larves à surmonter les défenses chimiques et/ou morphologiques de l'arbre hôte. L'agrégation améliore les défenses contre les ennemis naturels. En effet, une plus grande taille de groupe permet notamment de faciliter la communication des signaux de défense, qu'ils soient visuels ou chimiques (Pérez-Contreras *et al.*, 2003; Ronnås *et al.*, 2010). La vie en groupe a aussi des désavantages, en effet les risques de maladies infectieuses et de parasitismes sont accrus, la compétition pour la ressource au sein d'un même groupe est plus importante ainsi que la visibilité du groupe par les prédateurs.

La processionnaire du pin étant grégaire pendant la majorité de son cycle, en plus des avantages et inconvénients cités ci-dessus, d'autres avantages apparaissent comme par exemple la facilitation de l'enfouissement au niveau du site de nymphose, voire du succès de reproduction puisque les adultes émergent au niveau d'un même site et donc leur rencontre pourrait être favorisée (même si cela entraînerait beaucoup d'accouplements entre apparentés) (Bonsignore *et al.*, 2019). Il est à noter que la processionnaire du pin reste grégaire dans sa phase hypogée de nymphose. L'enfouissement collectif accompagné d'une contamination du sol par les soies urticantes pourrait constituer une protection contre des prédateurs généralistes capables d'apprentissage comme les rongeurs. Les bénéfices de l'agrégation sont liés à la taille de la colonie. De ce fait, il est possible qu'il existe une taille minimale et maximale au-delà

desquelles les bénéfiques sont nuls. Les colonies de lépidoptère sont principalement retrouvées au stade larvaire et peuvent varier de quelques individus à des centaines (Ronnås *et al.*, 2010). La taille optimale du groupe résulte d'un compromis entre les coûts et bénéfices associés avec différentes tailles de groupe qui dépendent des conditions environnementales et des traits d'histoire de vie. La taille du groupe, qui est déterminée par la taille de la ponte, impacte positivement la survie et la taille des larves (Pérez-Contreras *et al.*, 2003; Laparie, com. pers.).

En plus de l'agrégation, la processionnaire du pin utilise un mécanisme de thermorégulation dit passif en construisant un microhabitat. En effet, le nid de l'espèce constitue un réseau de soie comprenant deux enveloppes superposées que les larves entretiennent régulièrement. La densité du tissage s'intensifie de l'enveloppe externe à l'enveloppe interne (**Figure 10**). Suivant la région, la structure du nid est plus ou moins solide et entretenue (Huchon & Démolin, 1970; Martin, 2005). Le climat local influence la production de soie. Ainsi dans les régions du nord et en hautes altitudes où les hivers sont plus rigoureux, les nids ont un tissage plus dense que dans les régions à climat méditerranéen (Géri, 1980b; Abgrall, 2001). Le nombre d'individus et l'espèce hôte vont aussi influencer la structure du nid (forme et épaisseur) (Roques *et al.*, 2015). Suivant le tissage, le volume du nid peut varier de 24 à 524 cm³ avec une moyenne de 150 cm³ (Breuer *et al.*, 1989).



Figure 10 : Nid de processionnaire du pin.

Enveloppe externe lâche et enveloppe interne dense. Source : INRAE, URZF.

La structure en couche du nid crée un environnement hétérogène qui est chauffé au-dessus de la température externe et dans lequel les larves vont thermoréguler la température de leur corps en passant des couches chaudes à froides et inversement (Fitzgerald *et al.*, 2012). Le nid capte les rayons du proche infrarouge et l'augmentation de température peut atteindre 1,5°C par heure (Breuer *et al.*, 1989). Suivant le moment de la journée, la période de l'année et le cycle, le gain de température est différent. Le jour, les variations de température au sein du nid suivent celles de la température externe mais sont supérieures, tandis que la température interne du nid et celle de l'air sont semblables la nuit (Fitzgerald *et al.*, 2012). Le gain de température est déterminé par quatre facteurs principaux : le moment de la journée, la localisation dans le nid, l'orientation par rapport aux rayonnements solaires et le comportement grégaire. Le nid est souvent considéré comme une serre chauffée par le soleil et affectée faiblement par la convection externe (Ruf & Fiedler, 2002). Généralement, le gain est le plus important à midi lorsque l'insolation est maximale et au contraire il est faible le matin et le soir. Les

rayonnements solaires et le comportement d'agrégation représentent chacun un tiers du gain de température à l'intérieur du nid. La variation de température au sein du nid peut aussi être simplement due à la présence ou l'absence des chenilles dans celui-ci (Joos *et al.*, 1988; Ruf & Fiedler, 2002). En effet, c'est ce qui a été observé chez le bombyx laineux, *Eriogaster lanestris*, lorsque les chenilles sortent du nid pour s'alimenter, la température diminue, et inversement lorsqu'elles entrent dans le nid pour passer le jour (Ruf & Fiedler, 2002). Ces fluctuations de températures peuvent aussi s'expliquer par le métabolisme et l'activité musculaire des chenilles ainsi que par l'effet de la transpiration des excréta humides. D'autres facteurs abiotiques peuvent aussi intervenir, ainsi le niveau de tissage du nid va jouer sur le gain de température (Breuer *et al.*, 1989). Un suivi de la température de quatre nids de processionnaire du pin entre 1982 et 1983 a été réalisé au Mont Ventoux. Au début de la construction du nid le gain de température est faible, tandis qu'au cœur de l'hiver, lorsque le nid est plus entretenu, le gain est maximal et finit par diminuer durant la période précédant le départ en procession (Martin, 2005). Une corrélation positive a été mise en évidence avec l'épaisseur du nid et non son volume (Breuer *et al.*, 1989).

3.2 Aire de distribution et ses changements

La processionnaire du pin est originaire du bassin méditerranéen, sa distribution s'étend du nord de l'Afrique au centre de l'Europe. L'espèce est présente dans une vingtaine de pays autour de la Méditerranée : Albanie, Bosnie Herzégovine, Bulgarie, Croatie, Espagne, France, Grèce, Italie, Macédoine, Monténégro, Portugal, Serbie, Slovénie, Suisse, Algérie, Maroc, Tunisie et Libye (Roques *et al.*, 2015; de Boer & Harvey, 2020). Comme précédemment indiqué, la distribution des espèces et notamment des insectes est particulièrement impactée par le changement climatique. La distribution de la processionnaire du pin s'est étendue vers le nord et de plus hautes altitudes depuis les années 1990 (**Figure 11**). Avant l'augmentation rapide des températures observées actuellement, les deux variables climatiques considérées dans la distribution de l'espèce étaient la durée d'insolation et la moyenne des températures minimales du mois de janvier (Démolin, 1969a). Aujourd'hui, une troisième variable apparaît non négligeable, c'est la température minimale journalière moyenne durant l'automne et l'hiver (octobre à mars) qui inclut la période la plus froide de l'année (Battisti *et al.*, 2005; Robinet *et al.*, 2007). En effet, l'augmentation de cette température moyenne entraîne une probabilité plus élevée de satisfaire les exigences thermiques nécessaires au comportement alimentaire et favorise la survie des larves (Battisti *et al.*, 2005; Walther *et al.*, 2009; Robinet *et al.*, 2014). Ainsi, l'augmentation de la température hivernale a permis à la processionnaire d'étendre sa distribution vers le nord et en hautes altitudes, dans des régions qui lui étaient autrefois défavorables. De plus, il a été mis en évidence que les zones urbaines pouvaient être utilisées comme refuge thermique plus chaud assurant un développement plus rapide favorisant ainsi la survie et l'expansion vers le nord, et pouvant également être à l'origine de différences de phénologie entre villes et forêts environnantes (Backe *et al.*, 2021).

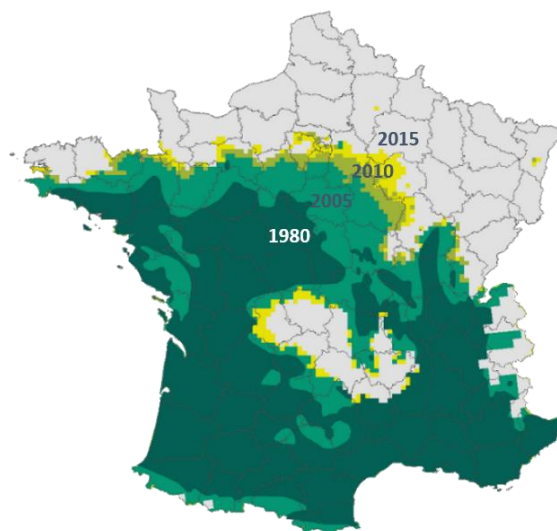


Figure 11 : Evolution de l'aire de distribution de la processionnaire du pin en France.

Avancée maximale observée entre 1969 et 1979 (Abgrall, 2001) (vert foncé). Territoires colonisés aux hivers 2005-2006 (vert clair), 2010-2011 (kaki) et 2015-2016 (jaune). Source : INRAE, URZF.

De 1994 à 2003, la moyenne des températures minimales a augmenté de 1,1°C comparativement à la période entre 1972 et 1981. Ainsi le nombre de régions ayant un climat propice à l'espèce a augmenté et la barrière thermique qui existait dans les années 1990 a disparu au début des années 2000 (Robinet *et al.*, 2014; Roques *et al.*, 2015). En France, durant les années 1970, l'espèce était retrouvée du sud de la Bretagne jusqu'aux Alpes en passant par la région Centre Val de Loire (Abgrall, 2001; Roques *et al.*, 2015). Au cours des années 1960 à 1980, sa distribution spatiale fluctuait et paraissait se contracter ou s'étendre en fonction de la succession d'hivers froids ou d'hivers chauds (Abgrall, 2001). C'est à partir des années 1990 qu'une expansion vers le nord a commencé à être observée et décrite, en particulier dans le sud du Bassin Parisien (Bouhot-Delduc, 2005a; Goussard *et al.*, 1999). La vitesse d'expansion de l'espèce dans le sud du bassin parisien a pu être évaluée grâce aux données historiques. Entre les années 1992 et 2004 sa vitesse d'expansion a été estimée à 5,6 km/an (Battisti *et al.*, 2005). Au cours des deux dernières décennies, le front a progressé partout en France (Nord du territoire de la Bretagne à la Suisse, Massif Central, Alpes et Pyrénées) et particulièrement rapidement au niveau du bassin Parisien (**Figure 11**). En plus de cette avancée vers le nord, une expansion en altitude dans les principaux massifs montagneux a été observée (Alpes, Massif Central et Pyrénées) (Walther *et al.*, 2009; Robinet *et al.*, 2012; Roques *et al.*, 2015). L'évolution de sa distribution peut aussi résulter d'avancées locales, ponctuelles et temporaires surtout après une phase de culmination se traduisant par la présence de quelques nids.

Concernant la limite sud de l'aire de distribution de l'espèce, une étude récente réalisée en Tunisie a mis en évidence une rétraction de l'espèce. Ceci serait principalement due à l'augmentation des températures qui seraient devenues létales pour certains stades (notamment les jeunes larves) (Bourougaaoui *et al.*, 2021a). Des études dans d'autres pays en limite sud de distribution devraient être réalisées afin de déterminer si l'espèce déplace son aire de distribution vers le nord (avancée vers le nord et rétraction au sud) ou bien si elle étend son aire vers le nord (expansion au nord et limites stables au sud).

Suivant la localisation des populations dans l'aire de distribution, elles n'ont pas les mêmes caractéristiques. Ainsi les populations de la zone d'expansion ont un développement plus rapide et un pouvoir urticant deux fois plus important comparées aux populations qui se trouvent au cœur de l'aire (Battisti *et al.*, 2015). Les adultes sont de plus petite taille et les femelles ont des capacités de vol moins importantes dans les régions froides et dans les zones nouvellement colonisées (Battisti *et al.*, 2015). La capacité de vol des mâles et femelles a été testée en laboratoire grâce à des manèges de vol. Sur trois années de mesures les moyennes étaient comprises entre 10,9 et 24km pour les mâles et 1,9 et 5,6km pour les femelles. Les femelles dispersent moins loin que les mâles (au maximum 10km) (Salvato *et al.*, 2005; Battisti *et al.*, 2015). L'activation du vol chez les femelles est liée à la température moyenne de l'air la nuit, ainsi les vagues de chaleur sont bénéfiques pour l'expansion (Battisti *et al.*, 2006; Walther *et al.*, 2009; Roques *et al.*, 2015). En plus de cette dispersion dite active, il y a une dispersion passive de l'espèce via le transport accidentel par l'homme lors du transfert d'arbres matures. Ceci se traduit par la présence de colonies, bien loin de la distribution principale de l'espèce (Robinet *et al.*, 2012). La dispersion de ce ravageur est aussi déterminée par la présence de son hôte (Rossi *et al.*, 2015). La densité et la distribution des hôtes ainsi que les capacités de dispersion (active et passive) sont prises en compte dans les simulations de changement d'aire de distribution (Robinet *et al.*, 2014). Cependant le climat reste le principal facteur déterminant du processus de colonisation de la processionnaire.

Il a été observé qu'un événement climatique extrême peut avoir des effets différents sur l'aire de distribution de l'espèce selon la région prise en compte. Par exemple, la canicule de 2003 a causé une expansion rapide de la distribution de la processionnaire dans la région alpine italienne (Battisti *et al.*, 2006) et inversement le niveau de population dans le bassin parisien a drastiquement chuté (Bouhot-Delduc, 2005b; Robinet *et al.*, 2013). Plusieurs hypothèses ont été avancées afin d'expliquer cette baisse de population. La première énonce que les hautes températures enregistrées durant l'été 2003 auraient pu avoir un effet négatif sur l'émergence des adultes et sur leur accouplement (moins de chance de rencontre). La deuxième indique que les fortes chaleurs auraient entraîné une forte mortalité chez le stade œuf, tandis que la troisième considère une importante mortalité chez les jeunes stades larvaires. La quatrième hypothèse est que les hautes températures auraient entraîné une diminution de la qualité des aiguilles de pins et de ce fait de la survie des larves. Les captures d'adultes réalisées cette année-là, qui étaient conformes à celle d'un été sans canicule, ne semblent pas aller dans le sens de la première hypothèse. Une étude a mis en évidence que les œufs peuvent survivre à 40°C, température maximale enregistrée en 2003 dans la région d'Orléans (Robinet *et al.*, 2013). Cependant dans une autre expérimentation, la température maximale des œufs a été estimée à 42°C. Ils ont obtenu 100% de mortalité au-dessus de ce seuil (Rocha *et al.*, 2017). La deuxième hypothèse est donc écartée sous réserve que les écailles entourant la ponte ne produisent pas un microclimat chaud. Il n'y a pas eu d'expérience à ma connaissance pour infirmer ou confirmer la quatrième hypothèse. Cependant, la troisième est la plus probable car les jeunes larves montrent une forte mortalité dès 36°C (Santos *et al.*, 2011; Robinet *et al.*, 2013).

3.3 Phénologie

La phénologie de la processionnaire du pin varie fortement au sein de sa vaste aire de répartition (Battisti *et al.*, 2015). Ce ravageur étant présent sous différents climats, ses traits d'histoire de vie et ses caractères morphologiques sont très variés (Pimentel *et al.*, 2010). Sa

phénologie dans différentes régions bioclimatiques et ses déterminants avérés ou supposés seront présentés dans la section 3.3.1 et les cas particuliers de variations observées dans sa gamme de réponses phénologiques dans la section 3.3.2. Alors que la réponse distributionnelle de l'espèce au réchauffement climatique a conduit à se focaliser uniquement sur la contrainte froide hivernale affectant *in fine* sa survie en marge de l'aire, la réponse phénologique au changement climatique (dans ses dimensions à la fois de réchauffement et de dérèglement) amène à considérer une gamme plus large de facteurs climatiques qui varient fortement dans l'espace.

3.3.1 Variabilité de la phénologie selon les régions bioclimatiques

Une grande partie de l'aire de répartition d'origine de la processionnaire du pin correspond à des régions méditerranéennes où les variations du climat sont surtout liées à l'altitude. On y rencontre l'espèce dans des environnements qui vont de l'étage thermoméditerranéen à l'étage oroméditerranéen, correspondant respectivement à un été chaud avec un hiver doux, et un été doux avec un hiver froid. D'après Huchon et Démolin (1970), les zones de transition dites « subméditerranéennes », avec à la fois des hivers et des étés plus doux, présentent généralement des niveaux de populations élevés et correspondraient à leur climat optimal (Huchon & Démolin, 1970). Les étages de montagne sous influence méditerranéenne encore notable correspondent également aux étages où l'on rencontre généralement l'arbre hôte préféré de la processionnaire du pin, le pin noir (en situation native). Elle est également présente dans des régions d'Europe occidentale sous forte influence océanique due à l'océan Atlantique. D'après Huchon et Démolin (1970), le climat aquitain marqué par cette forte influence dans cette région méridionale de plaine serait également un des plus favorables. A l'inverse, des climats continentaux caractérisés par des étés chauds et des hivers froids pourraient constituer les climats les moins favorables (Huchon & Démolin, 1970; Rousselet *et al.*, 2010; Robinet *et al.*, 2015). Ceci pourrait, par exemple, rendre compte de la quasi-absence de la processionnaire du pin en Europe Centrale (à l'exception de ses marges sud) (Robinet *et al.*, 2015) où à l'inverse prospère la processionnaire du chêne à développement printanier et estival (Groenen & Meurisse, 2012). En France métropolitaine, trois grands gradients façonnent le climat rencontré par la processionnaire du pin et la dureté ou la douceur des différentes saisons : (i) sud-nord (latitudinal), (ii) ouest-est (océanique-continentale) et (iii) altitudinal (plaines-montagnes).

Le territoire et le climat français peuvent être découpés en cinq grands ensembles du point de vue de la phénologie de l'espèce (**Figure 12**) (Huchon & Démolin, 1970; Martin, 2005; Battisti *et al.*, 2015) et jusqu'à huit régions biogéographiques du point de vue de sa dynamique des populations (Huchon & Démolin, 1970; Démolin *et al.*, 1998; Boutte, 2012; Toïgo *et al.*, 2017). Les températures moyennes à différentes saisons varient fortement selon ces gradients, tout comme les températures minimales ou maximales (Joly *et al.*, 2010). Le temps de développement des différents stades de vie est donc très variable dans l'espace en fonction du climat. Les températures automnales et hivernales ont non seulement un impact sur la survie des larves âgées (L3-L4 ; *cf.* 3.2.) mais aussi une influence directe forte sur leur vitesse de développement. Plus l'automne et l'hiver sont rigoureux, plus le développement larvaire va être long et donc la procession de nymphose tardive (**Figure 12**) (Huchon & Démolin, 1970; Abgrall, 2001; Martin, 2005; Santos *et al.*, 2011). La phénologie de la processionnaire du pin est ainsi en premier lieu étroitement liée à la latitude et à l'altitude, qui constituent un élément

clé de l'abaque construit par G. Démolin dans les années 1960-1970 (Huchon & Démolin, 1970) (**Figure 13**). Néanmoins, dans le nord de la France, pour une même latitude, le développement larvaire est plus long à l'est qu'à l'ouest (Abgrall, 2001; Martin, 2005). Sous climat à tendance continentale, les processions ont ainsi lieu vers avril/mai tandis qu'en climat océanique où l'hiver est plus doux, elles peuvent avoir lieu d'octobre/novembre à février/mars selon les régions (et les années) (**Figure 12**).

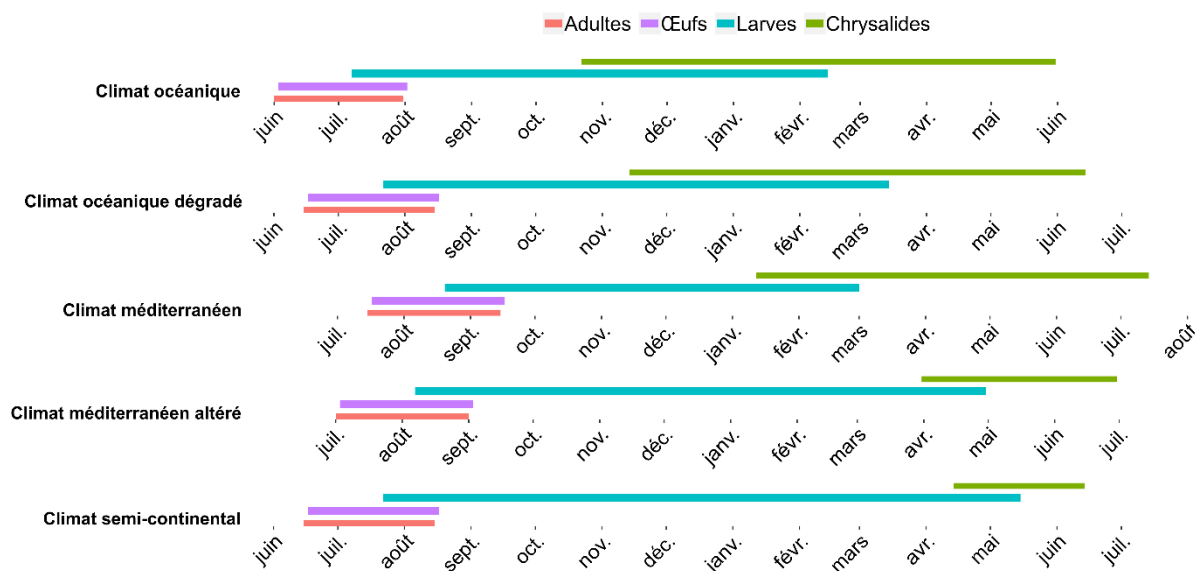


Figure 12 : Variabilité phénologique de la processionnaire du pin selon différents climats observés en France.

Modifié d'après (Martin & Brinquin, 2012)

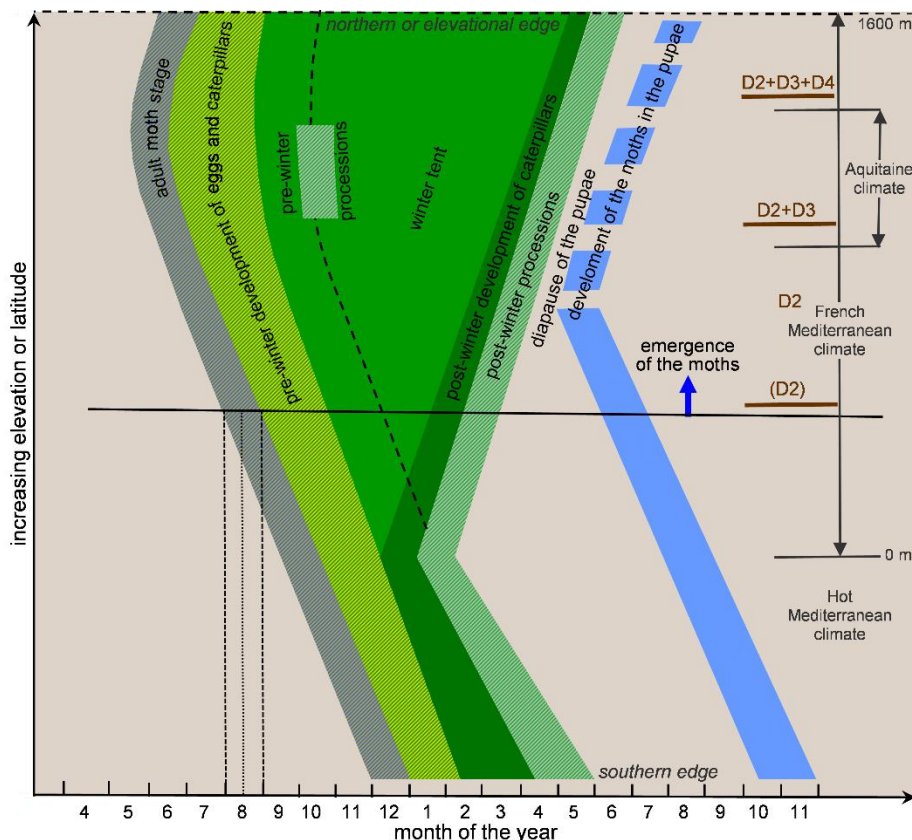


Figure 13 : Abaque représentant la variabilité géographique de la phenologie de la processionnaire du pin.

Modifié par Jérôme Rousselet d'après (Démolin, 1969b; Démolin et al., 1998)

Le cycle reste cependant généralement annuel quelles que soient les conditions rencontrées (à l'exception de la Corse, cf. 3.3.2) et, pour une région donnée, la phase hypogée (pré-nymphé et nymphé) apparaît d'autant plus longue que le développement larvaire a été court (Huchon & Démolin, 1970; Robinet *et al.*, 2015; Roques, 2015; Salman *et al.*, 2016, 2019b). La durée de cette phase est donc généralement plus longue à basse altitude/latitude où les températures sont pourtant plus élevées. La durée des stades pré-nymphaux et nymphaux n'est donc pas uniquement un produit de la température rencontré par ces stades, et fait intervenir la diapause et sa régulation. Les facteurs qui gouvernent cette dernière, et donc la période d'émergence des adultes, ne sont pas ou peu connus (Salman *et al.*, 2019b). La phenologie de cette espèce pourrait aussi bien faire intervenir des réponses plastiques à court terme que des réponses évolutives à plus long-terme. Le rôle de l'expérience passée des larves ou de traits hérités génétiquement ou épigénétiquement au sein des populations demandera à être précisé à l'avenir.

La période de vol et de ponte constituent néanmoins un moment clé de la phenologie qui varie fortement entre régions bioclimatiques et qui va déterminer les conditions environnementales, notamment de température, rencontrées par les stades suivants (**Figure 12**) (Huchon & Démolin, 1970; Abgrall, 2001; Battisti *et al.*, 2015). Dans les régions à climat méditerranéen, le vol est dans l'ensemble plus tardif que dans les autres, et d'autant plus tardif que l'été est chaud (Huchon & Démolin, 1970; Abgrall, 2001; Martin & Brinquin, 2012; Battisti *et al.*, 2015). En France, le vol était ainsi décrit pour s'étaler généralement de début juin à fin

août en zone océanique (avec un pic généralement en juillet), et de juillet à septembre en zone méditerranéenne (avec un pic en août) (**Figure 12**). A l'inverse, en montagne, le vol est le plus précoce aux altitudes les plus élevées (Huchon & Démolin, 1970; Géri, 1980b). Pour le climat à tendance continentale, il n'existe quasiment aucune donnée historique en dehors d'une observation ponctuelle indiquant une durée de vol plus courte qu'ailleurs (Abgrall, 2001).

Les variations des périodes de vol dans l'espace permettraient aux larves d'échapper à des stress trop importants pour elles sous certains climats. D'après Huchon & Démolin (1970), la survie dépendrait en fait de trois contraintes climatiques majeures (i) les hautes températures de l'été auxquels le premier stade larvaire serait sensible, (ii) les premiers gels de l'automne auxquels serait vulnérable le stade L2 et à plus forte mesure L3, (iii) le froid de l'hiver qui influencerait les stades âgés (L3 et L4) comme nous l'avons vu (Huchon & Démolin, 1970). L'espèce est considérée comme modérément tolérante au gel. Son point de surfusion (*supercooling point*) est en moyenne de -7°C mais sa température létale froide serait de -16°C (Battisti *et al.*, 2005; Hoch *et al.*, 2009). Un vol plus tôt en saison estivale dans les régions à étés doux mais à gels automnaux précoces limiterait le risque de mortalité des L2 (le stade L3 étant atteint plus tôt) (Huchon & Démolin, 1970). A l'inverse, un vol tardif dans les régions méditerranéennes permettrait d'éviter aux jeunes larves une exposition aux températures caniculaires de l'été. Ceci favoriserait la survie du premier stade larvaire. Sous ces hypothèses, les variations spatiales de la phénologie ne seraient pas uniquement un sous-produit des temps de développement et du climat mais également une réponse adaptative à des contraintes différant selon les climats régionaux. Dans certaines conditions, les temps de développement intégrés sur l'ensemble du cycle, et les périodes d'exposition des différents stades en résultant, produiraient des phénologies non ou mal adaptatives. Bien que des observations en « *common garden* » peuvent suggérer que les dates d'éclosion ont un caractère en partie héréditaire, au moins sur quelques générations (Abgrall, 2001; Salman *et al.*, 2016, 2019b), cette explication n'a jamais été réellement étayée par d'autres données.

Cela est susceptible d'affecter les réponses de l'espèce au changement climatique de façon différente selon les endroits de l'aire. Les projections concernant le changement climatique prédisent une augmentation de la température moyenne, de la variance autour de cette moyenne et de l'effet des températures extrêmes transitoires (Colinet *et al.*, 2015; IPCC, 2015). Le climat est l'un des principaux facteurs influençant la phénologie des espèces. La réponse des espèces au réchauffement global résulte d'un effet en cascade qui peut avoir lieu entre les différents stades de vie. Ces répercussions peuvent être complexes car les stades ont des exigences et des sensibilités différentes (Chuine, 2010; Briscoe *et al.*, 2012).

Les stades sensibles ne doivent pas être exposés aux contraintes climatiques associées afin d'assurer la survie de la population (Yurk et Powell 2009). Ceci met en lumière le lien étroit entre la phénologie et la distribution d'une espèce. En se basant sur les hypothèses d'Huchon & Démolin (1970), Robinet *et al.*, (2015) propose par exemple que la très faible progression de l'insecte dans la partie est de la Bourgogne-Franche-Comté puisse s'expliquer par cette interrelation et l'absence de compromis possible entre différentes contraintes. Les populations annuelles de processionnaire du pin répondent généralement aux hivers froids par un vol précoce et aux étés chauds par un vol tardif. Face aux contraintes du climat continental, il est difficile d'envisager une réponse phénologique simple se mettant en place à partir de celles existant dans les populations « classiques » environnantes.

Le développement larvaire serait plus long et l'émergence des adultes serait plus précoce vers le nord. La moyenne des températures hivernales serait la principale cause de variation des traits d'histoire de vie de l'espèce. C'est-à-dire que la température expérimentée par les larves aurait plus de poids dans la diversité des traits d'histoire de vie que celle expérimentée par les adultes et les œufs. Cependant dans l'étude de Pimentel et al. (2010), la moyenne des températures hivernales aurait un effet moins important que la latitude. Ceci reflète sans doute le lien plus complexe entre les traits d'histoire de vie et le climat (Pimentel *et al.*, 2010).

Le microclimat a son importance car il a été démontré que les larves présentes sur un même site, pouvait avoir un décalage dans leur date de procession suivant si elles se trouvaient en périphérie ou bien à l'intérieur du peuplement (jusqu'à 10 jours de décalage) (Parlak *et al.*, 2019). Ceci peut s'expliquer par le fait que les arbres situés en bordure de peuplement sont plus exposés au soleil que ceux qui sont dans le cœur. La température au niveau de ces arbres serait plus élevée et pourrait entraîner une accélération du développement larvaire (Ronnås *et al.*, 2010; Pimentel *et al.*, 2011). Une différence phénologique a aussi été mise en évidence entre les populations urbaines et forestières environnantes (Backe *et al.*, 2021).

L'impact du réchauffement climatique sur la phénologie de la processionnaire du pin reste actuellement méconnu. Cependant depuis quelques années, des cycles atypiques avec des processions précoces (parfois même avant le mois de décembre) sont observés. Celles-ci n'étaient jusqu'à alors connues que dans des régions particulières telles que l'île de Ré (Abgrall, 2001) (voir §3.3.2). Un suivi sur le long terme de la phénologie actuelle et une comparaison avec la phénologie passée est nécessaire pour identifier les modifications potentiellement causées par le changement climatique.

3.3.2 Phénologies particulières

En plus de cette variabilité phénologique en fonction des régions bioclimatiques, des phénologies particulières récurrentes sont associées à certaines populations.

Population de l'île de Ré : des processions précoces

Depuis les premiers suivis de la phénologie sur le terrain dans les années 1970, un comportement particulier est observé à l'île de Ré (Abgrall, 2001). En effet, chaque année des processions pré-hivernales s'y produisent. Récemment, avec l'augmentation de la variabilité des températures, des cycles atypiques marqués par des processions précoces sont de plus en plus observés dans d'autres régions comme par exemple au nord de la Bretagne et en région parisienne. L'hypothèse majeure expliquant ce phénomène est une accélération du développement des jeunes larves due à une vague de chaleur en fin d'été ou au début de l'automne (Huchon & Démolin, 1970).

Population en Bulgarie: des processions précoces

En Bulgarie, à l'ouest des Rhodopes entre 461 m et 1100 m d'altitude, certaines populations ont un développement larvaire qui se termine avant l'hiver (processions pré-hivernales). Des populations avec un cycle semblable à celui que l'on retrouve dans les régions méditerranéennes françaises sont aussi observées (présentes entre 130 et 830 m d'altitude) (Mirchev *et al.*, 2019). Les auteurs s'interrogent sur la possibilité d'une différence génétique entre ces deux types de population et donc sur l'existence d'une sous espèce (*T. p. bulgarica*) avec un développement précoce (Mirchev *et al.*, 2019).

Population des montagnes corses : diapause prolongée et cycle biennal

La Corse constitue un cas particulier car, dans les montagnes, l'espèce réalise systématiquement un cycle biennal et non annuel comme ce qui est observé sur la côte (Géri, 1980a). En Corse, les pontes ont lieu de fin juin à début août et les éclosions, de début août jusqu'au 15 septembre. Le développement larvaire s'étale jusqu'en mai. La période de procession a lieu de mai à juin. La particularité de ce site est que les nymphes restent toujours plus d'une année dans le sol. La diapause peut se prolonger jusqu'à 3 ans (exceptionnellement 4). Ces diapauses prolongées sont probablement dues à la contrainte froide du climat montagnard (Robinet *et al.*, 2014). De plus, il semblerait que l'intensité du tissage favoriserait les aptitudes diapausantes de la population ainsi que des températures comprises entre 10 et 20 °C (Géri, 1980b).

Population de Leiria au Portugal : population à développement larvaire estival

En 1997, il été découvert à Leiria au Portugal, une population de processionnaire du pin, nommée SP pour *Summer Population*, avec un cycle de vie modifié et inversé (Pimentel *et al.*, 2006; Berardi *et al.*, 2015) (**Figure 14**). Cette population constitue une population très localisée (Burban *et al.*, 2020) se développant sur l'essence dominante de la région, le pin maritime. Chez celle-ci, l'émergence des adultes a lieu de fin avril jusqu'à fin juin et leur fécondité est moindre que la forme courante (WP pour *Winter Population*). Le développement larvaire, au contraire de la WP, a lieu durant les mois les plus chauds de juin à octobre. De ce fait, la durée du stade larvaire est beaucoup plus courte, la procession a lieu courant octobre et est suivie par une diapause hivernale. Actuellement la présence d'une diapause prolongée chez la SP reste inconnue (Santos *et al.*, 2011; Battisti *et al.*, 2015). De part cette différence de phénologie, ces deux populations sont isolées d'un point de vue reproductif (Burban *et al.*, 2020). Les contraintes climatiques auxquelles sont exposés les différents stades des deux populations sont très contrastées. Chez la SP, les larves ne sont plus exposées au froid de l'hiver mais aux hautes températures de l'été (température moyenne journalière de 6,6°C au-dessus de celles auxquelles sont exposées les larves de la WP) (Kerdelhue *et al.*, 2015). Il a été démontré que les premiers stades peuvent survivre au-delà de 40 °C (Santos *et al.*, 2011). Chez la WP, la survie des L1 est affectée négativement dès 36 °C (38°C pour une population du sud-ouest de la France) (Santos *et al.*, 2011).

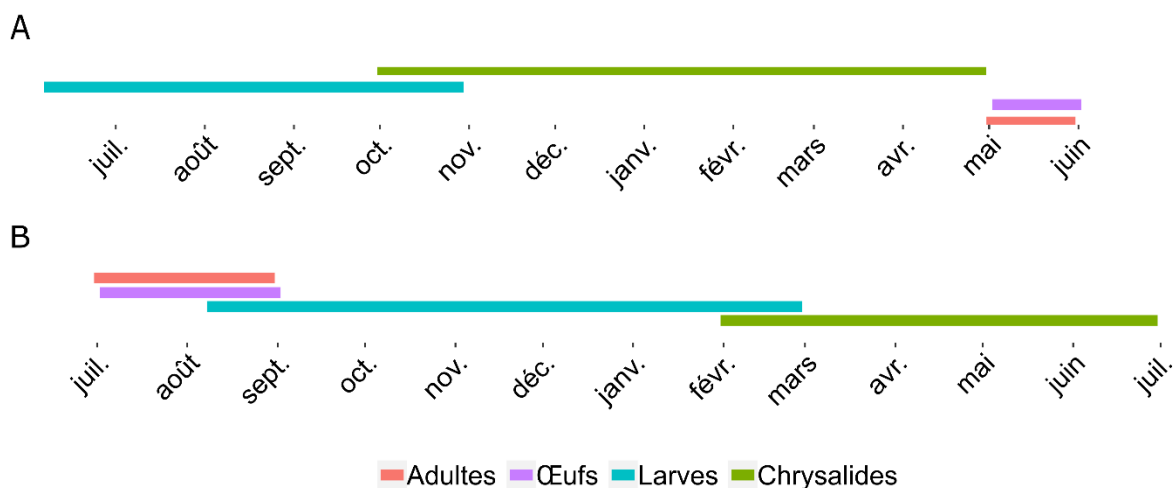


Figure 14 : Phénologies de la Summer Population (A) et de la Winter Population (B) observées à Leiria au Portugal.

D'après des études génétiques, la SP résulterait d'une mutation génétique qui aurait modifié la phénologie et d'un effet de goulot d'étranglement. Cette différenciation entre les deux formes serait récente (Santos *et al.*, 2011; Burban *et al.*, 2020). La température estivale des régions entourant celle de Leiria est supérieure de 4 °C, ceci pourrait expliquer pourquoi la SP ne se trouve que dans la région de Leiria. Il n'est cependant pas improbable que celle-ci évolue et se disperse dans des régions plus continentales ou méditerranéennes. L'établissement et les fortes densités de populations de SP pourraient être dus à une stratégie d'échappement des prédateurs et comment les prédateurs ont répondu à l'apparition de cette nouvelle proie (Pimentel & Nilsson, 2007).

Les individus des deux populations peuvent attaquer un même hôte (pin maritime) et s'alimenter sur des aiguilles du même âge (1 an), ce qui entraîne des conséquences d'autant plus importantes pour l'hôte (vulnérabilité accrue) et les populations (compétition). En effet, il a été démontré que les WP étaient moins importantes en présence des SP, notamment lors des périodes épidémiques. La compétition entre ces deux populations peut être directe au travers du contact des larves sur un même hôte, et indirecte via la diminution de la qualité de la ressource due aux précédentes attaques (Burban *et al.*, 2020).

3.4 Impacts écologique et sanitaire

3.4.1 Impact sur son hôte

Il existe une relation directe entre la disponibilité de la ressource (masse de feuille) présente dans un peuplement et le nombre de larves étant capables de mener à bien son développement. Ainsi, la processionnaire du pin est à l'origine de défoliations importantes (**Figure 15**) et spectaculaires sur des peuplements adultes. Ces défoliations entraînent des conséquences non négligeables sur les peuplements, en effet une corrélation négative entre le nombre de nids, de larves et l'accroissement du diamètre de l'hôte a été mise en évidence (Parlak *et al.*, 2019). Une perte d'accroissement des ligneux de 20 à 45% peut être observée (Abgrall, 2001). Les arbres adultes auraient des graines plus légères de 40% par rapport à un arbre non

attaqué, et auraient une production de graines inférieure de 50%. La diminution de la masse des graines entraîne une diminution du succès des graines et donc de la régénération du pin (Hódar *et al.*, 2003). De plus, la distribution de la processionnaire au sein d'un peuplement est hétérogène, les populations ont tendance à persister d'une année sur l'autre et les femelles peuvent tout à fait pondre sur un seul et même hôte (Pimentel *et al.*, 2017). L'espèce a donc un effet direct sur la performance de son hôte et un effet indirect sur sa régénération (Hódar *et al.*, 2003). Les conséquences des défoliations peuvent persister sur plusieurs années. Il a été démontré que le pin noir mettait en moyenne 2 à 4 ans pour retrouver un taux de croissance équivalent à celui observé avant la défoliation (Sangüesa-Barreda *et al.*, 2014). La processionnaire ne peut pas être à elle seule responsable de la mort de son hôte, mais l'affaiblissement qu'elle provoque rend l'arbre vulnérable à d'autres agresseurs tels que le grand charançon du pin et des espèces de scolytes. De plus, son hôte sera plus sensible au dépérissement face à une perturbation telle qu'une sécheresse extrême (Hódar *et al.*, 2003; Arnaldo *et al.*, 2010; Castagneyrol *et al.*, 2019).

Les aiguilles de pins défoliées vont être plus riches en azote, ce qui suggère qu'elles ont un pouvoir appétant important. Cependant elles sont aussi riches en fibres et en phénols ce qui diminue fortement leur qualité nutritive (Hódar *et al.*, 2004). De ce fait, il y a un feedback négatif des fortes défoliations sur la dynamique des populations de processionnaire du pin (Battisti, 1988; Tamburini *et al.*, 2013). En effet, ces défoliations entraînent une diminution de la quantité et de la qualité de la ressource alimentaire et par conséquent une chute de la fécondité et de la survie des larves sur le peuplement attaqué. Ceci pourrait expliquer les périodes de latence qui suivent les pullulations (périodicité des pullulations de 7 à 10 ans) (Battisti, 1988; Li *et al.*, 2015).



Figure 15 : Attaques de processionnaires du pin sur un jeune pin.

Source : Laura Poitou, INRAE, URZF.

3.4.2 Impact sanitaire

Chez les lépidoptères, la présence de poils chitineux urticants est courante (Vega *et al.*, 1999; Battisti *et al.*, 2011). Les poils urticants peuvent être divisés en trois catégories : (i) les vraies soies (poils détachables), (ii) les soies modifiées (poils raides) et (iii), les épines (structures complexes remplies de sécrétions) (Battisti *et al.*, 2011). Les soies modifiées et les épines sont présentes en moindre densité sur le corps des arthropodes et ne sont généralement pas dispersées dans l'air (Battisti *et al.*, 2011). On retrouve les vraies soies chez *Automeris io* et *Hemileuca maia* au stade larvaire et chez le genre *Hylesia* et *Anaphae* au stade adulte (Lamy, 1990; Battisti *et al.*, 2011). Le genre *Thaumetopoea* regroupe une dizaine d'espèces en Europe et au nord de l'Afrique dont les larves sont urticantes et causent des problèmes sanitaires (Vega *et al.*, 2011; Battisti *et al.*, 2017). En Europe, elles sont représentées par la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*), la processionnaire du pin du nord (*Thaumetopoea pinivora*) et la processionnaire du chêne (*Thaumetopoea processionea*) (Petrucchio Toffolo *et al.*, 2014).

C'est à partir du troisième stade larvaire que le pouvoir urticant de la processionnaire du pin apparaît (Battisti *et al.*, 2011). Les chenilles possèdent une glande située à l'intérieur de petites poches dorsales, appelées miroirs, du fait qu'elles peuvent refléter la lumière. Les miroirs sont présents sur les huit premiers segments abdominaux au niveau des tergites (Lamy *et al.*, 1982; Petrucchio Toffolo *et al.*, 2014). La glande présente dans les miroirs produit une protéine urticante, la thaumétopoéine, qui a été mise en évidence pour la première fois par Lamy *et al.* en 1986 (Lamy *et al.*, 1986). En 2003, Moneo *et al.* et en 2009 Larsson & Backlund, ont découvert deux autres protéines allergéniques, la Tha p 1 et la Tha p 2 (Moneo *et al.*, 2003; Larsson & Backlund, 2009). Ces protéines s'accumulent dans les soies urticantes invisibles à l'œil nu (**Figure 16**). Lorsque les chenilles se sentent en danger, elles se recroquevillent sur elles-mêmes ouvrant ainsi les miroirs et libérant les soies venimeuses (faisant partie de la catégorie des vraies soies). Au cours du développement larvaire, le nombre de miroirs et leur taille augmentent ce qui rend les larves de plus en plus urticantes (Battisti *et al.*, 2011). Au dernier stade, les miroirs contiennent plus d'un million de poils urticants chez la processionnaire du pin (630 mille chez la processionnaire du chêne) (Lamy *et al.*, 1982; Battisti *et al.*, 2011; Petrucchio Toffolo *et al.*, 2014). A chaque changement de stade larvaire, de nouveaux poils sont produits et les anciens sont conservés avec l'exuvie ce qui rend le nid hivernal fortement urticant même après le départ des larves en procession de nymphose. Lorsque la chenille relâche ses soies urticantes car elle se sent menacée, les miroirs resteront vides jusqu'à la prochaine mue (Battisti *et al.*, 2011). Les poils urticants sont très volatils et peuvent être dispersés sur plusieurs kilomètres. Lors de période de pullulations, ils peuvent saturer l'air ambiant du peuplement infesté (Huchon & Démolin, 1970; Moneo *et al.*, 2015). De plus, les poils urticants peuvent persister durant plusieurs années. Les peuplements forestiers comme les arbres ornementaux peuvent être attaqués, ainsi cette défense urticante peut se révéler dangereuse à la fois pour les animaux (de compagnie ou d'élevage) et pour les hommes en provoquant des réactions urticantes, toxiques et allergènes. En effet, les soies contiendraient un mélange de 70 protéines dont 7 allergènes pouvant être délivrés à l'homme (Rodriguez-Mahillo *et al.*, 2012).

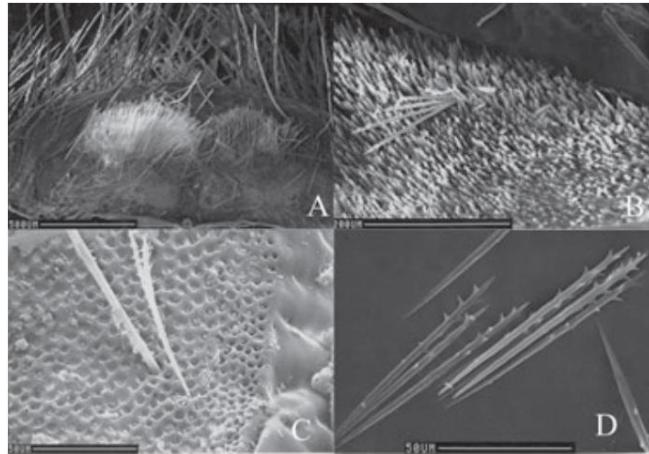


Figure 16 : Micrographique électronique de soies urticantes.

Soies urticantes localisées au niveau des miroirs (A, B et C). Soies urticantes (D). (Vega et al., 2011)

Les pathologies provoquées par les poils urticants des chenilles processionnaires peuvent toucher les yeux, la peau et plus rarement le système respiratoire. Pour être affecté, le poil urticant doit d'abord être mis en contact physique puis la thaumétopoéine doit être libérée. Pour cela le poil doit être rompu (Lamy *et al.*, 1986; Vega *et al.*, 1999). Des œdèmes, rhinites, conjonctivites, et parfois même des réactions anaphylactiques, chez les personnes ayant une sensibilité importante, peuvent en résulter (Vega *et al.*, 1999; Moneo *et al.*, 2015). La réaction la plus fréquente est la réaction cutanée (**Figure 17**). Elle est de deux types, soit immédiate (30 à 60 minutes après contact) et se traduit par des picotements localisés ou non. Soit elle apparaît plus tard et plus intensément (2 à 24h) avec l'apparition de lésions et éruptions cutanées. Il n'est pas rare que les deux types de réactions apparaissent chez une même personne. Les parties affectées sont les parties directement en contact avec les poils urticants, généralement le cou, les poignets et les avant-bras. Une réaction oculaire peut avoir lieu se traduisant par une conjonctivite, une kératite ou une uvéite. Des réactions respiratoires sont moins fréquentes mais peuvent se traduire par une rhinite ou des difficultés à respirer (Vega *et al.*, 2011). Chez les animaux les risques sont les mêmes, il peut y avoir un contact avec la peau, les yeux, une inhalation ou bien une ingestion des poils urticants, des larves, des nids ou des matériels contaminés. Les chiens sont les animaux les plus touchés du fait de leur curiosité naturelle (**Figure 18**). La plupart du temps c'est donc de fortes inflammations des voies orales qui sont observées entraînant un excès de salive, de l'anorexie et des difficultés à boire. Des lésions cutanées et des problèmes respiratoires peuvent apparaître mais ils sont plus rares.



Figure 17 : Réaction cutanée suite à un contact avec des soies urticantes.

Source : INRAE, URZF.



Figure 18 : Nécrose de la langue d'un chien suite à un contact avec des soies urticantes.

(Niza *et al.*, 2012)

D'après une étude réalisée en Espagne de Vega *et al.* (2011), 12% des personnes vivant en milieu rural ont une réaction cutanée aux poils urticants, 9.6% en milieu semi-urbain et 4.4% en milieu urbain. La densité des peuplements de pin, le nombre de résidents et de personnes travaillant en forêt expliqueraient ces différences de réaction (Vega *et al.*, 2011). Le risque d'urtication est d'autant plus grand si la personne est directement en contact avec les larves, cependant, une personne peut aussi être contaminée en touchant du matériel qui a été exposé à la thaumétopoéine (larves mortes, fil de soie, espèce hôte...).

En France, d'après le rapport de l'agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES) de 2020, sur 1338 cas symptomatiques associés à des chenilles émettrices de poils urticants enregistrés entre le 01/01/2012 et le 31/07/2019, 56% étaient dû à la processionnaire du pin (ANSES, 2020). Les personnes symptomatiques liées aux chenilles processionnaires (du pin et du chêne) étaient plutôt jeunes, 25% étaient des enfants de moins de cinq ans. Cela peut être causé par la curiosité des enfants et l'inquiétude des parents qui appellent plus souvent le Centre antipoison. L'exposition indirecte et par voie cutanée était la plus répertoriée (ANSES, 2020).

Comme les poils urticants sont très persistants, les contaminations peuvent avoir lieu à tout moment dans l'année. Cependant, il y a un pic durant les mois du développement larvaire qui est atteint lors du dernier stade larvaire (octobre à mars suivant les régions) (Vega *et al.*, 2011; Moneo *et al.*, 2015). Une récente étude a mis en évidence une différence dans la phénologie de la processionnaire du pin présente en milieu urbain et en milieu forestier (Backe *et al.*, 2021). Comme attendu, le climat chaud apporté par les activités humaines accélère le

développement larvaire, ainsi le cinquième stade est atteint dès le mois de décembre alors que la majorité des larves sont encore au quatrième stade en milieu forestier. Cependant, il semblerait que le cinquième stade larvaire soit plus long en milieu urbain. Ceci augmentant le risque d'urtication (Backe *et al.*, 2021).

Avec l'observation de plus en plus fréquente de cycles atypiques caractérisés par des processions pré-hivernales, il est nécessaire d'alerter la population concernant la période à risque d'urtication et de mettre en place les moyens de lutte au bon moment.

3.5 Moyens de lutte et régulation naturelle

3.5.1 Les moyens de lutte

Il existe plusieurs types de lutte contre la processionnaire du pin. La lutte microbiologique par pulvérisation a longtemps été une des pratiques les plus utilisées. Le Bacille de Thuringe (Bt), *Bacillus thuringiensis*, est une bactérie gram positif qui est pulvérisée au début de l'automne sur les arbres hôtes (Martin, 2005). Ce traitement vise les premiers stades larvaires et en particulier le deuxième stade, ce qui nécessite de bien connaître la phénologie de l'insecte pour optimiser le succès de cette méthode. La bactérie va se déposer sur les aiguilles de pin qui seront ingérées par les larves qui de ce fait seront contaminées et mourront. Cette technique nécessite une météo sans précipitation et sans vent. Si durant les deux semaines après la pulvérisation il y a beaucoup de précipitations alors le bacille risque d'avoir été lessivé, il faut donc réitérer l'opération (Martin, 2005). Il a d'ailleurs été démontré que deux applications étaient nécessaires pour contrôler la population lorsque l'éclosion des œufs se fait sur plus d'un mois (Battisti *et al.*, 1998). Cette bactérie est non spécifique, c'est-à-dire qu'elle touche tous les lépidoptères. Cependant c'est à ce jour le moyen de lutte le plus efficace. Des recherches sont en cours pour essayer de trouver d'autres microorganismes qui permettraient de réguler la population. Aydin *et al.* (2018) ont mis en évidence l'efficacité d'un champignon pathogène, le *Metarhizium brunneum*, à affecter les œufs et les jeunes larves de la processionnaire du pin et de sa « cousine » du nord *T. wilkinsoni*. Les larves de processionnaire sont connues pour être sensibles aux champignons notamment à *Beauveria bassiana* qui infecte les larves et les chrysalides (Aydin *et al.*, 2018).

La deuxième méthode la plus utilisée est le piégeage des adultes. Ce piégeage permet de suivre l'émergence des papillons et leur période de vol afin de mieux appréhender ces événements et optimiser la mise en place des moyens de lutte. Le piégeage de masse permet de participer à la régulation de la population. Il existe différents types de pièges comme le piège delta ou à entonnoir entre autres. Ces pièges ont tous pour objectif d'attirer les mâles avec des phéromones sexuelles sur une plaque de glue (piège delta) ou dans un récipient (piège à entonnoir) duquel ils ne pourront plus sortir (**Figure 19**). Ils nécessitent le déplacement d'un opérateur pour récupérer les papillons piégés et pour réaliser les comptages. Ces dernières années, des pièges automatiques ont été développés afin de réduire les coûts financiers et le temps de manipulation, et certains peuvent être connectés. Le *Collection Bottle Rotator*® est un piège de type entonnoir constitué de huit bouteilles de collecte. Le changement de bouteille se fait automatiquement à une fréquence pouvant être définie (**Figure 20**). Cela permet de diminuer le nombre de déplacements. Le Z-Trap® et le CapTrap® sont des pièges à phéromone de type entonnoir qui télétransmettent les données de comptages (**Figure 20**). Les comptages

journaliers du Z-Trap® sont accessibles via un ordinateur ou un smartphone. Le CapTrap® possède un capteur alimenté par un panneau solaire permettant de compter le nombre de captures. Le capteur est calibré en fonction de l'espèce visée, ce qui permet de limiter les faux positifs. Sur l'interface web, en plus du nombre de captures, le niveau de batterie du piège et des données météorologiques simulées en sa position peuvent être récupérés. Le TrapView® est un piège delta automatique et connecté qui télétransmet des photos de la plaque de glue prise à un intervalle de temps prédéfini par l'opérateur. Les comptages et identifications peuvent être réalisés par un logiciel de traitement d'image automatisé.



Figure 19 : Différents types de pièges à phéromone.

De gauche à droite, piège à entonnoir et piège delta.

Source : INRAE, URZF.



Figure 20 : Différents pièges à phéromone automatique.

De gauche à droite, Collection Bottle Rotator®, Z-Trap® et CapTrap®, et TrapView®.

Source : INRAE, URZF.

Des méthodes mécaniques peuvent être aussi utilisées pour capturer les chenilles : (i) lors du développement ou (ii) lors de la procession de nymphose. (i) Les nids peuvent être prélevés et détruits par incinération ou trempage. Suivant les stades larvaires présents à l'intérieur, le nid va être plus ou moins étanche, il est donc nécessaire de vérifier si les chenilles sont bien mortes. Cette méthode peut-être facilement mise en œuvre sur de jeunes pins et de petite surface. (ii) Les chenilles en procession peuvent être capturées lorsqu'elles descendent le long du tronc. Pour cela des pièges à interception peuvent être installés comme les Écopièges® (**Figure 21**). Ces pièges sont constitués de deux parties. La première est un anneau de mousse surmonté d'une collerette qui va permettre d'encercler le tronc d'arbre. De la pâte à papier est utilisée pour colmater les trous qui peuvent se former entre la mousse et l'écorce de l'arbre. La deuxième partie est un sac rempli de terre permettant aux chenilles d'effectuer leur nymphose. La première et la deuxième partie sont reliées par un tuyau. Ainsi lorsque les chenilles descendent, elles vont être interceptées par le cerclage en mousse puis tomber dans le tuyau et

enfin dans le sac. Il est important de vérifier le colmatage pour éviter que les chenilles ne s'échappent par un trou. Les sacs doivent aussi être inspectés car ils peuvent être endommagés par des prédateurs ou des personnes. Ces deux méthodes visant les chenilles sont écologiques mais difficilement applicables à large échelle. Elles nécessitent des interventions régulières avec un équipement de protection pour limiter le risque d'urtication.



Figure 21 : Écopièges®.

Source : Patrick Pineau, INRAE, URZF

En forêt, la lutte chimique fut très utilisée jusque dans les années 1990. C'est le diflubenzuron, un insecticide inhibiteur de la mue qui était largement utilisé en forêt (Géri *et al.*, 1985; Martin, 2005; Aydın *et al.*, 2018). Dans les années suivantes, la lutte chimique a été remplacée par la lutte microbiologique (Pauly, 2006). En 2010, la loi Grenelle interdit la pulvérisation par voie aérienne. Ainsi, en forêt, la pulvérisation du Bacille est arrêtée. Dans les jardins, espaces végétalisés et infrastructures, du fait de changements de politique (loi Labbé de 2014 interdisant l'usage des traitements chimiques par les particuliers et collectivités), la lutte chimique n'est quasiment plus en vigueur. Quatre campagnes d'enquêtes réalisées en France ont permis de mettre en évidence qu'entre 2009 et 2019, l'utilisation de la lutte chimique par les communes interrogées est passée de 11,5% à 0,4% (Brinquin *et al.*, 2020). Les communes préférant opter pour des méthodes plus respectueuses de l'environnement (Brinquin *et al.*, 2020).

Aucun de ces moyens de lutte n'est efficace à 100%. Il est donc préconisé d'en combiner plusieurs (Martin & Brinquin, 2012). Sachant que les différents moyens de lutte ne visent pas le même stade, il est important de connaître la phénologie de l'espèce pour les mettre en place au bon moment afin de maximiser leur efficacité (**Figure 22 & 23**).

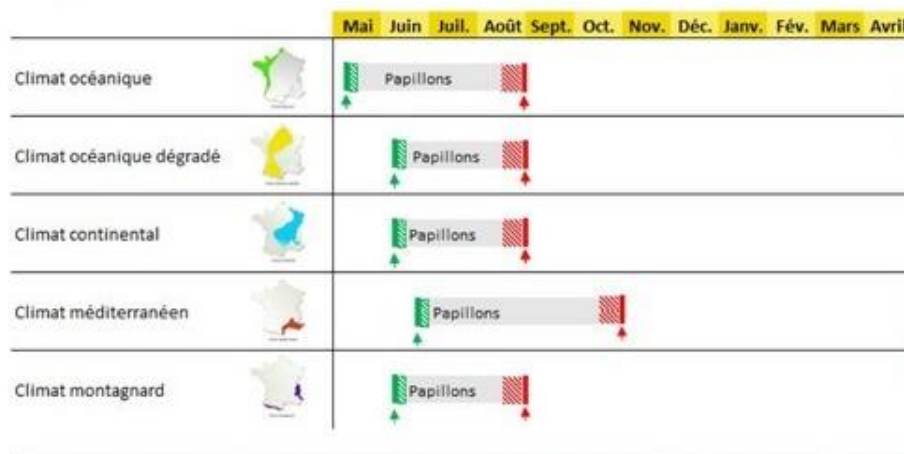


Figure 22 : Période des pièges à phéromone selon le climat.

Période d'installation (vert) et de démontage (rouge)

Source : (Brinquin & Martin, 2017)

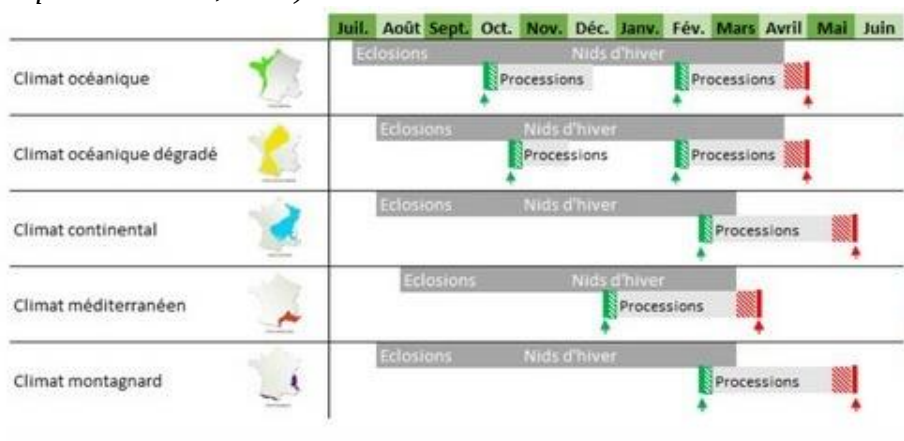


Figure 23 : Période des pièges à procession selon le climat.

Période d'installation (vert) et de démontage (rouge)

Source : (Brinquin & Martin, 2017)

3.5.2 Régulation naturelle

Une régulation naturelle des populations de processionnaire du pin est effectuée via différents ennemis naturels. La processionnaire du pin est attaquée par de nombreux parasitoïdes et prédateurs durant ses différents stades de vie (Biliotti, 1958; Abgrall, 2001). Les parasitoïdes sont des insectes dont les larves se développent au détriment de son hôte et causent la mort de celui-ci. Ils sont les principaux régulateurs des populations de l'espèce et s'attaquent aux stades œuf, larvaire et nymphal.

Les parasitoïdes des œufs sont essentiellement des hyménoptères. Ces parasitoïdes réalisent deux générations par an. Les adultes de la première génération émergent à la fin du printemps, ainsi ils peuvent pondre dans les pontes de processionnaires qui viennent juste d'être déposées par les femelles. Le développement des parasitoïdes est plus rapide que celui de la processionnaire, ainsi après deux à trois semaines la deuxième génération apparaît et peut

encore parasiter des œufs qui n'ont pas éclos et qui n'ont pas été parasités par la génération précédente. Les adultes de cette seconde génération passent l'hiver en diapause et émergent à la fin du printemps de l'année suivante. Plusieurs espèces de parasitoïdes peuvent être retrouvées sur une même ponte. Ils sont préférentiellement au niveau des extrémités, au niveau des œufs les plus vulnérables, car protégés par une couche d'écailles moins importante, ce qui facilite l'insertion de l'ovipositeur du parasite (Auger-Rozenberg *et al.*, 2013). Les deux parasites les plus abondants sont *Ooencyrtus ptyocampae* et *Baryscapus servadeii* (Hyménoptères) (**Figure 24**). *O. ptyocampae* est un généraliste présent dans tout le bassin méditerranéen. Il s'attaque aux œufs de différentes espèces de processionnaires mais aussi d'autres lépidoptères tels que Bombycidae, Lasiocampidae et Sphingidae et d'hétéroptères comme les hémiptères Coreidae et Pentatomidae. Ce parasitoïde ne pond qu'un seul œuf par hôte, il est dit solitaire (Auger-Rozenberg *et al.*, 2013). *B. servadeii* est une espèce spécialiste qui ne s'attaque qu'aux processionnaires et qui est présente dans tout le bassin méditerranéen. C'est aussi un parasitoïde solitaire (Auger-Rozenberg *et al.*, 2013). *B. servadeii* est plus abondant sur les pontes présentes sur pin noir et maritime, tandis que *O. ptyocampae* a une dominance significative sur les pontes collectées sur du pin sylvestre (Arnaldo & Torres, 2006). Au stade œuf, la régulation de la population est essentiellement faite par les parasitoïdes. Cependant, il a été démontré qu'au niveau de la zone d'expansion le taux de parasitisme est significativement plus bas que dans le cœur de l'aire (Imbert, 2012). Toutefois, les œufs peuvent aussi être attaqués par une espèce d'orthoptère, *Ephippiger ephippiger* (Mirchev *et al.*, 2015).



Figure 24 : Principaux parasitoïdes des œufs de processionnaire du pin.

Ooencyrtus ptyocampae (gauche) et *Baryscapus servadeii* (droite) (van Halder & Dulaurent, 2009).

Les larves vont être principalement régulées par la prédation. En effet le nombre de prédateurs est plus conséquent que le nombre de parasitoïdes. On retrouve des oiseaux comme la grive, le merle, la mésange et le coucou gris, mais aussi des carabes tels que *Calosoma sycophanta* et *Calosoma inquisitor* qui s'attaquent aux derniers stades larvaires (Kanat & Alma, 2004; de Boer & Harvey, 2020). *C. sycophanta* est un prédateur forestier connu notamment pour être l'ennemi naturel du bombyx disparate (*Lymantria dispar*), on le retrouve en tant que prédateur de la processionnaire du pin en Turquie notamment (Kanat & Alma, 2004; de Boer & Harvey, 2020). Les jeunes larves quant à elles peuvent être mangées par la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). La présence de ce prédateur dans des plantations de pin limiterait les attaques par la processionnaire du pin (Way *et al.*, 1999). Les parasites les plus abondants pour le stade larvaire sont des diptères tels que *Phryxe cauata*. Il est retrouvé d'année en année même si son taux de parasitisme est inférieur à 5%. Les autres parasites sont *Compsilura concinnata*, *Anomalon latro*, *Xanthandrus eremita*, *Erigorgus fermorator* et *Villa brunnea* (Abgrall, 2001).

Les chrysalides sont aussi parasitées par *Villa brunnea*, les jeunes larves vont s'enfoncer dans le sol et terminer leur développement à l'intérieur des chrysalides de processionnaire du pin. *Coelichneumon rudis* et *Conomorium eremita* sont aussi reconnus comme des parasites de ce stade (Abgrall, 2001). Du côté des prédateurs, la huppe fasciée possède une forme de bec adaptée qui lui permettrait de déterrer les chrysalides. Concernant les adultes, ils sont principalement mangés par des oiseaux, des chiroptères mais aussi la guêpe *Vespula germanica* et la fourmi *Formica rufa*.

Les parasitoïdes sont limités par la température et le taux de parasitisme semble suivre un gradient altitudinal avec une diminution du taux en hautes altitudes (Suárez-Muñoz *et al.*, 2019). Le succès d'expansion vers le nord et les hautes altitudes de la processionnaire du pin peut être expliqué par l'échappement de la microévolution qu'elle peut avoir avec ses ennemis naturels. L'impact de ses ennemis le long des deux gradients d'expansion est peu connu. Cependant, à ce jour, aucun parasitoïde des œufs n'a été retrouvé chez les populations pionnières du bassin parisien (de Boer & Harvey, 2020). En plus de cette échappement de la pression des parasitoïdes au niveau du front d'expansion (Imbert, 2012), le changement climatique pourrait peut-être conduire à une désynchronisation entre la phénologie des parasitoïdes et celle de la processionnaire. Cependant, cet aspect ne sera pas étudié dans cette thèse.

Les oiseaux spécialistes comme la huppe ont besoin d'habitats spécifiques tandis que les généralistes peuvent plus facilement être utilisés comme agents de contrôles biologiques puisque leurs besoins sont moindres au niveau de l'habitat et qu'ils ont tendance à atteindre une densité plus importante. Il a été démontré que le nombre d'oiseaux augmentait significativement avec la densité de processionnaires lors des hivers froids, c'est le cas notamment de la mésange charbonnière qui est un généraliste. Cependant des facteurs tels que la fragmentation du paysage et sa composition peuvent limiter la réponse directe entre la densité de l'espèce et celle des oiseaux (Barbaro *et al.*, 2013). Ainsi une lutte sylvicole peut être envisagée en suivant la théorie de la lutte par association (Martin, 2005; Castagnérol *et al.*, 2014a). En favorisant la biodiversité d'essence forestière, le nombre d'hôtes et les signaux associés (chimiques et visuels) vont être dilués et le nombre d'habitats favorables aux ennemis naturels va augmenter (Jactel *et al.*, 2011). A plus fine échelle, une lutte biologique peut être mise en place en installant des nioirs notamment pour les mésanges. Au Portugal, une étude a été réalisée pour déterminer si la densité de mésanges charbonnières répondait à l'apparition de la *Summer population* (SP). Il a été démontré que l'abondance de ce généraliste était significativement supérieure dans les zones de présence de la SP que dans les zones de la WP. Le taux de reproduction des mésanges est plus important dans les zones de présence de la SP ce qui peut expliquer un nombre plus important d'oisillons lors de la deuxième couvée qui coïncide avec la présence des adultes de processionnaire du pin (Pimentel & Nilsson, 2007).

Au regard de la variabilité de la phénologie de l'espèce en fonction du climat et de la spécificité des moyens de lutte aux différents stades, il est nécessaire d'améliorer la compréhension de la phénologie et de ses changements afin d'assurer l'efficacité des moyens de lutte.

4. Objectifs de la thèse

La processionnaire du pin est un lépidoptère défoliateur considéré comme un modèle d'étude pour comprendre l'impact écologique du changement climatique sur les espèces. En effet, un lien direct entre l'avancée de sa distribution vers le nord et les plus hautes altitudes, et l'augmentation des températures hivernales a été démontré (Battisti *et al.*, 2005). La prise en compte de l'interaction entre la distribution de l'espèce et sa phénologie pourrait permettre de mieux comprendre l'effet du changement climatique sur sa dynamique spatio-temporelle (Robinet *et al.*, 2015). Les réponses phénologiques peuvent altérer les performances sous des climats changeants, interagissant à leur tour avec le potentiel de distribution des espèces. Il est donc important de comprendre les paramètres de cette interaction, et dans un premier temps, il est nécessaire de comprendre la façon dont la phénologie peut être affectée par le changement climatique. De plus, cette espèce engendre des problèmes de santé publique et des pertes économiques dans le secteur forestier. D'un point de vue appliqué, il est donc important de mieux comprendre l'évolution de sa phénologie afin de pouvoir mettre en place au bon moment les moyens de lutte ciblés sur un stade donné.

L'enjeu principal de la thèse est de comprendre comment la phénologie de la processionnaire du pin est impactée par le réchauffement climatique. Pour répondre à cette question, plusieurs objectifs sont définis. Le premier est de déterminer si les hypothèses énoncées par Huchon & Démolin (1970) et Robinet *et al.* (2015) concernant l'adaptation du cycle de vie de l'espèce en fonction des trois contraintes climatiques identifiées (hautes températures de l'été, premiers gels et basses températures de l'hiver) se vérifient. Le deuxième a pour but d'établir si les différents cycles de vie ont été modifiés du fait du changement climatique. **Ainsi dans le chapitre 1, des suivis de la phénologie dans différentes régions bioclimatiques sont présentés et comparés à des données historiques. Ce chapitre comprend un *data paper* prochainement soumis dans le journal *Data in Brief*.**

Le troisième objectif est d'identifier les mécanismes responsables des modifications de phénologie face au changement climatique. Pour tester l'hypothèse que l'augmentation de la température globale entraîne une accélération du cycle de vie et qu'un automne chaud peut provoquer des périodes de procession étendues de novembre à mars (Robinet *et al.*, 2015), un modèle phénologique est développé. Il est calibré sur des courbes de performances thermiques obtenues en conditions contrôlées et il est validé sur les données de suivis actuelles présentées dans le chapitre 1. Ce modèle prend comme variable la température de l'air pour prédire les stades phénologiques de l'œuf jusqu'au dernier stade larvaire (L5). D'un point de vue appliqué, ce modèle peut être utilisé comme aide à la décision dans la mise en place des moyens de lutte et d'alerte concernant la période durant laquelle le risque d'urtication est élevé. **Le développement du modèle qui permet de décrire la phénologie de la processionnaire du pin et de prédire ses modifications face au changement climatique est présenté dans le chapitre 2. Ce chapitre intègre un article bientôt soumis dans le journal *Ecology*.**

Un microclimat chaud au niveau des pontes de processionnaire du pin a été déterminé et a fait l'objet d'un modèle biophysique. A l'image des œufs, les larves ne sont pas toujours exposées à la température de l'air car elles passent une partie de leur temps dans les nids de soie qu'elles tissent. Le dernier objectif est donc de déterminer et simuler le microclimat associé au nid de soie tissé par les larves afin de quantifier la différence entre la température dans le nid et celle de l'air. Pour cela, un modèle biophysique du nid est développé afin d'estimer la

température à l'intérieur du nid en fonction de la température de l'air et du rayonnement global. Ce modèle permet d'estimer la température réelle ressentie par les larves lorsqu'elles se trouvent à l'intérieur du nid. Dans celui-ci, la température peut atteindre des valeurs très hautes. Afin de mettre en relation les microclimats de la ponte et du nid avec la tolérance thermique au chaud des différents stades nous avons mené des expérimentations en laboratoire. **Dans le chapitre 3, sont présentés le modèle biophysique du nid (article paru dans *Journal of Thermal Biology* en 2021) et la tolérance thermique au chaud des œufs et des larves.**

Pour finir, dans la dernière partie, nous mettons en relation les résultats obtenus dans ces trois chapitres pour discuter plus globalement de l'effet du changement climatique sur la phénologie de la processionnaire du pin.

Chapitre 1 : Variations spatiales de la phénologie en fonction du climat – données actuelles et données historiques

Avant-propos :

Ce chapitre se démarque des autres de par son organisation. Il décrit principalement les données d'observations qui ont été utilisées dans l'étape de validation du modèle (dont le développement est décrit dans le chapitre suivant) et il intègre un *data paper* faisant la synthèse des données disponibles et présentant les protocoles utilisés pour les obtenir. Dans ce chapitre, ces données observationnelles acquises au cours de la thèse sont néanmoins discutées au regard : (i) de données historiques, pour certaines retravaillées afin de pouvoir les comparer, et (ii) d'hypothèses définies dans les années 1960/1970 par Guy Démolin (INRA Avignon), et font donc l'objet d'un chapitre à part entière.

Pour plus de clarté, ce chapitre n'étant pas construit autour d'un article scientifique avec une organisation classique, il est découpé en quatre parties : Introduction, Matériels et Méthodes, Résultats et Discussion. La partie Matériels et Méthodes intègre le *data paper*.

Par ailleurs, les données de ce chapitre sont celles qui ont été le plus impactées par les restrictions (pour les missions terrain) liées à la crise sanitaire du Covid-19.

1. Introduction

Spécialiste de la processionnaire du pin, Guy Démolin (INRA Avignon) a énoncé dans les années 1970, une hypothèse concernant la variabilité de la phénologie de l'espèce, en France, en fonction de trois grandes contraintes climatiques. Les hautes températures de l'été influenceraient le premier stade larvaire tandis que les premiers gels affecteraient le second stade et les basses températures de l'automne et l'hiver, les stades suivants. Il a ainsi construit un abaque terrain représentant la phénologie de l'espèce sur le territoire français au regard de la distribution de l'époque (*cf* Introduction générale §3.3.1, **Figure 13**) (Huchon & Démolin, 1970; Démolin *et al.*, 1998; Robinet *et al.*, 2015; Roques, 2015).

Durant ces mêmes années, un réseau de surveillance de la processionnaire du pin a été créé. Les membres du réseau ont notamment réalisé des observations de la phénologie (période de vol et de procession) sur plusieurs sites français au sein de l'aire de distribution de l'espèce. J-F. Abgrall (CEMAGREF) a écrit un rapport rendant ainsi les données publiques (Abgrall, 2001).

Ces données peuvent être utilisées comme référence de la phénologie avant la phase d'expansion contemporaine (observée depuis les années 1990 ; *cf* Introduction générale §3.2) et être comparées avec des données actuelles qui sont influencées par un climat différent. Cela permettrait de déterminer si un effet du changement climatique sur la phénologie est d'ores et déjà perceptible et si celui-ci est différent suivant les régions et les climats (c'est-à-dire suivant les différentes régions bioclimatiques). De plus, ces comparaisons permettraient de déterminer si les hypothèses de G. Démolin sont toujours explicatives concernant la variabilité phénologique et si elles peuvent être appliquées dans des zones nouvellement colonisées.

Par conséquent, des suivis de la phénologie ont été réalisés durant trois années d'observations. Du fait de la longueur limitée de cette série temporelle, une analyse poussée n'a pas pu être réalisée. Les données acquises permettent seulement de faire une première exploration de ces questions.

Les différents événements phénologiques suivis dans cette étude étaient la période de vol et de procession, comme dans les suivis historiques, et le développement larvaire. Depuis les années 1970, de nouvelles techniques de suivis du vol et des processions ont été développées et ont été utilisées ici pour la première fois.

Les sites de suivis ont été choisis en fonction des trois contraintes climatiques identifiées par G. Démolin. Ces sites représentent différentes combinaisons possibles entre les contraintes (hiver doux et été chaud, hiver rigoureux et été doux, hiver rigoureux et été chaud... *cf* §2. Matériels et Méthodes). Ils sont donc présents dans des régions bioclimatiques différentes et situés dans des endroits contrastés de manière à couvrir les trois grands gradients climatiques français (sud/nord, océanique/continental et plaines/montagnes, *cf* Introduction générale §3.3.1). De plus, lorsque cela a été possible, les sites ont été choisis à proximité de ceux des suivis historiques.

La phénologie sur trois sites a pu être comparée aux données historiques. Cela a permis d'apprécier le niveau de variabilité interannuelle sur une série de plusieurs années avant l'expansion. Pour cela les données des années 1970 ont été remises en forme.

Deux sites non étudiés dans les années 1970 ont été suivis dans cette étude. Chacun de ces sites présentant un intérêt spécifique. Le premier est situé en marge nord de distribution sous climat semi-continental (**Figure 25**), en limite d'aire de distribution de l'espèce dont la présence était très fluctuante entre 1970 et 1980 (Abgrall, 2001). Ce site a également été choisi du fait de l'hypothèse énoncée par Robinet *et al.* (2015) concernant la présence potentielle des trois contraintes dans cette zone (gels précoces, hivers froids et étés chauds). De ce fait, cette région pourrait être un modèle d'étude pour comprendre la faible progression de l'espèce et le lien potentiel avec les facteurs déterminant ses réponses phénologiques. Il est donc important de commencer à documenter cette région. Le second site est également situé dans une zone de la marge nord mais en façade océanique qui n'était pas colonisée à l'époque (**Figure 25**). L'intérêt de ce site est la présence de comportements atypiques. En effet, des processions précoces massives ont été observées durant l'automne 2015. Ce phénomène a aussi été observé en climat océanique dégradé depuis 10 à 15 ans (Boutte, 2012) (Automnes 2011, 2014, 2015 et 2017, notamment à Orléans, Jérôme Rousselet, Com. Pers.). Dans les années 1970, ces processions précoces n'étaient observées que sur quelques sites très localisés en Charente-Maritime (île de Ré, site inclus dans les suivis actuels) et dans le Morbihan (péninsule de Quiberon).

Concernant ce phénomène de procession précoce, l'objectif de l'étude était : i) d'acquérir des données quantifiées dans le cadre d'un suivi, ii) de déterminer la fréquence de ce phénomène, et iii) d'explorer si ce phénomène est amené à se généraliser avec le changement climatique (notamment en marge de la zone océanique, voire en zone subméditerranéenne). Si la co-occurrence de processions précoces pré-hivernales et de processions post-hivernales devient plus fréquente alors cela soulèverait des questions concernant la gestion de la période de risque d'urtication qui sera de ce fait plus longue (*cf* impact sanitaire dans l'introduction générale §3.4.2). Ainsi, il est nécessaire de commencer à documenter ces phénomènes afin de créer une référence à laquelle pourront être comparées des données récoltées dans le futur. C'est pourquoi, le premier objectif de cette étude était de démarrer des suivis phénologiques (vol, procession et développement larvaire) de manière standardisée.

2. Matériels et méthodes

2.1 Suivis de la phénologie

2.1.1 Suivis actuels

2.1.1.1 Choix des sites de suivis

Le choix des sites de suivis a été basé sur les différentes régions climatiques définies par Joly *et al.* (2010) et les régions bioclimatiques définies par Huchon & Démolin (1970) sur la base des trois principales contraintes hypothétiques de l'espèce. Ainsi, trois sites ont été sélectionnés le long d'un gradient nord-sud dans les régions à climat océanique franc caractérisé par des étés et hivers doux (Contis-les-bains, l'île de Ré et Erquy) (**Figure 25** et **data paper**). Le site d'Orléans a été choisi car il se trouve en climat océanique dégradé défini par des étés frais et des hivers plus précoces et frais que le climat océanique franc. Pour représenter le climat méditerranéen et ses étés chauds, le site d'Avignon a été sélectionné (**Figure 25** et **data paper**). Pour finir, afin d'avoir des sites avec une contrainte froide hivernale forte (climat semi-continental et de montagne) les sites de Beaune et Serre-Ponçon ont été choisis (**Figure 25** et

data paper). Le site de Beaune est caractérisé par des gels précoces (début septembre) et par des étés potentiellement chauds. Les trois contraintes peuvent donc se retrouver sur ce site. De plus, certains sites ont été sélectionnés de par l'existence de données historiques issues des suivis du réseau de surveillance de la processionnaire du pin sur le même site (Ile de Ré, Contis-les-bains) ou à proximité (Orléans, Avignon). Pour le site d'Orléans, il existe en plus une série plus longue de données récentes récoltées par l'URZF (2012-2018). Le site d'Erquy correspond à une région qui n'était pas encore colonisée dans les années 1970. La région de Beaune était quant à elle en limite d'aire (Abgrall, 2001) et n'a donc pas été suivie à cette époque.

Les autres caractéristiques des sites sont fournies dans le *data paper* (type d'environnement, essences présentes et échantillonnées, ...)

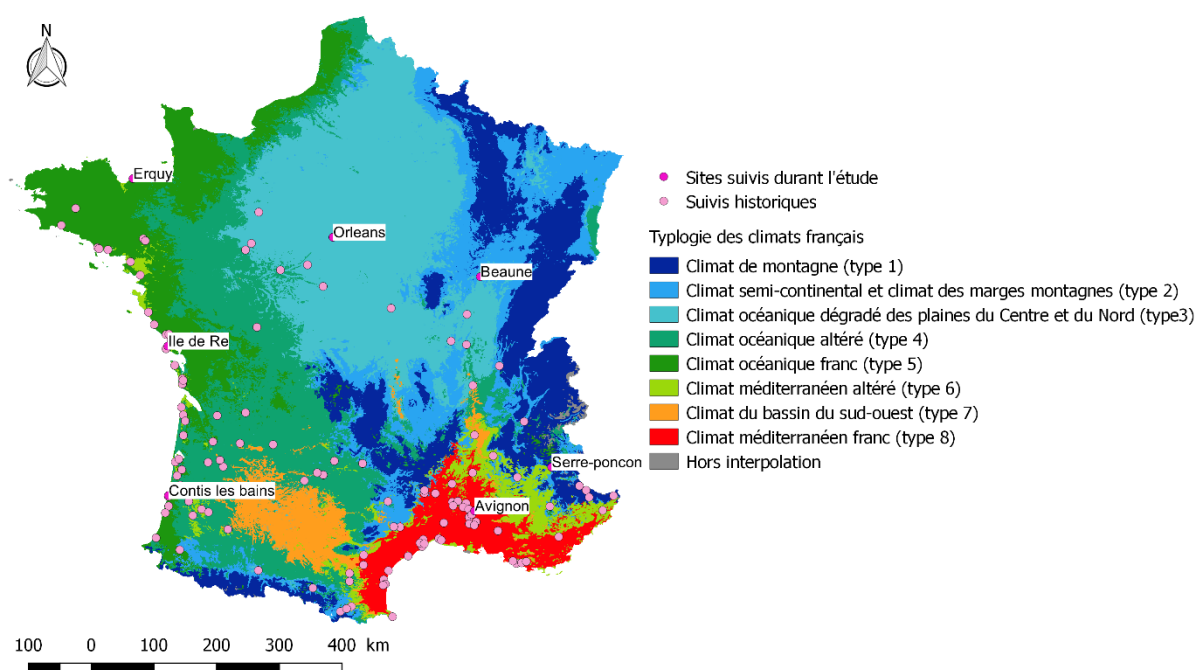


Figure 25 : Sites de suivis actuels et passés de la phénologie de la processionnaire du pin. Carte réalisée sur QGIS 2.18.26 d'après Joly et al., 2010. Les climats de montagne et semi-continentaux sont ceux où les contraintes froides (premiers gels précoces et hivers rigoureux) sont les plus fortes. Le climat semi-continentale a des étés chauds. Les climats océaniques francs et dégradés sont les plus permissifs (étés et hivers plus doux). Le climat méditerranéen est marqué par des étés chauds et secs (contrainte chaude) mais des hivers doux.

2.1.1.2 Le vol des adultes

Afin d'estimer la période d'émergence des adultes, des pièges à phéromones comptant automatiquement les papillons et télétransmettant les données ont été utilisés (CapTrap®, §3.5.1 de l'introduction générale). Ces pièges donnent automatiquement le nombre de mâles capturés par jour. Une étude réalisée avant cette thèse (Buradino, 2019) a démontré que le nombre de faux-positifs (interception et comptage d'une autre espèce) était quasi-nul. Cependant, des artefacts de mesures peuvent être produits par le piège lui-même lors des premiers jours qui suivent son installation. Le taux de faux-négatifs s'est avéré variable dans différents essais et dépend du réglage de la sensibilité du capteur. Il n'affecte pas ou peu la représentativité de la mesure (forme de la courbe de vol) lorsque le niveau de captures est élevé.

Un faible nombre de papillons volant entraîne une diminution de la qualité de l'enregistrement du vol, notamment au niveau des queues de distributions. Il est à noter que le niveau de population de la processionnaire du pin peut présenter des cycles d'environ 7 à 9 ans (Démolin *et al.*, 1998; Boutte, 2014; Robinet *et al.*, 2014; Toïgo *et al.*, 2017). Buradino (2019) recommande d'atteindre un niveau de captures supérieur à 100 papillons sur l'ensemble de la saison pour apprécier correctement la courbe de vol sur un site donné (début, fin, date de 50% des émergences, nombre de pics, ...) et donc d'adapter le nombre de pièges par site à cet objectif. Le nombre de comptages journaliers télétransmis par le CapTrap® sera par la suite considéré comme étant le nombre de papillons réellement capturés chaque jour. L'émergence des mâles et femelles étant synchronisée, les pièges à phéromones permettent d'obtenir une bonne estimation de la période de vol même s'ils ne capturent que les mâles. Le vol a été suivi en 2019 et 2020 sur différents sites (**Table 2** du *data paper*). La durée de vie du papillon étant courte (*cf* Introduction générale §3.1.1), l'enregistrement du vol donne une bonne approximation de la dynamique de ponte sur le terrain et donc du début du développement embryonnaire.

2.1.1.3 Le développement larvaire

Le développement larvaire se déroule en cinq stades (L1 à L5). Les larves se distinguent de par leur coloration, le volume de leur capsule céphalique, leur taille et la quantité de soie produite (Martin, 2005) (*cf* Introduction générale §3.1.1, **Figure 6**). Les hypothèses de G. Démolin reposent sur l'évitement de stades précis à des contraintes climatiques (les hautes températures pour les L1, les premiers gels pour les L2 et les froides températures de l'automne et de l'hiver pour les L3 et surtout pour les L4 et L5). Ainsi il est nécessaire de déterminer l'occurrence des différents stades larvaires pour évaluer l'effet potentiel des conditions météorologiques.

Pour suivre le développement larvaire, des prélèvements de nids ont été effectués à l'aide d'échenilloir :

- d'octobre à mai en 2018/2019 autour des sites choisis pour le piégeage des papillons :à Orléans et Erquy
- d'octobre à mars en 2019-2020 à l'île de Ré, Erquy, Orléans, Avignon, Serre-Ponçon et Beaune
- de septembre à mars en 2020-2021 sur les 7 sites (**Table 4** du *data paper*).

Sur certaines zones de collecte, plusieurs essences de pins étaient présentes (Erquy, Ré, Orléans, Avignon et Serre-Ponçon), sur d'autres une seule ou presque (Contis-les-bains et Beaune). Les nids ont été principalement échantillonnés sur du pin noir sauf à Contis-les-bains où il s'agissait de pin maritime (seule essence de pin présente sur le site et dans ses environs). A Avignon, Ré et Erquy, des prélèvements supplémentaires sur pin sylvestre (*P. sylvestris*), d'Alep (*P. halepensis*), parasol (*P. pinea*) et de Monterey (*P. radiata*) ont été réalisés (**Table 4** du *data paper*) afin d'explorer la possibilité d'un effet de l'essence sur le développement des larves. La taille de la zone de prélèvements a été approximativement déterminée en début de saison pour chaque site pour que l'ensemble des prélèvements de la saison puisse y être réalisés sans avoir épuisé le nombre de nids présents avant la fin de la saison (*data paper*). Le nombre de nids échantillonnés dépend du site et de la saison d'observation (*data paper*). L'objectif visé était

de 20 nids par site et par date de prélèvement pour l'échantillon principal, mais le nombre de nids réellement collectés va de 5 à 41 nids (**Table 4** du *data paper*). Pour les prélèvements sur d'autres essences, le nombre était en moyenne de cinq nids par essence. Ceci est une étude préliminaire qui permet d'estimer le ou les stades dominants présents aux dates de relevés et non les queues de distribution (*i.e.*, individus précoces et tardifs). Les nids ont été ouverts et les larves ont été mises dans des tubes remplis d'alcool 70° ramenés au laboratoire pour dénombrer les stades larvaires présents. Chaque tube était référencé de manière à retrouver la date de relevé, l'essence sur laquelle le nid a été prélevé ainsi que les coordonnées géographiques du nid (enregistrées à l'aide d'un GPS Garmin12). L'existence de biais de collecte n'a pas à notre connaissance été évalué pour cette méthode, mais plusieurs peuvent être envisagés (signes de présence de certains stades larvaires plus facilement détectables que d'autres, nids de grosse taille plus visible, collecte de larves issues seulement de pontes écloses alors que d'autres ne le sont pas, nids en train de se vider au moment des processions, nids plus ou moins visible selon l'essence, collecte de nids uniquement à portée d'échenilloir pouvant être problématique si leur distribution n'est pas aléatoire, etc ...).

La taille des nids étant très variable et pouvant compter jusqu'à plusieurs centaines d'individus, 60 chenilles ont été choisies aléatoirement puis leur stade a été identifié pour déterminer la proportion de larves par stade dans chaque nid. Une étude préliminaire a en effet permis de déterminer que ce seuil de 60 chenilles était représentatif (voir § suivant). Toutefois, dans certains nids, le nombre de chenilles présentes était inférieur à 60, et dans ce cas, la proportion de larves par stade était basée sur un nombre moins élevé. La taille de la capsule céphalique ainsi que, pour les L1, la couleur du corps des larves ont été estimées visuellement et ont servi de critères pour déterminer le stade. Aucune mesure de taille n'a cependant été réalisée (en raison du temps que cela nécessite et d'un risque accru d'urtication). A la place des échantillons de référence ont été utilisés pour une comparaison visuelle. Les étapes de mise en stockage et de comptages des larves ont nécessité un équipement de protection individuel (combinaison et gants jetables, ainsi qu'un appareil de protection respiratoire filtrant à ventilation assistée) afin de limiter le risque d'urtication.

Le seuil de 60 larves à compter pour avoir une bonne estimation de la proportion de chaque stade dans le nid a été déterminé après avoir dénombré le nombre de larves et leur stade dans 18 nids. Ensuite plusieurs calculs ont été effectués sous R (version 3.5.0). Premièrement, la probabilité de présence de chaque stade a été déterminée. Deuxièmement, un tirage aléatoire de larves comptées a été simulé avec i , le nombre de larves comptées. Le paramètre i variait de 15 à 105 avec un pas de 15. Une loi binomiale a été appliquée pour simuler la proportion de chaque stade pour tous les i avec la probabilité déterminée précédemment. Troisièmement, la variance de la proportion en fonction de i a été représentée graphiquement et la pente entre chaque valeur de i a été déterminée. Quatrièmement, des graphiques représentant la pente en fonction de i ont été réalisés ce qui a permis de déterminer la valeur de la pente pour laquelle la variance de chaque nid était la plus faible. Cinquièmement, la valeur de i à partir de laquelle le pourcentage de nid avec une pente supérieure au seuil était le plus important a été déterminée. Pour finir, après comparaison entre chaque stade, le seuil trouvé était de 10^{-4} et i égal à 60 larves.

2.1.1.4 La période de processions

La période de procession a été évaluée à l'aide de pièges à interception (Ecopièges®, Introduction générale §3.5.1). Les pièges ont été installés sur pin noir sauf à Contis-les-bains où ils étaient sur pin maritime (**Table 5** du *data paper*), et les sacs de ces pièges dans lesquels tombent les larves en procession ont été relevés à différentes dates. Le nombre de sites suivis (de 2 à 7) et de relevés (5 à 14 d'octobre à juin) dépendent du site et de la saison d'observations (**Table 5** du *data paper*). Le contenu des sacs des Ecopièges® a été tamisé (maille de 8 mm) sur place ou au laboratoire, et le nombre d'individus présents a été déterminé (nombre total, et nombre de chenilles ou prénymphe et de chrysalides). Pour cette étape l'équipement de protection contre les soies urticantes était également nécessaire.

La saison d'observation 2019-2020 a été impactée par la crise sanitaire. Ainsi aucun relevé n'a pu être réalisé entre fin mars et mi-mai.

2.1.2 Suivis passés de la phénologie

2.1.2.1 Suivis pré-colonisation

En France, dans les années 1969 à 1989, la phénologie de la processionnaire du pin a été suivie par la Division Protection de la Nature (DPN) du CEMAGREF (anciennement IRSTEA et aujourd'hui INRAE) (Abgrall, 2001). Le nombre de sites suivis au cours de cette période était plus élevé que le nombre de sites suivis récemment (§ 2.1.1.1) (**Figure 25**). Le but de leur étude était de suivre quantitativement et qualitativement la dynamique des populations de processionnaire du pin et de tester l'effet de la lutte microbiologique via des pulvérisations de *Bacillus thuringiensis*. Les éléments suivis étaient : les pontes, la proportion d'infestation avec des relevés de nids d'hiver et des défoliations, les processions de nymphose et le vol des adultes (Abgrall, 2001). Des prélèvements d'une centaine de chenilles lors du début, du milieu et de la fin de la période de procession ont été réalisés pour suivre l'émergence des adultes au laboratoire. Le vol des adultes a été suivi quotidiennement à l'aide de pièges lumineux de fin juin à début août.

En superposant les données de terrain obtenues de 1970 à 1981, les auteurs ont établi un abaque de terrain permettant de voir les variations des périodes de vol et de procession en fonction de trois climats : océanique, océanique dégradé et méditerranéen (**Figure 26**) (Abgrall, 2001). Le vol était centré autour de juillet au niveau de la Charente-Maritime puis de plus en plus tardif en allant vers la Bretagne avec un vol de mi-juillet à mi-août et vers les Landes avec un vol fin juillet. Concernant la période de procession, elle était étalée dans le temps et variait peu. Les processions pré-hivernales observées à Kerfany, dans le Golfe du Morbihan, à l'île de Ré et au Cap Ferret seraient dues à des automnes et hivers doux et humides. Au contraire, lorsque l'hiver est rigoureux et peu ensoleillé, le développement larvaire est plus long, pouvant aller de 7 à 8 mois. Pour le climat océanique dégradé, les auteurs n'ont pas pu avoir la période de vol *in natura* mais ils l'ont obtenue en laboratoire. Elle s'effectuait durant le mois de juillet avec une tendance de vol précoce vers les latitudes sud et en s'approchant de l'Atlantique. Une tendance identique a été observée pour les processions. Sous climat méditerranéen, la période de vol est tardive, à l'inverse des processions qui sont précoces. Un vol tardif a aussi été observé dans la limite nord de l'aire de distribution de l'espèce.

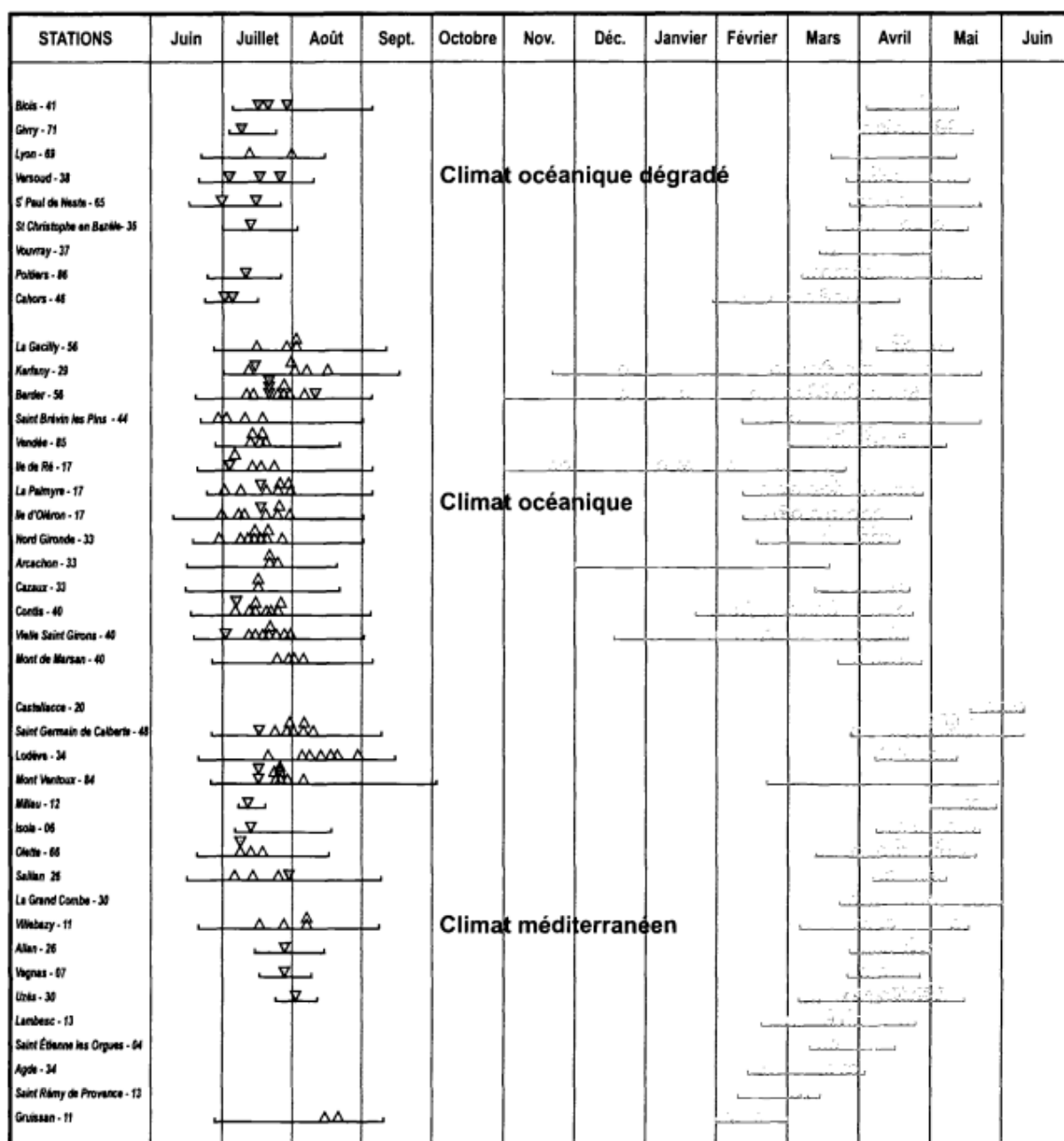


Figure 26 : Variations des périodes de vol et de procession suivant le climat, d'après Abgrall (2001).

Pour la comparaison avec les données de 2018-2019 à 2020-2021, les données concernant la période de vol et de procession de nymphose sur les sites de l'île de Ré et de Contis-les-bains ont été récupérées.

2.1.2.2 Suivis post-colonisation

Pour le site d'Orléans, l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière de INRAE Val de Loire (site d'Orléans) a suivi le vol avec des pièges à phéromones manuels de 2012 à 2016, puis avec des pièges à phéromones automatiques (CapTrap®) de 2017 à 2020. Les données de 2012 à 2018 ont été utilisées pour les comparer à celles obtenues durant cette thèse (2019 et 2020).

Concernant le site d'Erquy, les dates d'observations ponctuelles de processions des saisons d'observations de 2013-2014 à 2018-2019 réalisées par M. Pinaud (ancien membre du conseil municipal de la ville de Fréhel), notre contact local, ont été récupérées.

2.1.3 Exploration des résultats

Afin de faciliter la comparaison des données entre sites et années, trois « métriques temporelles » ont été définies : d_{25} , d_{50} et d_{75} . Elles correspondent à la première date à laquelle le pourcentage cumulé d'individus capturés est supérieur ou égal à 25%, 50% et 75% respectivement. Ainsi, cela permet de résumer des caractéristiques de la période de vol et de procession (les données du développement larvaire étant insuffisante). La d_{50} est classiquement utilisé pour décrire le patron de vol ou de procession (et sur un plan appliqué, pour déterminer les dates des premières interventions visant les larves). Elle correspond généralement au pic de vol ou de procession lorsque celui-ci est unique et bien marqué. Cependant, le caractère précoce ou tardif de l'événement phénologique ne peut pas être apprécié en réduisant la courbe de vol ou de procession à cette seule métrique. C'est pour cela que pour mieux caractériser la première et la dernière partie du vol, les dates correspondant à deux autres quantiles, d_{25} et d_{75} , ont été retenues. D'autres quantiles plus proches des queues de distribution (comme d_{10} et d_{90}) auraient pu être choisis mais l'effet d'échantillonnage dû au faible niveau de la population et de captures aurait été plus important (la date peut facilement varier d'un grand nombre de jours suivant le tirage des individus dans la population si le nombre d'individus est trop faible). La différence entre la d_{75} et la d_{25} permet de définir le cœur de la période de vol ou de procession, incluant donc 50% des individus et excluant les premiers 25% et les derniers 25%. C'est cette « distance temporelle » qui sera utilisée pour évaluer la concentration du vol ou des processions dans le temps ou inversement leur étalement. Plus la différence est importante, plus l'événement phénologique aura tendance à s'étaler dans la saison.

Dans le but de comparer plus facilement la différence entre sites et années indépendamment du niveau de captures (pouvant varier fortement), la période de vol a été représentée graphiquement à partir du pourcentage du nombre de mâles capturés par jour par les pièges CapTrap®. Ce pourcentage correspond au nombre de captures journalières, et rapporté au nombre total de captures sur l'ensemble de la saison. Afin de ne pas prendre en compte les artéfacts de mesures, les données des trois jours suivant l'installation du piège n'ont pas été prises en compte. Lorsque plusieurs pièges étaient installés sur un site, la moyenne du nombre de captures journalières a été calculée. Pour chaque jour, la somme des captures depuis le début de la période de vol a été calculée. Cette valeur cumulée a là aussi été exprimée en pourcentage du total de captures sur l'ensemble de la saison, et appelée par la suite « pourcentage cumulé d'individus capturés ».

Afin d'appréhender l'effet potentiel de l'année sur le nombre de captures journalières réalisées sur toute la saison, des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été effectués lorsqu'il y avait plus de deux années de suivis. L'hypothèse nulle étant que l'année n'a pas un effet sur le nombre de mâles capturés par jour par les pièges.

De la même manière que pour le vol, pour caractériser le période de procession, le nombre de capture à chaque date de relevé a été représenté sous la forme d'un pourcentage par rapport au total de captures sur l'ensemble de la saison. Il est important de noter que lors d'une date avec captures, la valeur obtenue correspond aux captures cumulées entre la date de relevé précédente et la date considérée. Pour chaque date de relevé, la moyenne du nombre d'individus capturés sur l'ensemble des pièges a été calculée. Le cumul du nombre d'individus capturés a été calculé et exprimé en pourcentage.

Pour le développement larvaire, le pourcentage d'individus de chaque stade a été déterminé pour chaque nid en fonction de la date de relevé (à partir des comptages). Ensuite nous avons déterminé le pourcentage moyen d'individus par stade selon la date sur l'ensemble des nids collectés à cette date.

Toutes les analyses et représentations graphiques ont été effectuées sur R (version 3.5.0).

Dans la suite, je présente le *data paper* qui sera prochainement soumis dans *Data in Brief*.

Article 1 : *Data paper* prochainement soumis dans *Data in Brief*, qui décrit les métadonnées des suivis actuels de la phénologie de la processionnaire du pin.

Monitoring of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) phenology across different French bioclimatic regions from 2018 to 2021

Laura Poitou¹, Alexis Bernard¹, Louis Gross¹, Patrick Pineau¹, Aurélien Navarro¹, Antonin Ageorges¹, Franck Rei², Lucile Muller², Medhi Pringarbe², Julien Pradel³, Carole Kerdelhué³, Sylvain Pincebourde⁴, Christelle Suppo⁴, Anne-Sophie Brinquin², Maurane Buradino², Mathieu Laparie¹, Christelle Robinet¹, Jérôme Rousselet¹

Monitoring of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) phenology across different French bioclimatic regions from 2018 to 2021

Laura Poitou¹, Alexis Bernard¹, Louis Gross¹, Patrick Pineau¹, Aurélien Navarro¹, Antonin Ageorges¹, Franck Rei², Lucile Muller², Medhi Pringarbe², Julien Pradel³, Carole Kerdelhué³, Sylvain Pincebourde⁴, Christelle Suppo⁴, Anne-Sophie Brinquin², Maurane Buradino², Mathieu Laparie¹, Christelle Robinet¹, Jérôme Rousselet¹

¹INRAE, URZF, 45075, Orléans, France

²INRAE, UEFM, 84914, Avignon, France

³INRAE, CBGP, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex

⁴Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte, UMR 7261, CNRS - Université de Tours, 37200 Tours, France.

*Corresponding author: Jérôme Rousselet (jerome.rousselet@inrae.fr)

Abstract

The phenology of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) varies across space and time. The data presented in this article results from a phenological monitoring of this univoltine species across five climate types in France. Two sites were surveyed from Spring 2018 to Spring 2019, four more for the next generation in 2019-2020 and a total of seven in 2020-2021. The study sites were distributed along three climatic gradients: (i) latitudinal (ii) oceanic-continental (west-east) (iii) elevational. Three of them are located near the northern range edge. Three steps of the life cycle were surveyed (adult flight, larval development, pupation procession). Adult males were collected using connected pheromone traps providing daily capture data. Larvae were collected monthly (or biweekly) using a tree pruner and stored in alcohol. The different larval instars were visually determined and counted in the lab. Larvae leaving trees for pupation into the soil were collected monthly (or biweekly) on trunks using collar traps with a bag (filled with sand or mould). The content of the bag was sieved and larvae/pre-pupae and pupae were counted. These data are related to the research article entitled “Warming causes atypical phenology in a univoltine moth with differentially sensitive larval stages” (Poitou *et al.*, in preparation). Data can be reused for studying the future effects of climate change on the phenology of the pine processionary moth. They can be also included in further studies aiming to build up decision making tools for the management of this defoliating and urticating pest species (control or warning).

Specifications table

Subject area	<i>Entomology and insect science</i>
More specific subject area	<i>Phenology</i>
Type of data	<i>Table</i>
How data was acquired	<i>Data were acquired (1) by catching male moths using connected pheromone traps (CapTrap®) for adult flight monitoring, (2) by collecting larval nests using a tree pruner and by determining larval instars in a sample of 60 caterpillars per nest for larval development, (3) by catching caterpillars leaving the trees using collar traps (Ecopiège®) for pupation procession</i>
Data format	<i>Raw. Data were separated according to (1) observation periods (2018-2019, 2019-2020 and 2020-2021) and (2) phenological events (the adult flight, the larval development and the pupation procession).</i>
Description of data collection	<i>Seven study sites exhibiting different combinations of coldness/mildness of the summer, autumn and winter were selected. They are located in different biogeographic regions and under five climate types: Mediterranean (1 site), oceanic (3 sites), degraded oceanic (1 site) semi-continental (1) and mountain (1). The three sites under oceanic conditions are distributed along a south-north gradient.</i>
Data source location	<i>The study sites were (1) Orléans métropole and surroundings, Loiret, France (2) Erquy cape and surroundings, Côtes d’Armor, Bretagne, France (3) Ré Island, Charente-Maritime, Nouvelle-</i>

	<i>Aquitaine, France (state forest: Forêt Domaniale du Lizay, Portes-en-Ré) (4) Contis-les-Bains and surroundings, Landes, Nouvelle Aquitaine, France (state forests: Forêt Domaniale de Saint-Julien-en-Born and Forêt Domaniale de Lit-et-Mixe) (5) Sorgues and surroundings, Communauté d'Agglomération Grand Avignon, Vaucluse, Provence-Alpes-Côte d'Azur, France (6) Serre-Ponçon lake (northern bank), Forêt Communale de Prunières, Hautes-Alpes, Provence-Alpes-Côte d'Azur, France (7) Montagne de Beaune and surroundings, Communauté d'Agglomération Beaune Côte et Sud, Côte d'Or, Bourgogne-Franche-Comté, France</i> <i>The insect samples brought back from the field were managed at INRAE-URZF, Orléans, France. Data were also compiled at INRAE-URZF.</i>
Data accessibility	<i>Summary tables for data are in the article. Raw data were available in public repository.</i>

Value of the data

- The data give the monitoring of adult flight, larval development and larvae procession across the pine processionary moth (PPM) distribution in France. Thus, the variability of phenology in time and space and its determinants can be explored.
- The data can be used in climate change studies. On the one hand, they can be compared to historical data of PPM phenology collected in the seventies to identify changes having already occurred. On the other hand, they could be compared with data acquired in the future.
- The data can be used to build models of PPM phenology.

Data

The map represents the monitoring sites location and French climates and topography.

The first table describes each site with its climate, geographic coordinates, altitude, environment, main potential hosts and administrative divisions.

The second table provides an overview of the available data for each site and monitoring season (from spring 2018 to spring 2019, from spring 2019 to 2020 and from spring 2020 to spring 2021).

The third table summarizes the flight monitoring data for each monitoring season. For every site, the number of traps, maximum distance between traps, tree species where trap were installed (tree used as support) and dates of sampling were described.

The fourth table corresponds to a summary of larval development monitoring data with for each site and monitoring season, the sampling effort, the maximum size of sampling area, the host that was most sampled (host 1), other hosts (host 2 and host 3) and dates of sampling.

The fifth table are a summary of pupation procession monitoring with number of traps, host 1 (the most present), host 2 (less represented) and sampling dates per site and monitoring season.

In public repository, raw data were deposited. Three tables corresponding to monitoring season were made for each phenological events monitored (flight, larval development and procession). For flight, monitoring tables contained the site name and climate, the ID of trap, trap coordinates (WGS84), tree used as support, and the number of adults captured. For larval development, monitoring tables contained the site name and climate, the ID of sampled nest, nest coordinates (WGS84), host, date of sampling and the number of L1, L2, L3, L4 and L5. For procession, monitoring tables contained the site name and climate, the ID of trap, host, trap coordinates (WGS84), date of sampling, and the number of adults captured.

Experimental Design, Materials and Methods

According to Huchon & Démolin (1970), minimum autumn and winter temperatures, first autumn frost dates and maximum summer temperatures are expected to shape the phenological pattern of this species over the French territory (see also Robinet et al., 2015; Roques, 2015, Poitou, 2021). Seven sites were selected in different bioclimatic regions (defined by Huchon & Démolin, 1970 see also Démolin *et al.*, 1998; Boutte, 2014; Toïgo *et al.*, 2017) in order to cover a large part of the range of these climatic variables. The study sites are located under five climate types (as defined by Joly et al, 2010): Mediterranean (“Avignon”), oceanic (“Erquy cape”, “Ré island”, “Contis-les-Bains”), degraded oceanic (“Orléans métropole”) transition zone to semi-continental (“Montagne de Beaune”) and mountain (“Serre-Ponçon lake”) (Table 1 & Fig 1). The three sites in Western France are located near the shore under well-marked oceanic conditions and distributed along a south-north gradient from the Aquitaine basin to Brittany (Fig 1). Both “Serre-Ponçon lake” and “Avignon” are located in South-eastern France but “Serre-Ponçon lake” is located in the Alps in the upper part of the Durance valley, while “Avignon” is located in the lower part near the Mediterranean Sea (at the confluence with the Rhône river). The « Montagne de Beaune » is the most northern of the three sites in Eastern France. It lies at the hinge of the Saône plain and the eastern side of a low mountainous area located north of the Massif Central (including the Morvan massif) (Fig 1). This area is also at the hinge of the degraded oceanic climate and the semi-continental climate. “Orléans métropole” lies in the southern part of the Paris Basin in an intermediate position between “Erquy cape” and “Montagne de Beaune” along a west-east gradient. The pine processionary moth phenology was thus monitored in areas exhibiting different combinations of coldness/mildness of the summer, autumn and winter. Three phenological events were assessed: the adult flight (daily records), the larval development (monthly or biweekly surveys) and the pupation procession (monthly or biweekly surveys) during three monitoring seasons. Those seasons correspond to the period from spring of year *n* to spring of year *n*+1 as the pine processionary moth is a univoltine specie. “Contis-les-Bains” and “Ré island” (Lizay forest) were chosen for the availability of historical data at the same place. “Orléans métropole”, “Erquy cape” and “Montagne de Beaune” are located in recent expansion areas (Roques, 2015). However, historical data are available more southerly in the same region (Quiberon, Blois, Givry respectively) (Abgrall, 2001).

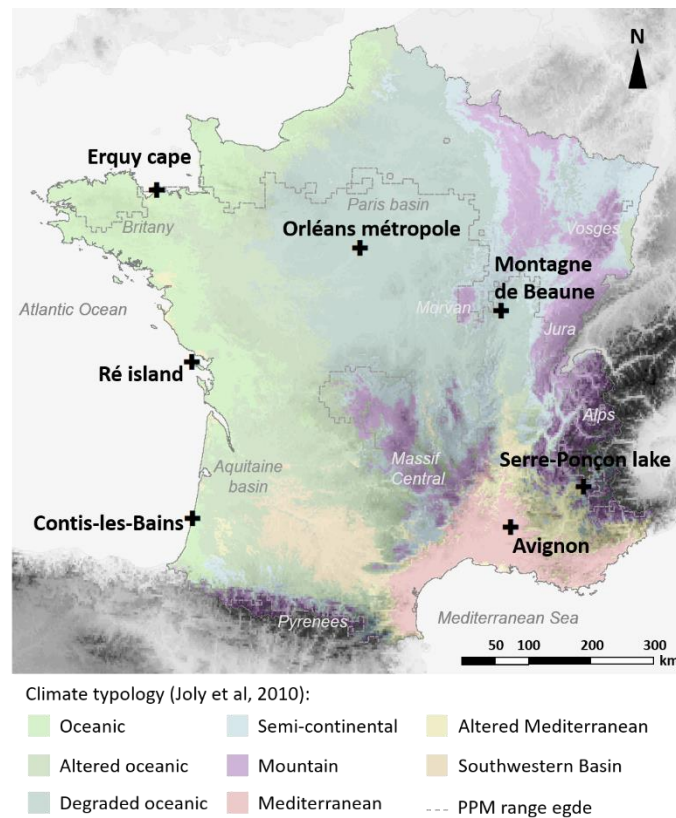


Fig 1. Location of the seven monitoring sites of the pine processionary moth (PPM) phenology (black crosses), climate types and topography in France.

Adult flight monitoring

To monitor the adult flight period, two kinds of pheromone traps were used: (1) connected funnel traps allowing an automated daily survey (CapTrap®) (2) standard funnel traps daily monitored by an operator. The traps were placed in open site nearby pines and on tree branch between three and five meters high. CapTraps® were well exposed to solar radiation to ensure battery charge alimented by solar panel. The counting of catches was transmitted every day and available on a web interface. Male and female flights are synchronized thus traps allows to have an estimation of female flight period. As adult lifespan is short (commonly one night), flight monitoring permits to approximate the egg-laying dynamic and the beginning of a new generation. Adult flight was followed during monitoring season 2018-2019 at “Erquy cape” and “Orléans métropole” (Saran and Ardon) (Table1 and Table 2). In “Orléans métropole”, two CapTrap® and six standard funnel traps were used. During the monitoring season 2019-2020, flight was monitored at “Ré island” (FD du Lizay and Rivedoux-plage), “Erquy cape” (ENS CD22), “Orléans métropole” (Saran and Ardon), “Montagne de Beaune” (Savigny-lès-Beaune and Beaune-Rossignol) and “Avignon” (Avignon-sud). During season 2020-2021, flight was monitored at “Contis-les-bains”, “Ré Island” (FD du Lizay and La Flotte), “Erquy cape” (ENS CD22), “Orléans métropole” (Ardon and Saran), “Avignon” (Sorgues), “Serre-Ponçon” and “Montagne de Beaune” (Savigny-lès-Beaune, Beaune-Rossignol and Beaune -Rochetin) (Table 2 & 3).

Larval development monitoring

Two of the seven study sites were monitored for larval development during the first monitoring season in 2018-2019, six during the second one in 2019-2020 and all during the third one in 2020-2021 (Table 2). PPM nests were regularly/periodically collected using a tree pruner from October to April in monitoring season 2018-2019, from October to March in 2019-2020 and from September to April in 2020-2021 (Table 2 & 4). Sampling period in 2020-2021 was extended to increase the probability to observed young larval stages, as their development time is shorter than other stages. The sampling period was dependent on the site but at least one sample per month was made (Table 2 & 4). Nests were mainly taken on black pines except for “Contis-les-bains” and “Avignon” (Table 4) due to the scarcity of Black pines in these latter areas (Table 1). For “Erquy cape” and “Ré island” supplemental samples were achieved on other hosts species to explore the possibility of host influence on larval development (Maritime, Stone and Monterey pines, Table 4).

The sampling effort for each monitoring season and each site (number of survey sessions, minimum and maximum number of nests sampled on each host tree species), as well as the maximum size of the sampling area where all nests were collected, are indicated in Table 4.

To identify the proportion of larvae per larval instars, larvae were extracted from each nest. Then, a maximum of 60 larvae were randomly chosen and each larva was attributed to one of the five larval instars. This threshold provides a good estimate of stage proportion (see Poitou *et al.*, in preparation). The head capsule size, and body colour were used to determine the larval stage.

Pupation procession monitoring

In 2018-2019, monitoring was made only in “Erquy cape” (ENS CD22) and “Orléans métropole” (Saran, Ardon and Mézières-lez-Cléry). For 2019-2020, procession period was estimated in “Erquy cape” (ENS CD22, Vauglin), “Orléans métropole” (Saran) and “Serre-Ponçon lake”. In 2020-2021, all sites were monitored (Table 2 & 5). Traps were installed in Saran (Médécinerie) for “Orléans métropole”, in Erquy (ENS CD22) and Planguenoual (Grève du Vauglin) for “Erquy cape”, in Portes-en-Ré (FD du Lizay) for “Ré Island”, in FD Lit-et-Mixe and FD Saint-Julien-en-Born for “Contis-les-Bains”, in Savigny-lès-Beaune and Beaune (Rossignol and Rochetin) for “Montagne de Beaune”, in Sorgues for “Avignon” and in Prunières (forêt communale) for “Serre-Ponçon lake” (see Table 1 for the geographic coordinates). To monitor the pupation procession period, collar traps were used. This trap is composed of a collar that circled the tree trunk and a bag connected to the collar with a pipe. When larvae left their nest to pupate into the soil, they are stopped by the collar, turn around the trunk until they go down into the pipe and fall in the bag which is filled by substrate that permits larvae pupation (sand or mould). Bags were regularly/periodically replaced from October to June at the most (see Table 5 for details). The number of survey sessions depended on the site and on the season. The sampling period was at least a month. The bag content was sieved in order to count the catches. Bags were collected at least every month from October to June (at the most), except in 2019-2020 (see Table 5 for details). Due to Covid-19 pandemic, the data collection was impacted in March, April and May 2020 and no sample was made during

this period. For each bag, substrate was sieved and the individuals captured (larvae/pre-pupae and pupae) were counted. Collar traps were installed on black pine except in “Contis-les-bains” where they were on maritime pine (Table 5). In “Erquy cape” supplemental traps were putted on maritime pine in 2018-2019 and 2019-2020 (Table 5).

Credit author statement

Laura Poitou: Conceptualization, Writing- original draft preparation, Methodology, Investigation, Data curation, Visualization. **Alexis Bernard:** Investigation, Methodology. **Louis Gross:** Investigation, Resources. **Patrick Pineau:** Investigation. **Aurélien Navarro:** Investigation. **Antonin Ageorges:** Investigation. **Franck Rei:** Investigation. **Lucile Muller:** Investigation. **Medhi Pringarbe:** Investigation. **Julien Pradel:** Investigation. **Carole Kerdelhué:** Conceptualization, Funding acquisition **Jean-Pierre Rossi:** Conceptualization, Funding acquisition **Sylvain Pincebourde** Conceptualization, Funding acquisition **Christelle Suppo:** Conceptualization, Funding acquisition, Writing - review & editing. **Anne-Sophie Brinquin:** Conceptualization, Investigation. **Maurane Buradino:** Conceptualization, Funding acquisition, Methodology, Investigation. **Mathieu Laparie:** Conceptualization, Funding acquisition, Funding acquisition, Methodology, Investigation. **Christelle Robinet:** Conceptualization, Funding acquisition, Project administration, Methodology, Writing - review & editing **Jérôme Rousselet:** Conceptualization, Funding acquisition, Project administration, Supervision, Methodology, Investigation, Data curation, Writing- review and editing,

Acknowledgements

We greatly acknowledge the Office National des Forêts of Lit-et-Mixe, Ré Island, and Gap, the departmental council of Côtes-d’Armor, the cities of Saran, Beaune, Sorgues and Fréhel, Orléans métropole, the owner of “Bois de la Ferme Neuve”, the veterinary clinic Ile-de-Ré-La Flotte and the companies DCM-ATN division, Golf de Marcilly, Novotel Chemins de Sologne, Haras du Bailly, Camping Les Fougères, APRR and Seurat, for their assistance and the authorization to install our traps and to collect samples. We especially thank Marc Fournier, Didier Renfer, Philippe Pouvesle, Frédéric Tuillière, Olivier Le Bihan, Estelle Porcher, Hélène Joly, Michèle Moisan, Bernard Pinaud, Michel Calliot, Jean Michel Bertho, Pierre de Féraud, Franck Perrin, Pascal Parou, Pascal Delage, Walter Lapertot, Denis Gouard, Maïté Javos, Franck-Christofer Javos. We thank Cap2020 for their help and expertise on Captrap™. We thank TEMPO French Network — tempo.pheno.fr — for providing support which contributed to fund the automated monitoring equipment essential to this study. Testing of automated traps prior to this study benefited from the project AUTOPPHENO corresponding to an action led by the Ministry for Agriculture and Food and the Ministry for an Ecological and Solidary Transition, with the financial support of the French Biodiversity Agency (AFB) on “Development of alternative solutions for phytosanitary products in gardens, green spaces and infrastructure” research call, with the fees for diffuse pollution coming from the Ecophyto Plan”. The study itself was made possible thanks to the financial support from the Centre Val de Loire Region (L.P.’s PhD grant) the French National Research Agency (ANR) in the frame

of the project called PHENEC, the Provence-Alpes-Côte d’Azur Region in the frame of the project PHENOPPACA and the departmental council of Côtes-d’Armor.

Declaration of interests

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

References

- Abgrall J.F. (2001). Le réseau surveillance processionnaire du pin en France 1969-1989. Conception, historique, résultats. irstea. <https://hal.inrae.fr/hal-02579986>.
- Battisti A., Avcı M., Avtziş D.N., Jamaa M.L.B., Berardi L., Berretima W., Branco M., Chakali G., El Alaoui El Fels M.A., Frérot B., Hódar J.A., Ionescu-Mălăncuş I., İpekdağ K., Larsson S., Manole T., Mendel Z., Meurisse N., Mirchev P., Nemer N., Paiva M.-R., Pino J., Protasov A., Rahim N., Rousselet J., Santos H., Sauvard D., Schopf A., Simonato M., Yart A. & Zamoum M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In: Roques A. (éd.). *Processionary Moths and Climate Change: An Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 15-79. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_2.
- Boutte B. (2014). Bilan de la surveillance de la chenille processionnaire du pin en forêt. Cycle biologique 2013-2014. Ministère de l’agriculture, de l’agroalimentaire et de la forêt, département de la santé des forêts.
- Démolin G., Bouhot-Delduc L. & Abgrall J.F. (1998). Dynamique des populations de la chenille processionnaire du pin et climat. *Les cahiers du DSF* 45-51.
- Huchon H. & Démolin G. (1970). La bioécologie de la Processionnaire du pin : dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestière Française* (S): 220. <https://doi.org/10.4267/2042/20421>.
- Joly D., Brossard T., Cardot H., Cavailhes J., Hilal M. & Wavresky P. (2010). Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>.
- Poitou L., Laparie M., Pincebourde S., Rousselet J., Suppo C., Robinet C. (in prep). Warming causes atypical phenology in a univoltine moth with differentially sensitive larval stages.
- Robinet C., Laparie M. & Rousselet J. (2015). Looking beyond the large scale effects of global change: Local phenologies can result in critical heterogeneity in the pine processionary moth. *Frontiers in Physiology* 6. <https://doi.org/10.3389/fphys.2015.00334>.
- Roques A. (2015). *Processionary moths and climate change: an update*. Springer, New York.
- Toïgo M., Barraquand F., Barnagaud J.-Y., Piou D. & Jactel H. (2017). Geographical variation in climatic drivers of the pine processionary moth population dynamics. *Forest Ecology and Management* 404: 141-155. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.024>.

Table 1: Location and description of the study sites

Site ¹	Climate type ²	Geographic coordinates ³		Alt. ⁴ (m)	Environment	Main potential hosts (minor hosts) ⁵	Administrative divisions Département, Région
		Latitude	Longitude				
« Contis-les-Bains » FD Saint-Julien-en-Born FD Lit-et-Mixe	Oceanic	+44.091 +44.038	-1.319 -1.329	10 15	Forest, wooded built-up area Forest	<i>Pinus pinaster</i>	Landes, Nouvelle-Aquitaine
« Ré island » FD du Lizay, Portes-en-Ré La Flotte Rivedoux-plage	Oceanic	+46.253 +46.180 +46.163	-1.516 -1.322 -1.294	5 10 11	Forest near wooded built-up area Built up areas, forested land Wooded built areas, forest	<i>Pinus nigra</i> , <i>P. pinaster</i> , <i>Pinus pinea</i>	Charente-maritime, Nouvelle Aquitaine
« Erquy cape » ENS CD22, Erquy Grève du Vauglin, Planguenoual	Oceanic	+48.643 +48.565	-2.474 -2.586	55 35	Wooded heathland, wooded built area Fields, built-up areas, wooded coast	<i>P. pinaster</i> , <i>P. nigra</i> , (<i>P. radiata</i> , <i>P. pinea</i> , <i>P. sylvestris</i>)	Côtes d'Armor, Bretagne
« Orléans métropole » Médecinerie, Saran INRAE, Ardon Bois de Bailly, Mézières- lez-Cléry Bois de la Ferme Neuve, Mézières-lez-Cléry	Degraded oceanic	+47.947 +47.828 +47.788 +47.826	+1.877 +1.912 +1.828 +1.847	115 110 105 105	Suburban wooded park Suburban area close to forest Forest Forest	<i>P. nigra</i> , <i>P. sylvestris</i> (<i>P. pinaster</i> , <i>Pinus</i> <i>wallichiana</i> , <i>Pinus</i> <i>strobus</i> , <i>Cedrus</i> <i>deodara</i> , <i>Cedrus</i> <i>atlantica/libani</i>)	Loiret, Centre Val de Loire
« Montagne de Beaune » Savigny-lès-Beaune Rossignol, Beaune) Rochetin, Beaune	Transition degraded oceanic/semi- continental	+47.044 +47.057 +47.045	+4.847 +4.793 +4.808	235 395 375	Suburban area, cultivated fields Forested land, vineyard Forested land, wooded built-up area, vineyard	<i>P. nigra</i> (<i>P. sylvestris</i>)	Côte d'Or, Bourgogne-Franche- Comté
« Serre-Ponçon lake » Forêt communale de Prunières	Mountain	+44.525	+6.343	845	Wooded land, pasture	<i>P. nigra</i> , <i>P. sylvestris</i>	Hautes-Alpes, Provence-Alpes-Côte d'Azur
« Avignon » Sorgues	Mediterranean	+43.984	+4.887	30	Suburban area near forested land	<i>P. halepensis</i> (<i>P. pinea</i> , <i>P. nigra</i> ,)	Vaucluse,

Avignon-sud		+43.892	+4.908	40	Suburban area		Provence-Alpes-Côte d'Azur
-------------	--	---------	--------	----	---------------	--	----------------------------

¹ name given to the study site between quotation marks (several locations are indicated when all the traps were not installed in the same area); ² climate types according to Joly et al (2010); ³ geographic coordinates (in decimal degrees) of a point around which traps were installed; ⁴ Altitude in meters; ⁵ Host tree species of the pine processionary moth occurring in the surroundings of the study site (main potential hosts correspond to an abundant species – see French National Forest Inventory - and minor hosts to scattered and/or much less frequent species)

Table 2: Overview of the monitoring data available for male adult flight (Flight), larval development (Larval) and pupation procession (Procession) for each monitoring season (Spring to Spring) (Available data in green); no available data in red)

Site	2018-2019			2019-2020			2020-2021		
	Flight	Larval	Procession	Flight	Larval	Procession	Flight	Larval	Procession
“Contis-les-Bains”									
“Ré island”									
“Erquy cape”									
“Orléans metropole”									
“Montagne de Beaune”									
“Serre-Ponçon lake”									
“Avignon”									

Table 3: Summary of flight monitoring data

Monitoring season 2018-2019				
Site	Number of traps	Distance between the most distant traps (km)	Tree used as support	Sampling dates
"Erquy cape"	2	1.2	<i>Pinus pinaster</i>	Every day from 2018-06-06 to 2018-10-24
"Orléans métropole"	8	1.0	<i>Pinus nigra</i>	Every day from 2018-06-16 to 2018-10-21
Monitoring season 2019-2020				
"Ré island"	2	20.0	<i>P. nigra, P. pinaster</i>	Every day from 2019-06-19 to 2019-10-15
"Erquy cape"	2	0.5	<i>P. pinaster</i>	Every day from 2019-06-15 to 2019-10-15
"Orléans métropole"	7	14.0	<i>P. nigra, P. sylvestris</i>	Every day from 2019-05-29 to 2019-10-31
"Montagne de Beaune"	1	-	<i>P. nigra</i>	Every day from 2019-06-03 to 2019-09-30
"Serre-Ponçon lake"	1	-	<i>P. nigra</i>	Every day from 2019-06-15 to 2019-10-01
"Avignon"	1	-	<i>P. nigra</i>	Every day from 2019-06-28 to 2019-10-15
Monitoring season 2020-2021				
"Contis-les-Bains"	2	0.1	<i>P. pinaster</i>	Every day from 2020-06-17 to 2020-10-15
"Ré island"	3	17.0	<i>P. nigra, P. pinea</i>	Every day from 2020-06-15 to 2020-10-15
"Erquy cape"	3	0.9	<i>P. pinaster</i>	Every day from 2020-06-15 to 2020-10-31
"Orléans métropole"	6	14.0	<i>P. nigra, P. sylvestris</i>	Every day from 2020-06-15 to 2020-09-01
"Montagne de Beaune"	2	4.3	<i>P. nigra</i>	Every day from 2020-06-07 to 2020-10-14
"Serre-Ponçon lake"	2	0.4	<i>P. nigra</i>	Every day from 2020-06-15 to 2020-10-13
"Avignon"	2	0.2	<i>P. nigra</i>	Every day from 2020-05-25 to 2020-10-31

Table 4: Summary of larval development monitoring data

Monitoring season 2018-2020								
Site	Number of survey sessions	No. of nests sampled over the season	No. of nests sampled per session (min-max) ¹	Host 1 (No. of nests)	Host 2 (No. of nests)	Host 3 (No. of nests)	Distance between the most distant sampling points (km)	Sampling dates
"Erquy cape"	5	90	18-26	<i>P. nigra</i> (19-26)	<i>P. pinaster</i> (3-11)	<i>P. radiata</i> (0-6)	19.5	2018-10-31; 2018-12-06; 2019-02-05; 2019-03-05
"Orléans métropole"	4	89	20-28	<i>P. nigra</i> (20-28)	-	-	22.0	2019-01-04; 2019-02-05; 2019-03-05; 2019-04-04; 2019-05-03
Monitoring season 2019-2020								
"Ré island"	4	160	39-41	<i>P. nigra</i> (19-21)	<i>P. pinaster</i> (10-11)	<i>P. pinea</i> (9-10)	17.5	2019-11-05; 2019-12-05 ; 2020-01-15; 2020-02-06
"Erquy cape"	5	120	19-27	<i>P. nigra</i> (14-17)	<i>P. pinaster</i> (3-5)	<i>P. radiata</i> (0-5)	19.5	2019-10-08; 2019-11-07; 2019-12-03; 2020-01-07; 2020-02-07
"Orléans métropole"	8	111	5-16	<i>P. nigra</i> (5-16)	-	-	21.0	2019-10-02; 2019-10-29; 2019-11-18; 2019-12-02; 2019-12-16; 2020-01-17; 2020-02-04; 2020-03-01
"Montagne de Beaune"	5	48	9-10	<i>P. nigra</i> (9-10)	-	-	3.5	2019-10-04; 2019-12-05; 2020-01-08; 2020-02-06; 2020-03-10
"Serre-Ponçon lake"	5	74	14-15	<i>P. nigra</i> (14-15)	-	-	3.0	2019-10-03; 2019-12-04; 2020-01-07; 2020-02-04; 2020-03-10
"Avignon"	4	82	10-31	<i>P. halepensis</i> (10-16)	<i>P. nigra</i> (0-9)	<i>P. pinea</i> (0-7)	59.0	2019-11-15; 2019-12-02; 2020-01-06; 2020-02-18
Monitoring season 2020-2021								
"Contis-les-Bains"	6	128	20-28	<i>P. pinaster</i> (20-28)	-	-	29.5	2020-09-14; 2020-09-29; 2020-10-27; 2020-11-25; 2020-12-16; 2021-01-14

"Ré island"	6	164	13-34	<i>P. nigra</i> (13-20)	<i>P. pinaster</i> (0-10)	<i>P. pinea</i> (0-5)	2.5	2020-09-03; 2020-09-16; 2020-09-30; 2020-11-26; 2020-12-15; 2020-01-03
"Erquy cape"	8	199	20-37	<i>P. nigra</i> (19-24)	<i>P. pinaster</i> (0-11)	<i>P. radiata</i> (0-5)	34.0	2020-09-01; 2020-09-17; 2020-10-01; 2020-10-29; 2020-11-24; 2020-12-17; 2021-01-14; 2021-02-16
"Orléans métropole"	10	197	20-28	<i>P. nigra</i> (20-28)	-	-	25.5	2020-09-03; 2020-09-18; 2020-09-30; 2020-10-15; 2020-10-27; 2020-11-12; 2020-11-26; 2020-12-10; 2021-01-07; 2021-02-03
"Montagne de Beaune"	8	133	13-20	<i>P. nigra</i> (13-20)	<i>Pinus sylvestris</i> (0-3)	-	11.0	2020-09-04; 2020-09-18; 2020-10-05; 2020-10-29; 2020-11-25; 2020-12-16; 2021-01-15; 2021-02-08
"Serre-Ponçon lake"	8	180	20	<i>P. nigra</i> (20)	-	-	3.0	2020-09-16; 2020-10-14; 2020-10-28; 2020-11-24; 2020-12-15; 2021-01-12; 2021-02-09; 2021-03-09
"Avignon"	6	106	10-21	<i>P. halepensis</i> (0-17)	<i>P. pinea</i> (0-21)	<i>P. nigra</i> (0-10)	135	2020-10-28; 2020-11-26; 2020-12-16; 2021-01-11; 2021-02-10; 2021-03-08

1 In brackets, minimum and maximum number of nests sampled per session over a monitoring season for a given site 2 and for a given host tree species

Table 5: Summary of pupation procession monitoring data

Monitoring season 2018-2019					
Site	No. of traps	Host 1*	Host 2*	Distance between the most distant traps (km)	Sampling dates
"Erquy cape"	37	<i>P. nigra</i> (27)	<i>P. pinaster</i> (10)	12.000	2018-12-04; 2019-02-04; 2019-03-05; 2019-03-28; 2019-04-25
"Orléans métropole"	31	<i>P. nigra</i>	-	18.200	2019-02-11; 2019-02-25; 2019-03-11; 2019-03-25; 2019-04-10; 2019-04-23; 2019-05-09; 2019-05-20; 2019-06-03
Monitoring season 2019-2020					
"Erquy cape"	38	<i>P. nigra</i> (28)	<i>P. pinaster</i> (10)	12.000	2019-11-07; 2019-12-04; 2020-01-07; 2020-02-04; 2020-03-05; 2020-05-26
"Orléans métropole"	35	<i>P. nigra</i>	-	13.600	2019-11-05; 2019-11-18; 2019-12-05; 2019-12-13; 2020-01-08; 2020-01-20; 2020-02-04; 2020-02-17; 2020-03-16; 2020-05-19
"Serre-Ponçon lake"	15	<i>P. nigra</i>	-	0.100	2019-12-04; 2020-01-07; 2020-02-04; 2020-03-03; 2020-06-11
Monitoring season 2020-2021					
"Contis-les-Bains"	20	<i>P. pinaster</i>	-	6.400	2020-10-27; 2020-11-27; 2020-12-16; 2021-01-13; 2021-02-11; 2021-03-11; 2021-04-07; 2021-05-18; 2021-06-15
"Ré island"	20	<i>P. nigra</i>	-	0.200	2021-10-26; 2020-11-26; 2020-12-16; 2021-01-16; 2021-02-11; 2021-03-11; 2021-04-06; 2021-04-26; 2021-05-26; 2021-06-16
"Erquy cape"	20	<i>P. nigra</i>	-	0.300	2020-10-29; 2020-11-24; 2020-12-18; 2021-01-14; 2021-02-16; 2021-03-10; 2021-04-07; 2021-04-29; 2021-05-21; 2021-06-17
"Orléans métropole"	20	<i>P. nigra</i>	-	0.150	2020-10-29; 2020-10-13; 2020-10-25; 2020-12-09; 2021-01-06; 2021-02-04; 2021-02-17; 2021-03-03; 2021-03-17; 2021-03-31; 2021-04-14; 2021-04-28; 2021-05-12; 2021-05-26; 2021-06-09
"Montagne de Beaune"	20	<i>P. nigra</i>	-	4.400	2020-12-16; 2021-01-15; 2021-02-08; 2021-03-08; 2021-04-06; 2021-04-26; 2021-05-26; 2021-06-07
"Serre-Ponçon lake"	20	<i>P. nigra</i>	-	0.150	2020-12-15; 2021-01-15; 2021-02-09; 2021-03-09; 2021-04-07; 2021-04-27; 2021-05-27; 2021-06-09

"Avignon"	15	<i>P. nigra</i>	-	0.150	2021-03-08; 2021-04-08; 2021-04-26; 2021-05-19; 2021-06-21
-----------	----	-----------------	---	-------	--

* Host tree species sampled using collar traps (in brackets, number of trunks equipped over the monitoring season for each species when several were monitored).

2.2 Caractérisation du climat

2.2.1 Climat des sites de suivis actuels

Dans le but d'observer les différences de températures entre les sites de suivis actuels, les données de températures minimales et maximales journalières de 1991 à 2020 ont été récupérées pour chaque site (à partir de 1996 pour Contis-les-bains car nous n'avons pas pu accéder à des données plus anciennes). Cette période a été choisie car elle correspond au début de l'expansion de la processionnaire du pin qui est directement liée au réchauffement climatique. De plus, le climat est souvent analysé sur une période d'une trentaine d'années. Des graphiques représentant les températures minimales et maximales journalières moyennées sur la période considérée et le pourcentage de jours durant lesquels la température était inférieure à 0 °C ou supérieure à 35 °C ont été réalisés. Ces températures ayant été identifiées comme seuils thermiques potentiels pour les oeufs et larves (seuil de survie des oeufs et larves et seuil d'alimentation des larves respectivement) (Huchon & Démolin, 1970; Battisti *et al.*, 2005). L'amplitude thermique entre le site ayant les températures minimales les plus faibles et le site ayant les températures maximales les plus élevées a été représentée. Les données météorologiques ont été récupérées au plus proche des sites (**Table 1**).

Table 1 : Stations climatiques considérées pour caractériser les conditions climatiques sur les différents sites de suivis actuels.

SITE	TYPE DE STATION	LOCALISATION STATION	DISTANCE SITE-STATION (KM EN VOL D'OISEAU)
CONTIS	INRAE	Cestas	81
RE	INRAE	Saint-Laurent-de-la-Prée	56
ERQUY	ECA&D	Ploumanac'h	77
ORLÉANS	Météo-France	Bricy	15
AVIGNON	INRAE	Avignon	3
SERRE-PONÇON	Météo-France	Embrun	10
BEAUNE	Météo-France	Champforgeuil	22

2.2.2 Changement climatique au sein des sites de suivis actuels

Afin d'apprécier le changement de climat lié au réchauffement climatique sur chaque site, des données de températures minimales et maximales journalières ont été récupérées du 1er janvier 1970 au 31 décembre 2020 (excepté pour Contis-les-bains, les données allant du 1er janvier 1997 au 31 décembre 2020). Les mêmes stations climatiques qu'utilisées pour l'étude du climat actuel ont été sélectionnées sauf pour le site de Beaune (Station de Météo-France située à 34 km à vol d'oiseau du site de suivi) car la station précédemment choisie n'avait pas de données aussi anciennes.

Pour chaque site, la moyenne annuelle des températures minimales journalières d'octobre à mars a été calculée (nommée par la suite TN hivernales). Ces mois correspondent à la période du développement larvaire et leurs températures minimales sont souvent utilisées pour estimer leur impact sur la survie des larves (Robinet *et al.*, 2007). Des températures estivales trop élevées seraient délétères pour les oeufs et les larves (Huchon & Démolin, 1970), ainsi la moyenne annuelle des températures maximales journalières des mois de juillet et août

a été calculée (nommée par la suite TX estivales). Ces moyennes annuelles ont été représentées graphiquement et la droite de régression a été calculée.

Pour identifier les changements de température au cours du temps, le jeu de données a été séparé en plusieurs périodes. Dans un premier temps, les moyennes annuelles des TN hivernales et TX estivales ont été comparées entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020 correspondant aux périodes de suivis passés et actuels de la phénologie. Dans un second temps, elles ont été comparées entre la période pré-expansion (1970-1990) et la période d'expansion (1991-2020). Pour chaque comparaison, une ANOVA a été effectuée pour tester un effet potentiel de la période sur la moyenne annuelle des TN hivernales et TX estivales. La moyenne de ces moyennes annuelles a été calculée pour chaque période et l'écart entre les moyennes par période a été déterminée. Le nombre de jours dont la température moyenne journalière était supérieure à 35°C et le nombre de jours dont la température moyenne journalière était inférieure à 0°C ont été déterminés pour chaque période.

Toutes les analyses et représentations graphiques ont été effectuées sur R (version 3.5.0).

3. Résultats

3.1 Suivis de la phénologie

3.1.1 La période de vol

3.1.1.1 Données actuelles

Table 2 : Suivis de la période de vol pour les différents sites et saisons d'observation.

*Premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles cumulé était supérieur ou égal à 25, 50 et 75% ($d_{25\%}$, $d_{50\%}$ et $d_{75\%}$). Estimation du cœur de la période de vol ($d_{75\%} - d_{25\%}$). * nombre de captures inférieur au seuil recommandé par Buradino (2019) (au moins 100 captures) pour avoir une bonne estimation de la courbe de vol.*

	$d_{25\%}$	$d_{50\%}$	$d_{75\%}$	$d_{75\%} - d_{25\%}$ (JOURS)	NOMBRE DE CAPTURES	NOMBRE DE PIEGES	CLIMAT
CONTIS							Océanique
2020/2021	14/07	26/07	15/08	32	63*	2	
RE							Océanique
2019/2020	01/07	09/07	22/07	21	52*	2	
2020/2021	09/07	14/07	13/08	35	46*	3	
ÉCART (JOURS)	+8	+5	+22				
ERQUY							Océanique
2019/2020	19/07	06/08	22/08	34	38*	2	
2020/2021	07/07	20/07	01/08	25	128	3	
ÉCART (JOURS)	-12	-17	-21				
ORLÉANS							Océanique dégradé
2019/2020	10/07	18/07	25/07	15	150	1	
2020/2021	22/07	26/07	05/08	14	223	6	
ÉCART (JOURS)	+12	+8	+11				
AVIGNON							Méditerranéen
2019/2020	09/08	11/08	19/08	10	51*	1	
2020/2021	28/07	02/08	06/08	9	180	1	
ÉCART (JOURS)	-12	-9	-13				
SERRE-PONÇON							Montagnard
2019/2020	14/07	22/07	26/07	12	68*	1	
2020/2021	23/07	27/07	05/08	13	120	2	
ÉCART (JOURS)	+9	+5	+10				
BEAUNE							Continental
2019/2020	30/06	21/07	06/08	37	115	1	
2020/2021	05/07	14/07	01/08	27	98*	2	
ÉCART (JOURS)	+5	-7	-5				

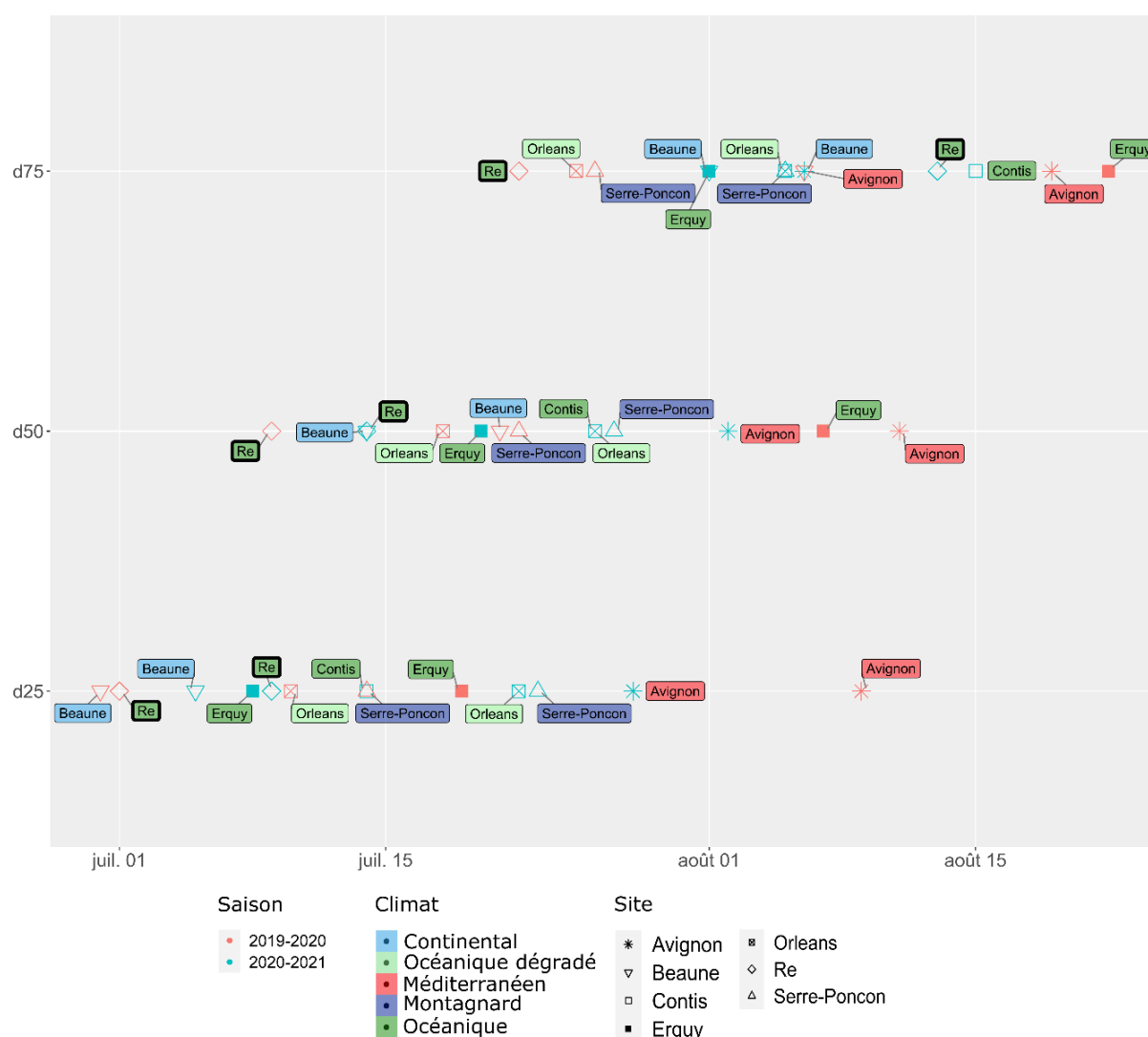


Figure 27 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2019-2020 et 2020-2021).

En bas, classement des d_{25} (date du 25% d'émergence) pour chaque site et chaque année du plus précoce au plus tardif, au milieu, classement des d_{50} et en haut des d_{75} .

Le seuil de 100 papillons (cf 2.12.) recommandé par Buradino (2019) n'a pas été atteint en 2019-2020 à Contis-les-bains, l'île de Ré, Erquy, Avignon et Serre-Ponçon. En 2020-2021, il n'a pas été atteint à l'île de Ré. Ainsi, ces données et l'estimation des d_{25} , d_{50} et d_{75} sont dans ces cas à considérer avec précaution (Table 2).

Durant les deux saisons d'observation, la d_{25} a été atteinte plus tardivement à Avignon par rapport aux autres sites (Table 2, Figure 27 & Annexe 1). Au contraire, elle a été atteinte plus précocement à Beaune et l'île de Ré (Table 2, Figure 27 & Annexe 1) (40 et 29 jours de différence entre Beaune et Avignon en 2019-2020 et 2020-2021 respectivement). Ensuite elle a été atteinte à Erquy, Orléans, Contis-les-bains et Serre-Ponçon. La variabilité entre les deux années est de 12, 12 et 9 jours pour Erquy, Orléans et Serre-Ponçon respectivement (Table 2, Figure 27 & Annexe 1).

La d_{50} a été atteinte plus tardivement à Avignon avec 33 et 19 jours de différence en 2019-2020 et 2020-2021 par rapport au premier site (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**). Lors des deux années, la d_{50} de l'île de Ré a été atteinte en premier, suivi par Orléans et Beaune en 2019-2020 et Beaune (le même jour) et Erquy en 2020-2021 (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**). En 2019-2020, la d_{50} de Erquy a été atteinte tardivement (seulement 5 jours avant Avignon). Pour les autres sites, la variabilité interannuelle était comprise entre 5 (île de Ré et Serre-Ponçon) et 9 jours (Avignon) (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**).

En 2019-2020, la d_{75} a été atteinte en premier à l'île de Ré suivi d'Orléans (3 jours après) et Serre-Ponçon (4 jours après). Au contraire, elle a été atteinte en dernier à Avignon (28 jours après) et Erquy (31 jours après) (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**). En 2020-2021, elle a été atteinte en premier à Erquy et Beaune, suivis d'Orléans et Serre-Ponçon (4 jours après), Avignon (5 jours après), l'île de Ré (-12 jours) et Contis-les-bains (-14 jours). La variabilité interannuelle fluctuait entre 5 (Beaune) et 22 jours (île de Ré) (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**).

A Serre-Ponçon et Orléans, le cœur du vol s'est étalé sur environ une quinzaine de jours et une dizaine de jours à Avignon (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**). Cette période était plus longue sur les autres sites et s'étalait de 21 (2019-2020 à île de Ré) à 37 jours (2019-2020 à Beaune) (**Table 2, Figure 27 & Annexe 1**).

3.1.1.2 Comparaison avec les données antérieures

Table 3 : Suivis historiques et actuels de la période de vol à l'île de Ré.

*Premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était supérieur ou égal à 25, 50 et 75% (d_{25} , d_{50} et d_{75}). Estimation du cœur de la période de vol ($d_{75} - d_{25}$). * nombre de capture inférieur au seuil identifié par Buradino (2019) (au moins 100 captures) pour avoir une bonne estimation.*

RÉ	$d_{25\%}$	$d_{50\%}$	$d_{75\%}$	$d_{75\%} - d_{25\%}$ (JOURS)	NOMBRE DE CAPTURES	NOMBRE DE PIÈGES
1971	07/07	11/07	19/07	12	905	
1972	11/07	17/07	24/07	13	299	
1976	02/07	03/07	12/07	10	1025	
1977	15/07	22/07	05/08	21	1154	
1978	12/07	19/07	29/07	17	658	
1979	24/07	28/07	05/08	12	1518	
1980	02/07	19/07	31/07	29	1754	
1981	23/07	29/07	02/08	10	177	
1983	04/07	12/07	15/07	11	486	
1984	21/07	28/07	31/07	10	190	
1985	07/07	11/07	15/07	8	1847	
1986	05/07	15/07	30/07	25	511	
1987	12/07	17/07	29/07	17	117	
2019	01/07	09/07	22/07	21	52*	2
2020	09/07	14/07	13/08	35	46*	3

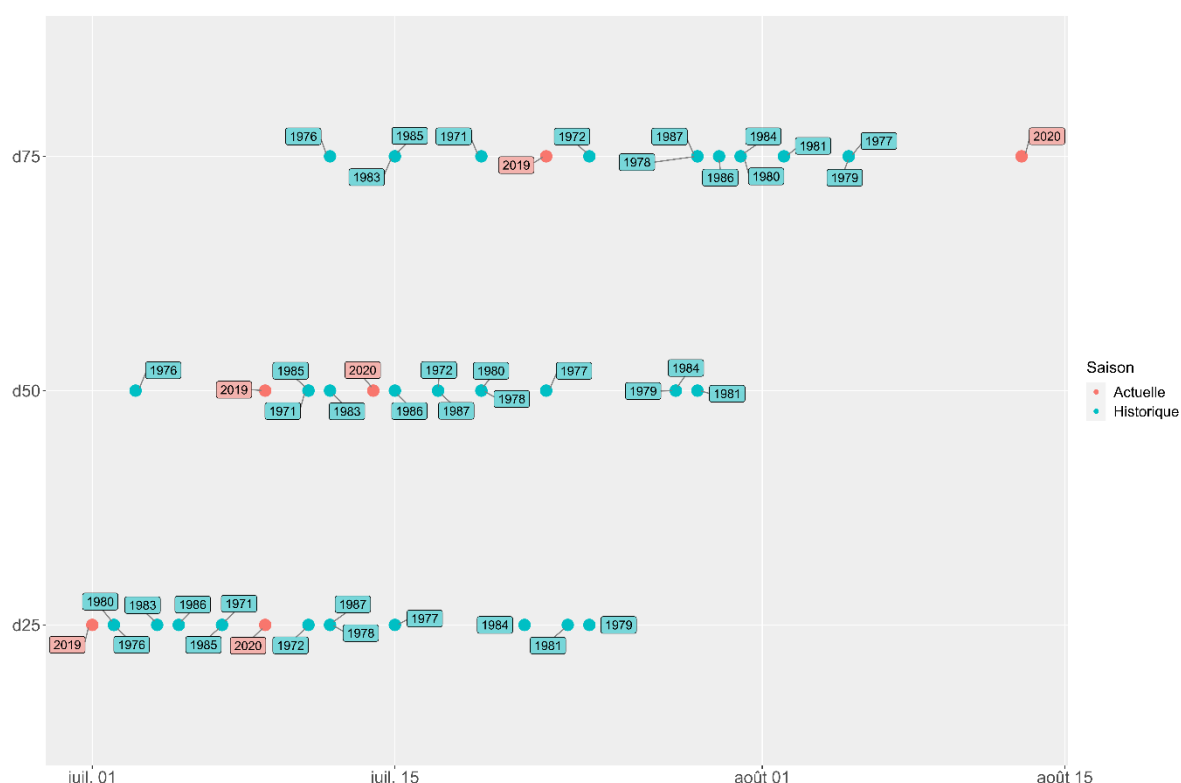


Figure 28 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis historiques (bleu) et actuels (rouge) à l'île de Ré.

De bas en haut, classement des d_{25} , d_{50} et d_{75} .

Lors des deux saisons d'observations 2019-2020 et 2020-2021, le nombre de captures était inférieur au seuil de 100 papillons (**Table 3**).

Un effet de l'année sur le pourcentage d'adultes capturés à l'ouest de l'île de Ré a été mis en évidence (test de Kruskal-Wallis : $p\text{-value} = 5,92e^{-12}$, $df = 14$ et $\chi^2 = 72,823$).

En prenant en compte toutes les années d'observation, la d_{25} est atteinte plus précocement en 2019 (1 jour avant 1980) (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**). L'année qui a atteint la d_{25} le plus tardivement était l'année 1979 (21 et 22 jours après 1980 et 2019 respectivement). La d_{25} de 46% des années de suivis historiques a été atteinte plus précocement que celui de 2020 (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**).

La d_{50} a été atteinte en premier en 1976 et en dernier en 1981 (écart de 26 jours) (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**). Six jours après 1976, la d_{50} a été atteinte en 2019. La d_{50} a été atteinte plus précocement dans 31% des années historiques comparées à l'année 2020 (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**).

Toutes les années de suivis (historiques et actuelles) ont atteint la d_{75} avant l'année 2020 (8 jours après 1977 et 1979) (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**). La d_{75} a été atteinte plus précocement qu'en 2019 pour 31% des années de suivis historiques (**Table 3, Figure 28 & Annexe 2**).

Le cœur de la période de vol a duré en moyenne 15 jours en considérant les années de suivis historiques (**Table 3**). Les d_{25} , d_{50} et d_{75} moyennes correspondaient au 11 juillet, 17 juillet et 26 juillet respectivement (**Table 3**)

Table 4 : Suivis historiques et actuels de la période de vol à Contis-les-bains.

*Premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était supérieur ou égal à 25, 50 et 75% (d_{25} , d_{50} et d_{75}). Estimation de la période de vol ($d_{75} - d_{25}$). * nombre de capture inférieur au seuil identifié par Buradino (2019) (au moins 100 captures) pour avoir une bonne estimation.*

CONTIS	$d_{25\%}$	$d_{50\%}$	$d_{75\%}$	$d_{75\%} - d_{25\%}$ (JOURS)	NOMBRE DE CAPTURES	NOMBRE DE PIÈGES
1970	14/07	23/07	02/08	19	12528	
1971	09/07	14/07	17/07	8	26813	
1972	15/07	19/07	29/07	14	4281	
1973	04/07	20/07	02/08	29	4686	
1974	10/07	26/07	05/08	26	4301	
1975	03/07	13/07	27/07	24	2522	
1976	28/06	10/07	28/07	30	4466	
1977	19/07	29/07	13/08	25	2853	
2020	14/07	26/07	15/08	32	63*	2

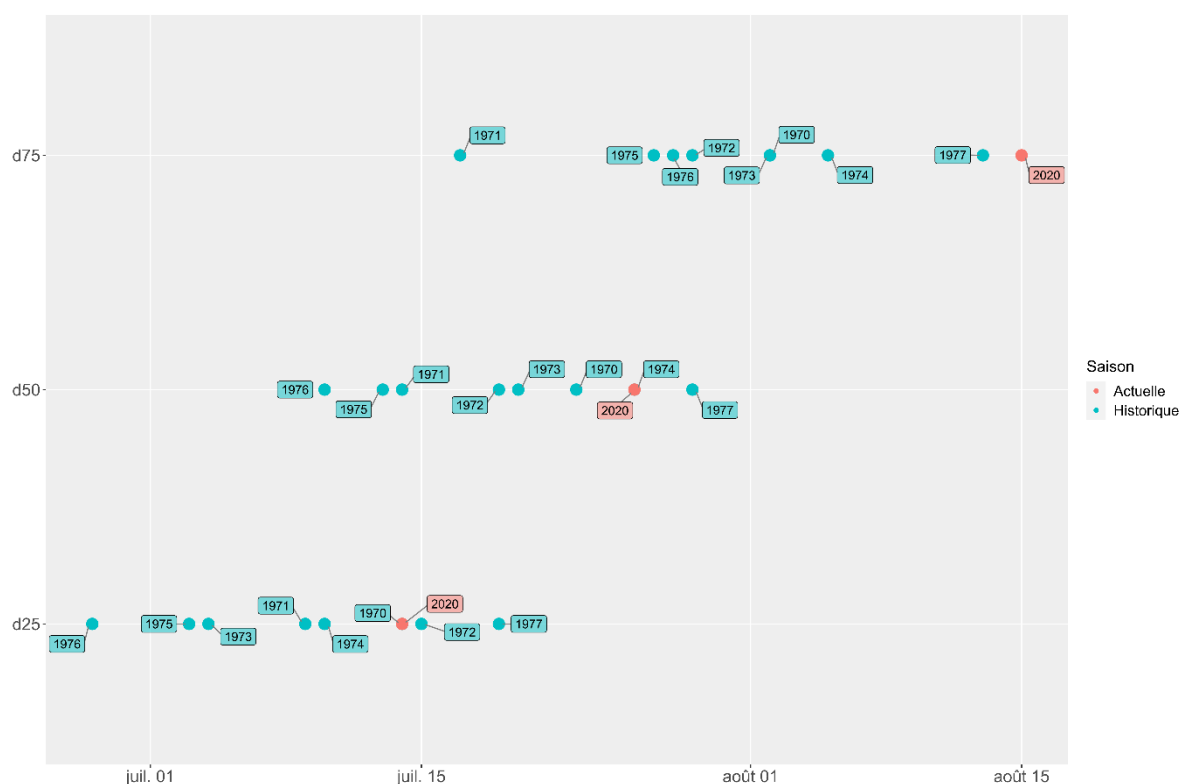


Figure 29 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis historiques (bleu) et actuels (rouge) à Contis-les-bains.

De bas en haut, classement des d_{25} , d_{50} et d_{75} .

En 2020, le nombre total de capture était inférieur au seuil déterminé pour s'assurer d'une bonne estimation de la période de vol (**Table 4**).

L'année a un effet sur le pourcentage d'individus capturés à Contis-les-bains (test de Kruskal-Wallis : $p\text{-value} = 2,265e^{-13}$, $df = 8$ et $\chi^2 = 76,686$).

De 1970 à 1977, la d_{25} a été atteinte le plus tôt en 1975 (3 juillet) et le plus tard en 1977 soit 16 jours après. La d_{25} de 2020 était identique à celui de 1970 (14 juillet) et 63% des années historiques ont atteint la d_{25} avant 2020 (**Table 4, Figure 29 & Annexe 3**).

La d_{50} de 2020 était égale à celle de 1974 (26 juillet) et 75% des années historique avait déjà atteint la d_{50} à cette date. La d_{50} a variée entre le 10 juillet (1976) et le 29 juillet (1977) (**Table 4, Figure 29 & Annexe 3**).

En considérant les données historiques, la d_{75} a variée entre le 17 juillet (1971) et le 13 août (1977). En 2020, la d_{75} a été atteinte plus tardivement (15 août) (**Table 4, Figure 29 & Annexe 3**).

Le cœur de la période de vol a duré en moyenne 22 jours en considérant les années de suivis historiques (**Table 3**). Les d_{25} , d_{50} et d_{75} moyennes correspondaient au 9 juillet, 19 juillet et 30 juillet respectivement (**Table 3**)

Table 5 : Suivis avant et pendant la thèse de la période de vol à Orléans.

Premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était supérieur ou égal à 25, 50 et 75% (d_{25} , d_{50} et d_{75}). Estimation du cœur de la période de vol ($d_{75} - d_{25}$).

ORLÉANS	$d_{25\%}$	$d_{50\%}$	$d_{75\%}$	$d_{75\%} - d_{25\%}$ (JOURS)	NOMBRE DE CAPTURES	NOMBRE DE PIÈGES
2012	18/07	29/07	31/07	13	81*	5
2013	15/07	18/07	29/07	14	218	2
2014	02/07	07/07	23/07	21	25*	2
2015	17/07	29/07	07/08	21	654	7
2016	26/07	04/08	16/08	21	516	6
2017	08/07	18/07	22/07	14	346	6
2018	09/07	18/07	03/08	25	314	8
2019	10/07	18/07	25/07	15	150	1
2020	22/07	26/07	05/08	14	223	6

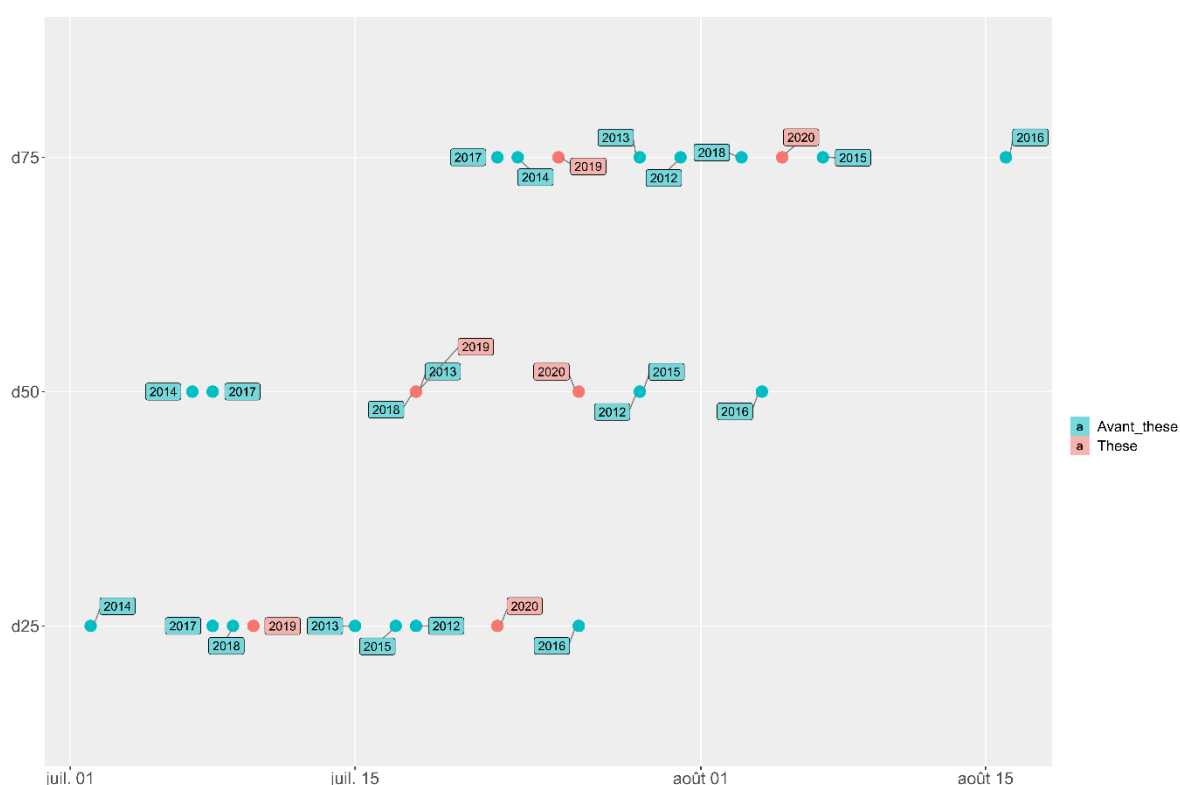


Figure 30 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours des suivis ayant lieu avant la thèse (bleu) et pendant la thèse (rouge) à Orléans.

De bas en haut, classement des d_{25} , d_{50} et d_{75} .

En 2012 et 2014 le nombre total de captures était inférieur au seuil permettant d'avoir une bonne estimation de la courbe de vol (**Table 5**).

Un effet de l'année sur le pourcentage d'adultes capturés à Orléans a été montré (test de Kruskal-Wallis : $p\text{-value} = 6,885e^{-7}$, $df = 8$ et $\chi^2 = 43,561$).

Entre 2012 et 2020, la d_{25} a variée de 25 jours (entre le 2 juillet (2014) et 26 juillet (2016)) (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**). En 2019, elle a été atteinte le 10 juillet. En comparaison, 43% des années précédentes ont atteint la d_{25} plus précocement (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**). En 2020, la d_{25} a été atteinte tardivement par rapport aux autres années (86% des années entre 2012 et 2018 avaient déjà dépassé la d_{25}) (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**).

La d_{50} a variée de 28 jours entre le 7 juillet (2014) et le 4 août (2016) (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**). La d_{50} de 2019 a été atteinte le 10 juillet comme en 2013 et 2018. 60% des années antérieures n'avaient pas atteint la d_{50} à cette date. La d_{50} de 57% des années pré-thèse (2012-2018) été atteinte avant celui de 2020 (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**).

La variabilité interannuelle de la d_{75} était de 25 jours sur la période entre 2012 et 2020 (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**). La d_{75} de l'année 2019 a été atteinte avant celle de 71% des années antérieures, 29% pour 2020 (**Table 5 & Figure 30**).

Le cœur de la période de vol a duré en moyenne 18 jours sur toute la période considérée avec un minimum de 13 jours en 2012 et un maximum de 25 jours en 2018 (**Table 5, Figure 30 & Annexe 4**).

Dans l'abaque terrain du réseau de surveillance de la processionnaire du pin (**Figure 26 §2.1.2.1**) (Abgrall, 2001), le vol des adultes n'a pas été suivi sur le terrain dans région orléanaise. Cependant des individus provenant de Blois (56 km à vol d'oiseau d'Orléans) ont été placés dans un substrat au laboratoire et leur émergence a été suivie. Les adultes ont émergé entre le 4 juillet et le 5 septembre avec des pic de vol (d_{50}) entre le 16 juillet et le 29 juillet.

Dans ce même abaque, des données sont disponibles pour le site de Givry à 28 km à vol d'oiseau de Beaune, le site sous influence continentale choisi dans cette étude. Dans les années 1970-1980, l'émergence des adultes en laboratoire a eu lieu du 2 juillet au 17 juillet et le pic de vol était le 7 juillet.

3.1.2 Le développement larvaire

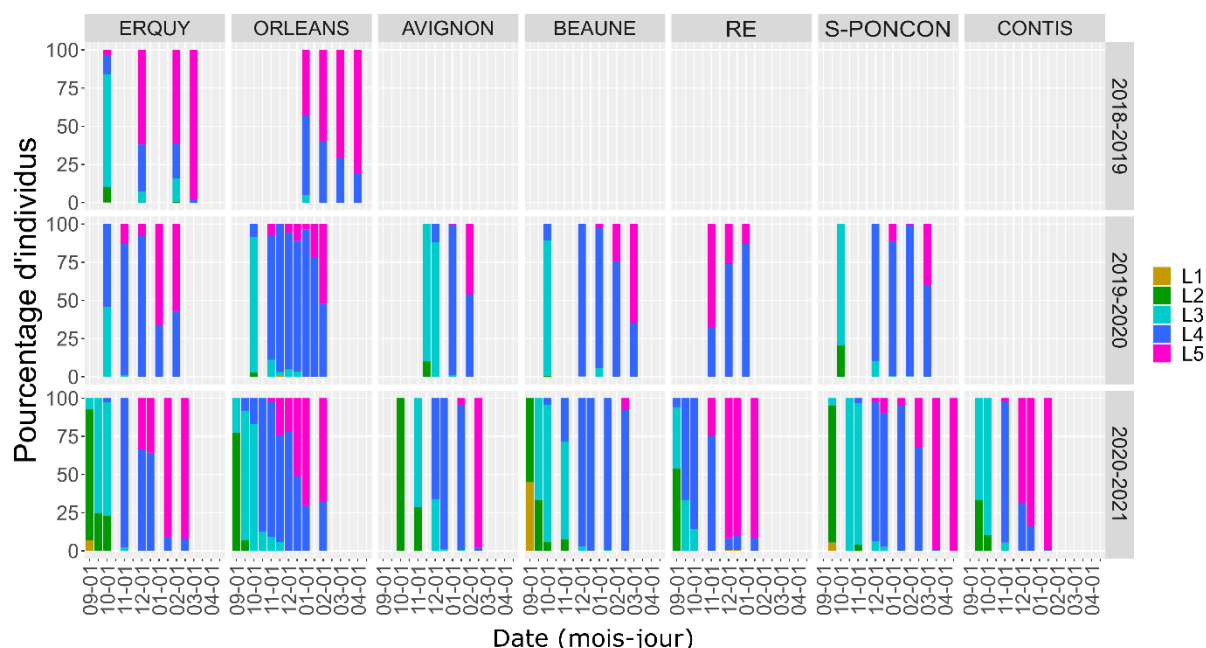


Figure 31 : Pourcentage d’individus présents par stade au cours du temps en fonction du site et de la saison d’observation.

Les dates de relevés ont été attribuées au début ou à la moitié du mois pour faciliter la comparaison. Les vraies dates sont indiquées dans la table 2 du data paper.

Quelques L1 ont été observées lors de la saison 2020-2021 à Erquy et Beaune lors du relevé de début septembre et à la mi-septembre à Serre-Ponçon (**Figure 31**). Le stade dominant à ces dates étant le deuxième stade. Globalement, le stade L2 s’est terminé vers mi/fin septembre à l’île de Ré, octobre à Orléans, novembre à Erquy, Contis-les-bains, Beaune et Serre-Ponçon et en décembre à Avignon (**Figure 31 & Annexe 5**).

Le début du troisième stade a eu lieu au cours du mois de septembre à Beaune et d’octobre à Avignon (2020-2021) (**Figure 31 & Annexe 6**). Pour les autres sites, le stade était déjà présent dès le premier relevé en septembre 2020-2021. Dès ce premier relevé, il y avait une majorité de L3 à Contis-les-bains (67%) (**Figure 31 & Annexe 6**). A l’île de Ré il y avait 40% de L3, 22% à Orléans, 7% à Erquy et 5% à Serre-Ponçon. La fin des L3 a pu être estimée pour l’ensemble des sites. Elle a eu lieu au cours du mois d’octobre à l’île de Ré, au cours du mois de novembre à Erquy et Contis-les-bains puis entre mi-novembre et décembre à Orléans, au mois de janvier à Avignon, Serre-Ponçon et Beaune (**Figure 31 & Annexe 6**).

Le début du quatrième stade larvaire s’est fait en premier lieu à l’île de Ré (observations dès le premier relevé) et Orléans (mi-septembre) (**Figure 31 & Annexe 7**). Les premières L4 ont été observées début octobre à Erquy et Beaune, début novembre à Contis-les-bains et Serre-Ponçon puis début décembre à Avignon (**Figure 31 & Annexe 7**).

Le début du cinquième stade larvaire a été observé début novembre sur les sites sous influence océanique (île de Ré, Erquy, Contis-les-bains et Orléans), en décembre à Serre-Ponçon et en janvier à Beaune et Avignon (**Figure 31**).

3.1.3 La procession de nymphose

3.1.3.1 Données actuelles

Table 6 : Suivis de la période de procession pour les différents sites et saisons d'observations.

Premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était supérieur ou égal à 25, 50 et 75% (d_{25} , d_{50} et d_{75}). Estimation de la période de procession ($d_{75\%} - d_{25\%}$). Données impactées par la crise sanitaire ().*

	$d_{25\%}$	$d_{50\%}$	$d_{75\%}$	$d_{90\%} - d_{10\%}$ (JOURS)	NOMBRE DE CAPTURES	NOMBRE DE PIÈGES	CLIMAT
CONTIS							Océanique
2020/2021	11/02	11/03	11/03	29	873	20	
RÉ							Océanique
2020/2021	16/12	16/12	14/01	29	2559	20	
ERQUY							Océanique
2018/2019	05/03	05/03	28/03	23	5557	37	
2019/2020	05/03*	05/03*	26/05*	88*	1191	38	
2020/2021	10/03	07/04	07/04	28	680	25	
ORLÉANS							Océanique dégradé
2018/2019	11/03	25/03	25/03	14	7844	31	
2019/2020	16/03*	19/05*	19/05*	64*	1657	25	
2020/2021	17/03	17/03	31/03	14	547	20	
SERRE-PONÇON							Montagnard
2019/2020	11/06*	11/06*	11/06*	*	22	15	
2020/2021	07/04	27/04	27/04	20	766	20	
BEAUNE							Continental
2020/2021	06/04	26/04	26/04	20	644	20	

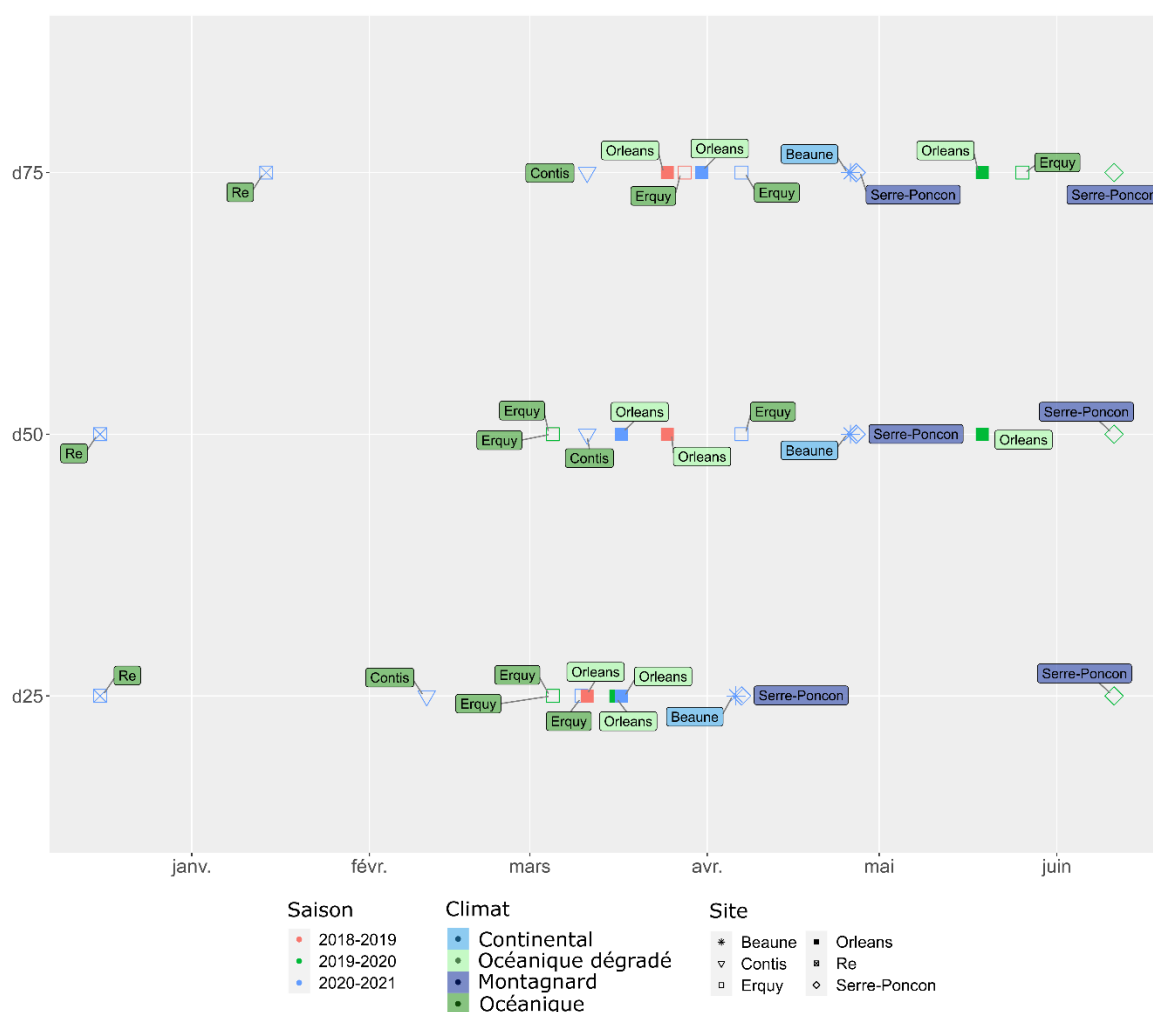


Figure 32 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021).

En bas, classement des d_{25} (date du 25% d'individus capturés) pour chaque site et chaque année du plus précoce au plus tardif, au milieu, classement des d_{50} et en haut des d_{75} . La saison 2019-2020 a été impactée par la crise sanitaire ce qui a affecté les valeurs des d_{50} et d_{75} .

La saison d'observation 2019-2020 a été impactée par la crise sanitaire ainsi les d_{50} et d_{75} sont biaisées car il y a eu plusieurs mois sans relevé (**Table 6**). Lors de la saison 2020-2021, pour le site d'Avignon, des captures ont été obtenues dès le premier relevé ainsi le début de la période ne peut être estimée. Les relevés pour ce site ne sont donc pas pris en compte (**Annexe 8**).

Les d_{25} , d_{50} et d_{75} ont été atteintes en premier lieu dans les sites sous climat océanique, océanique dégradé puis continental et pour finir montagnard (**Table 6**, **Figure 32** & **Annexe 8-11**).

Sous climat océanique, le cœur de la période de procession s'est réalisé de fin décembre à début janvier à l'île de Ré (avant que la d_{25} des autres sites ne soit atteinte). A Contis-les-bains, la d_{25} a été atteinte 57 jours après celui de l'île de Ré (11 février) (**Table 6**, **Figure 32** & **Annexe 8-11**). Ensuite, entre le 5 et 10 mars la d_{25} a été atteinte à Erquy et entre le 11 et 17 mars à Orléans (**Table 6**, **Figure 32** & **Annexe 8-11**). Environ trois semaines après, les d_{25} de Beaune et Serre-Ponçon ont été atteintes (**Table 6**, **Figure 30** & **Annexe 8-10**).

A Erquy, le pic de procession a été observé plus tardivement durant la saison 2020-2021 comparé aux deux saisons précédentes (environ 1 mois de différence) (**Table 6, Figure 32 & Annexe 8-11**). Sur ce site, en 2020-2021, la d_{25} a été atteinte après celui de l'île de Ré, de Contis-les-bains et d'Orléans, de même pour la d_{75} (**Table 6, Figure 32 & Annexe 8-11**).

La variabilité interannuelle à Orléans était inférieure à 10 jours pour les trois métriques (en ne prenant pas en compte la saison 2019-2020) (**Table 6, Figure 32 & Annexe 8-11**).

Le cœur de la période de procession a fluctué entre 14 jours à Orléans et 29 jours à Contis-les-bains et l'île de Ré en 2020-2021 (28 jours pour Erquy) (**Table 6, Figure 32 & Annexe 8-11**).

3.1.3.2 Comparaison avec les données plus anciennes

D'après l'abaque de terrain établi par le réseau de surveillance de la processionnaire du pin en se basant sur les suivis de 1970 à 1981, la période de procession s'étalait du 1^{er} novembre au 25 mars à l'ouest de l'île de Ré, du 22 janvier au 22 avril à Contis-les-bains, du 4 avril au 13 mai à Blois et du 1^{er} avril au 19 mai à Givry (Abgrall, 2001).

A l'ouest de l'île de Ré, des captures entre fin novembre 2020 et mi-février 2021 ont été faites. Une procession pré-hivernale a été constatée durant cette étude mais elle se terminait environ un mois plus tôt par rapport à la période de procession moyenne des données historiques.

A Contis-les-bains, des captures ont été obtenues entre mi-janvier et mi-avril 2021. Cette période est semblable à la période moyenne estimée dans l'abaque de terrain (Abgrall, 2001).

A Beaune, le cœur de la période de procession observé en 2020-2021 est compris dans la période de procession observée dans les années 1970-1980 sur le site à proximité (Givry).

Au contraire, à Orléans le cœur de la période de procession a débuté plus tôt que la période procession observée à Blois dans les années 1970-1980.

Pour le site d'Erquy, notre correspondant a fait des observations ponctuelles de processions de décembre à mars pour la saison 2014-2015, de novembre à juin en 2015-2016, de décembre à avril en 2016-2017 et d'octobre à février en 2017-2018. Les périodes de procession en 2019, 2020 et 2021 ont été estimées entre février et avril. Des processions pré-hivernales qui peuvent avoir lieu certaines années n'ont pas été observées durant cette étude.

3.1.4 Durée totale du développement

Table 7 : Total de jours entre le pic de vol et le pic de procession observés durant la saison 2020-2021 suivant le site.

** Date estimée à partir des suivis du développement larvaire car le début de la période de procession n'a pas été observée à Avignon.*

SITE	d ₅₀ % VOL	d ₅₀ % PROCESSION	TOTAL (JOURS)	CLIMAT
RE	14/07	16/12	155	Océanique
AVIGNON	02/08	01/03*	212	Méditerranéen
CONTIS	26/07	11/03	228	Océanique
ORLEANS	26/07	17/03	234	Océanique dégradé
ERQUY	20/07	07/04	261	Océanique
SERRE-PONÇON	27/07	27/04	274	Montagnard
BEAUNE	14/07	26/04	278	Continental

Le nombre total de jours entre la d₅₀ du vol et de la procession a varié de 155 jours (île de Ré) à 278 jours (Beaune) (**Table 7**). Le nombre total était moins important aux sites sous influence océanique (en moyenne 220 jours) par rapport aux sites sous influence continentale et montagnarde (moyenne de 276 jours) (**Table 7**). D'après les suivis de développement larvaire et notamment du nombre de L5 dans les relevés, les processions peuvent être estimées autour de début mars sur le site d'Avignon (**Figure 31**). Ainsi le nombre de jours entre la d₅₀ du vol et de la procession serait d'environ 212 jours soit 57 de plus qu'à l'île de Ré (**Table 7**).

3.2 Caractérisation du climat

3.2.1 Climat des sites de suivis actuels

Des stations climatiques ont permis de récupérer les températures maximales et minimales journalières de chaque site entre 1991 et 2020 (à partir de mars 1996 pour Contis-les-bains) (**Table 1**). D'après les moyennes journalières sur cette période, à Avignon, le pourcentage de jours (sur 366) ayant une température supérieure à 35 °C était de 36% (**Figure 33**). A Beaune et Serre-Ponçon le pourcentage était d'environ 9%. Il était de 7% à l'île de Ré et Orléans et de 15% à Contis-les-bains (**Figure 33**).

Le pourcentage de jours (sur 366) avec une température inférieure à 0°C était le plus élevé à Serre-Ponçon (94%) puis Beaune (77%) (**Figure 33**). A Contis-les-bains et Orléans, il était égal à 44 et 54% respectivement. A Avignon et l'île de Ré, il était environ égal à 30%. Pour finir, il était de 5% à Erquy (**Figure 33**).

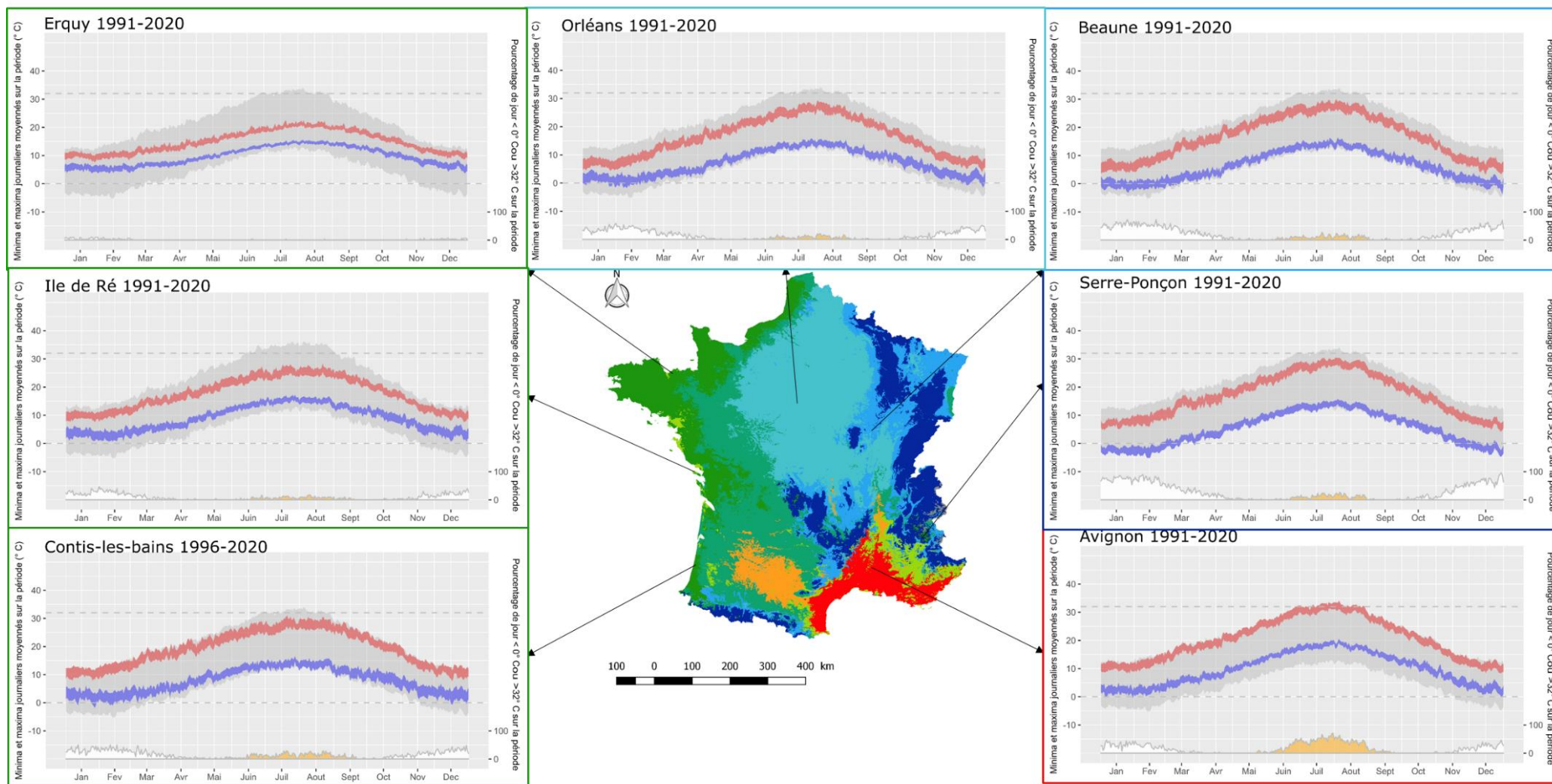


Figure 33 : Températures minimales (violet) et maximales (rouge) journalières moyennées sur la période et pourcentage de jours avec une température inférieure à 0 °C (blanc) ou supérieure à 35 °C (jaune) sur les sites de suivis actuels de la phénologie.

La zone grisée représente l'amplitude thermique entre le site ayant les températures minimales les plus faibles et le site ayant les températures maximales les plus élevées. Script issu de Bourougaaoui et al. 2021b.

3.2.2 Changement climatique au sein des sites de suivis actuels

Une augmentation de la moyenne annuelle des TX estivales et TN hivernales a été observée sur chaque site (**Figures 34 à 40**). Celle de la moyenne annuelle des TX estivales était plus importante (pente de la régression entre 0,029 et 0,084) que celle de la moyenne annuelle des TN hivernales (pente de la régression entre 0,025 et 0,061) (**Figure 34 à 40**).

De 1970 à 2020, l'augmentation de la moyenne annuelle des TX estivales était plus importante à Avignon et Serre-Ponçon (**Figures 38 et 39**) et plus faible à Erquy et l'île de Ré que sur les autres sites (**Figures 34 à 40**). Pour la moyenne annuelle des TN hivernales, l'augmentation était plus importante à Contis-les-bains et Erquy (**Figures 34 et 36**) et plus faible à l'île de Ré et Serre-Ponçon (**Figures 34 et 40**).

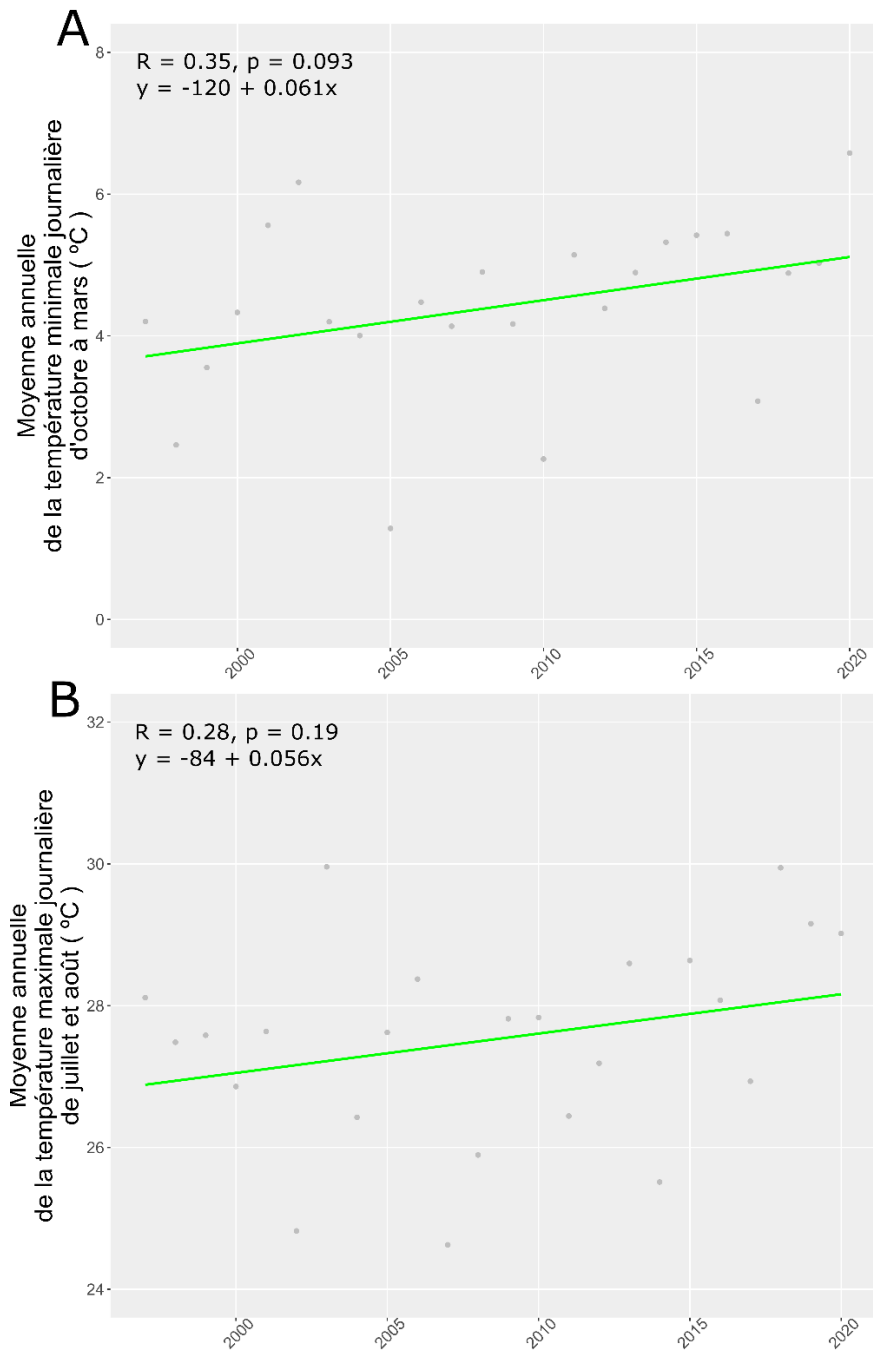


Figure 34 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Contis-les-bains de 1997 à 2020.

Aucune donnée météorologique antérieure à 1996 n'a pu être récupérée.

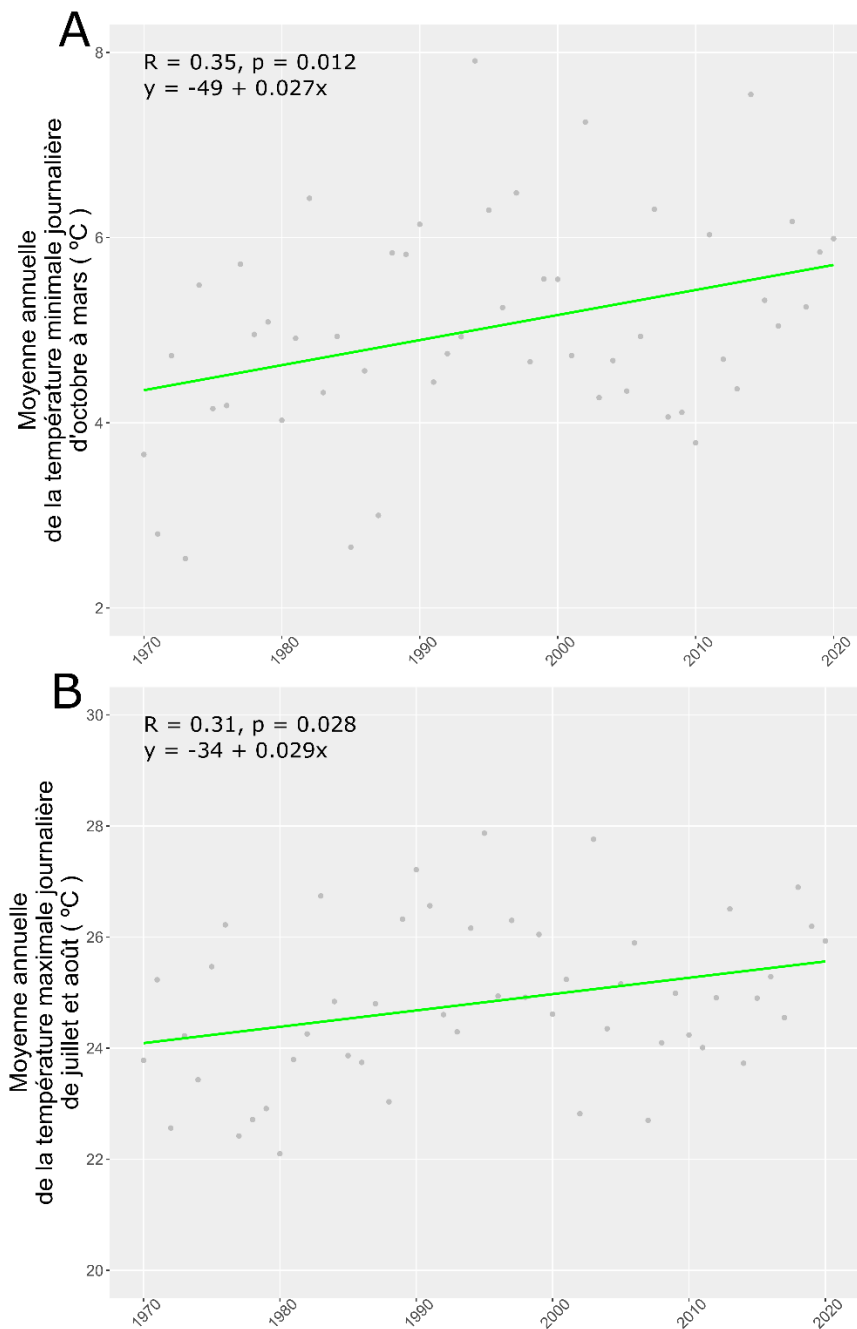


Figure 35 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à l'île de Ré de 1970 à 2020.

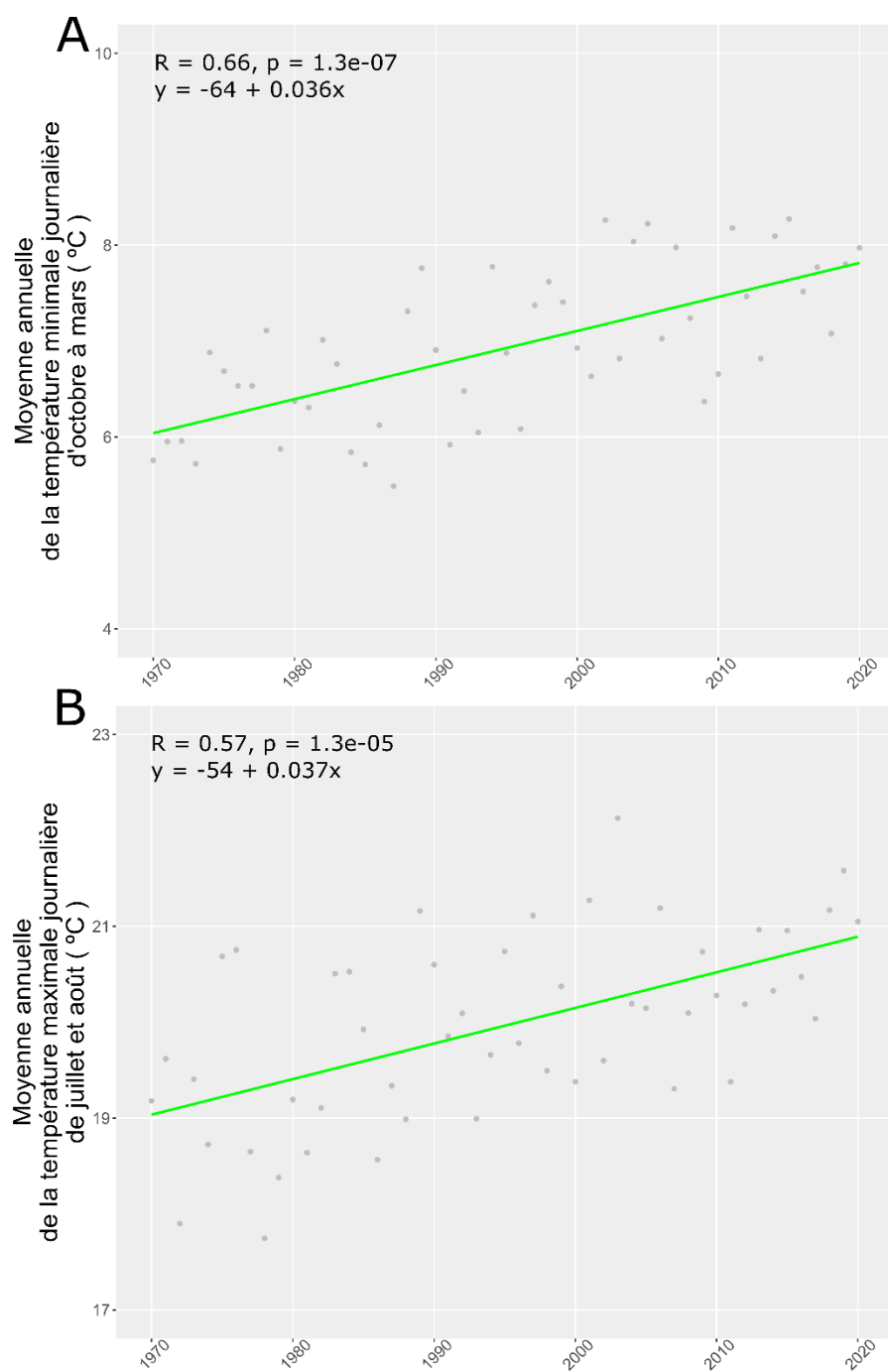


Figure 36 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Erquy de 1970 à 2020.

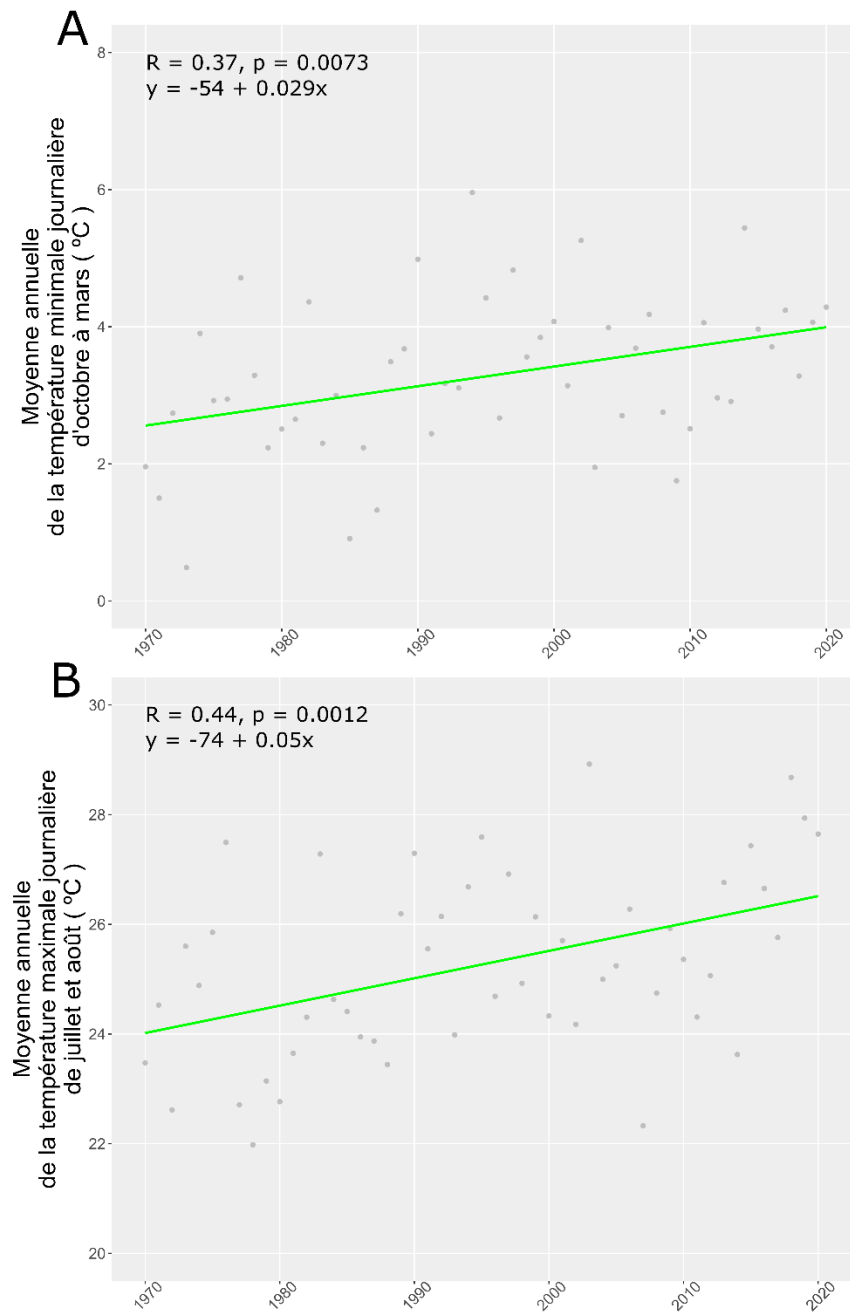


Figure 37 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Orléans de 1970 à 2020.

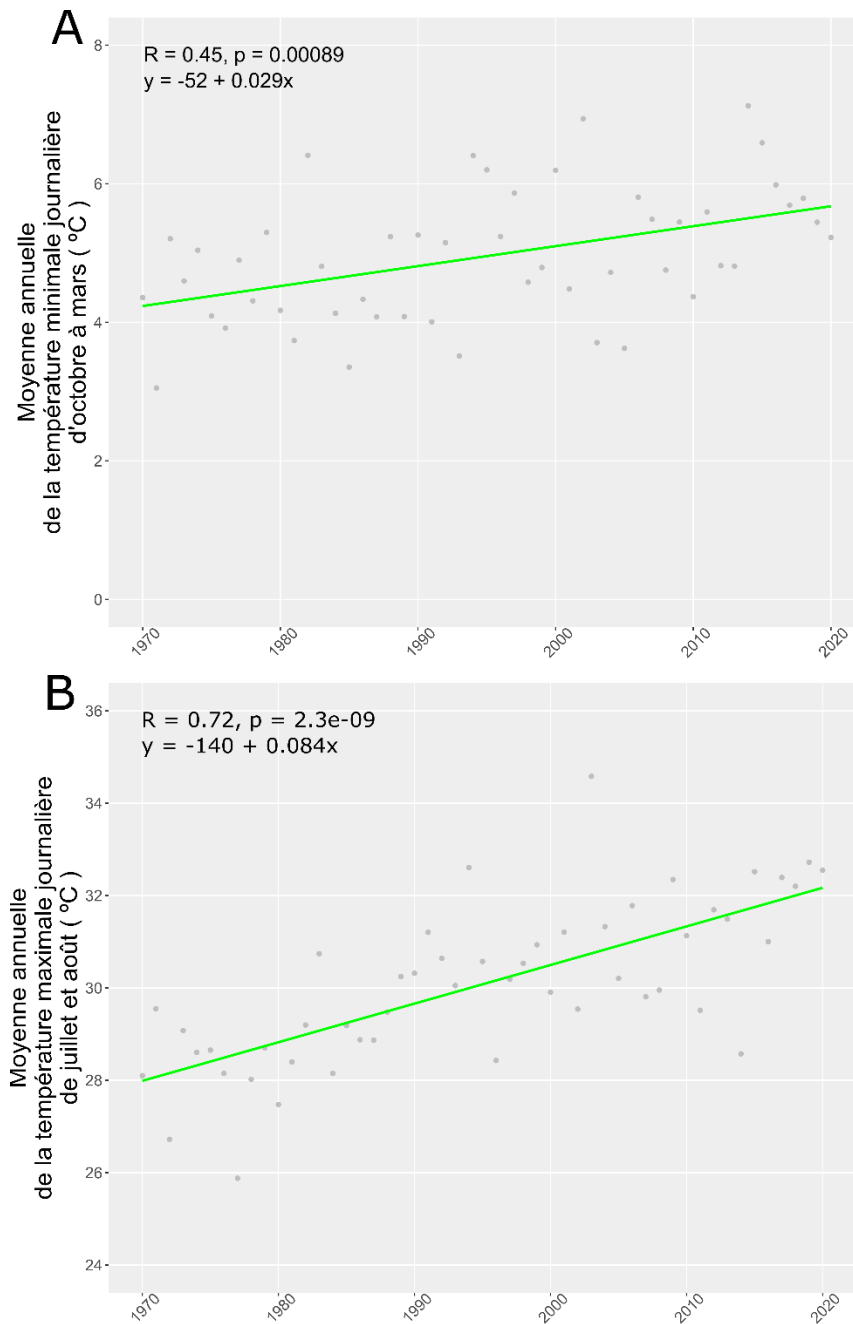


Figure 38 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Avignon de 1970 à 2020.

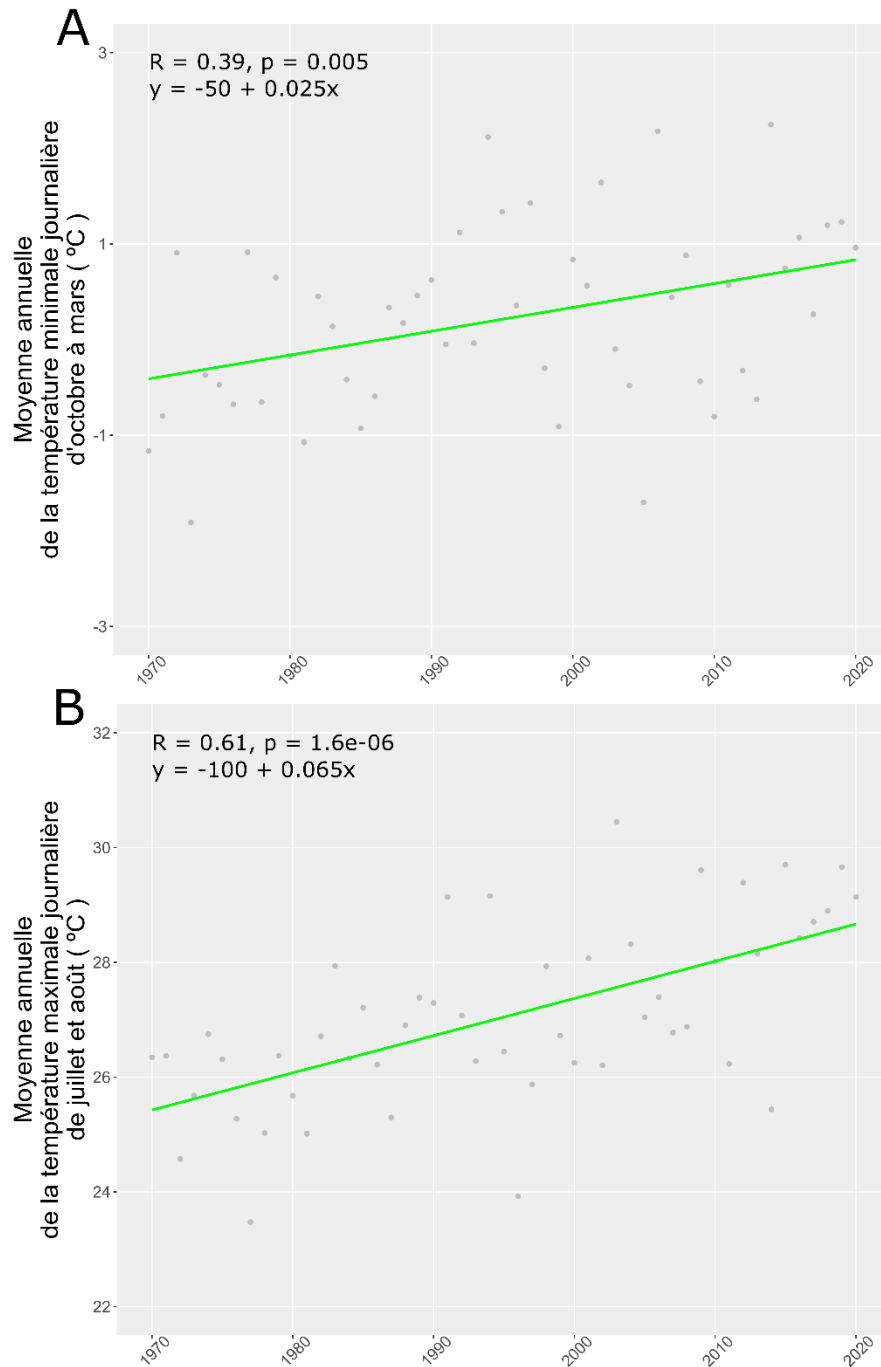


Figure 39 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d’octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Serre-Ponçon de 1970 à 2020.

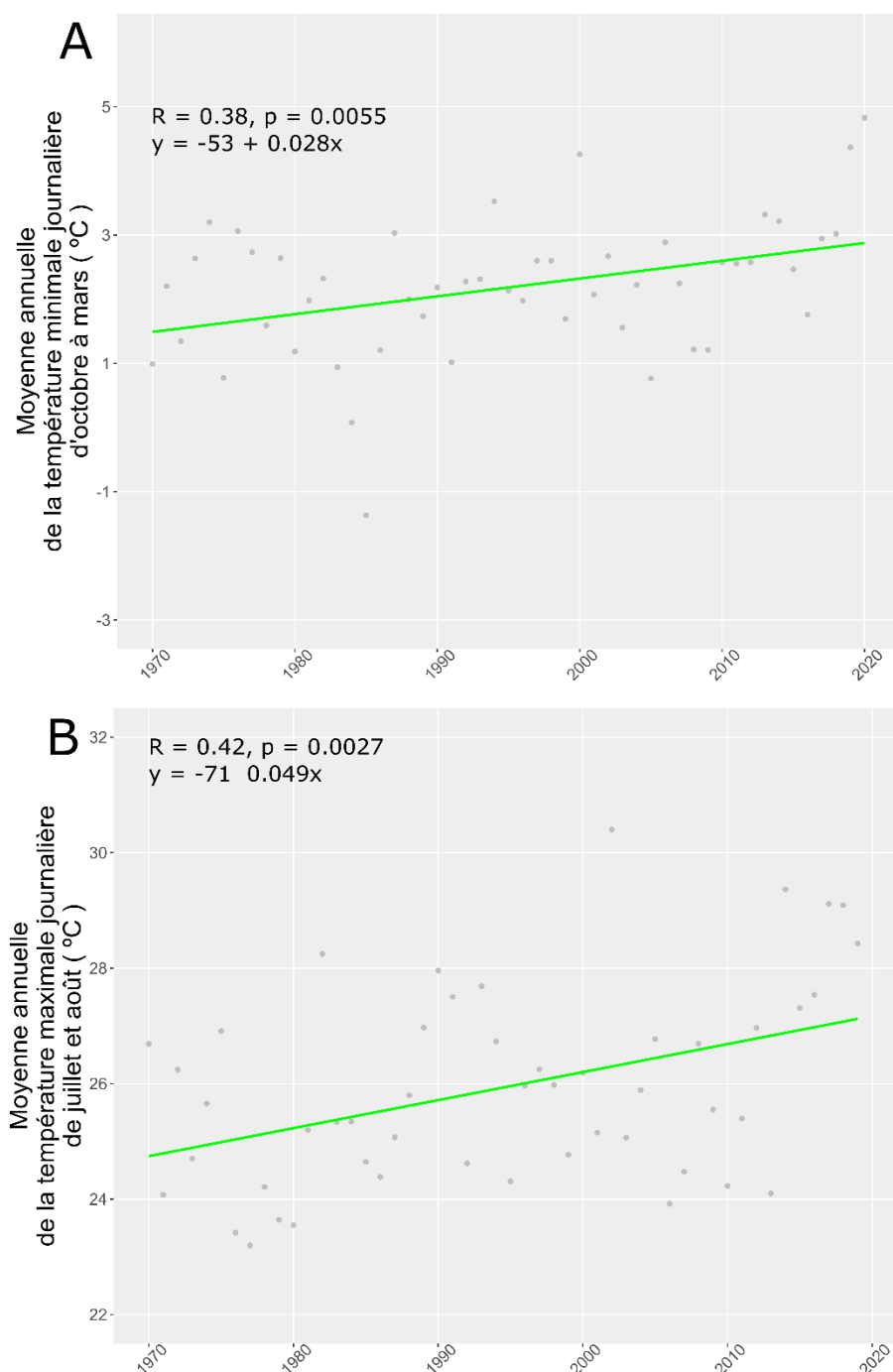


Figure 40 : Moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars (A) et de la température maximale journalière de juillet et août (B) à Beaune de 1970 à 2020.

Un effet significatif de la période considérée sur les moyennes annuelles a été déterminé (Tables 8 et 9, Annexes 12 et 13). La différence des moyennes entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020, de la moyenne annuelle des TN hivernales variée de 0,85 °C (Serre-Ponçon) à 1,35 °C (Beaune) (Table 8) (de 0,73 °C (Serre-Ponçon) à 0,88 °C (Erquy) entre 1970-1990 et 1991-2020 ; Annexe 12). La différence des moyennes entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020, de la moyenne annuelle des TX estivales variée de 1,07 °C (île de Ré) à 2,83°C (Avignon)

(**Table 9**) (de 0,94 °C (île de Ré et Erquy) à 2,37 °C (Avignon) entre 1970-1990 et 1991-2020 ; **Annexe 13**).

Table 8 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020.

SITE	TEST	DDL	F	P-VALUE	MOYENNE 1970-1989	MOYENNE 2010-2020	DIFFÉRENCE ENTRE LES MOYENNES
RÉ	ANOVA	1	5.567	2.52E-02	4.49	5.46	0.97
ERQUY	ANOVA	1	29.530	7.60E-06	6.38	7.60	1.22
ORLÉANS	ANOVA	1	8.532	6.69E-03	2.66	3.77	1.11
AVIGNON	ANOVA	1	15.080	5.48E-04	4.46	5.59	1.13
SERRE- PONÇON	ANOVA	1	7.863	8.91E-03	-0.26	0.59	0.85
BEAUNE	ANOVA	1	11.650	1.91E-03	1.71	3.06	1.35

Table 9 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température maximale journalière de juillet et août entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020

SITE	TEST	DDL	F	P VALUE	MOYENNE 1970-1989	MOYENNE 2010-2020	DIFFÉRENCE ENTRE LES MOYENNES
RÉ	ANOVA	1	5.107	3.15E-02	24.12	25.19	1.07
ERQUY	ANOVA	1	14.260	7.32E-04	19.35	20.58	1.23
ORLÉANS	ANOVA	1	11.320	2.17E-03	24.34	26.29	1.95
AVIGNON	ANOVA	1	40.160	6.34E-07	28.60	31.43	2.83
SERRE- PONÇON	ANOVA	1	27.200	1.39E-05	26.04	28.34	2.30
BEAUNE	ANOVA	1	10.500	3.07E-03	25.16	27.15	1.99

Pour chaque site, le nombre de jours dont la température moyenne journalière était supérieure à 35 °C était plus important en 2010-2020 qu'en 1970-1989 (**Table 10**) (et en 1991-2020 qu'en 1970-1990 ; **Annexe 14**). A l'inverse, le nombre de jours dont la température moyenne journalière était inférieure à 0 °C était plus important durant la période 1970-1989 que durant 2010-2020 (**Table 10**) (et en 1970-1990 qu'en 1991-2020 ; **Annexe 14**). Pour chaque période, le site avec le plus de jour dont la température moyenne journalière était supérieure à 35 °C était Avignon et les sites avec le plus de jours dont la température moyenne journalière était inférieure à 0 °C était Serre-Ponçon et Beaune (**Table 10 et Annexe 14**).

Table 10 : Comparaison du nombre de jours dont la température était supérieure à 35 °C et du nombre de jours dont la température était inférieure à 0 °C entre les périodes 1970-1989 et 2010-2020

SITE	1970-1989		2010-2020	
	Nombre de jour avec une température > 35°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température < 0°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température > 35°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température < 0°C (pourcentage)
RÉ	12 (0,01%)	761 (10,42%)	16 (0,40%)	262 (6,52%)
ERQUY	0 (0,00%)	124 (1,70%)	1 (0,02%)	20 (0,50%)
ORLÉANS	1 (0,01%)	1288 (17,63%)	26 (0,65%)	516 (12,84%)
AVIGNON	21 (0,01%)	660 (9,03%)	123 (3,06%)	265 (6,60%)
SERRE-PONÇON	4 (0,01%)	2107 (28,84%)	15 (0,37%)	978 (24,34%)
BEAUNE	3 (0,01%)	1486 (20,34%)	36 (0,90%)	596 (14,83%)

4. Discussion

Dans le but de déterminer si les hypothèses de G. Démolin pourraient rendre compte de la phénologie actuelle, des suivis sur sept sites différents ont été réalisés. Les sites ont été sélectionnés en fonction de leur climat et de la disponibilité de données de suivis historiques. Trois sites se trouvaient le long du gradient sud-nord en climat océanique (Contis-les-bains, île de Ré et Erquy). Orléans représentait le climat océanique dégradé, Avignon le climat méditerranéen, Serre-Ponçon le climat montagnard et Beaune le climat continental. Ces suivis ont été comparés à des données historiques dans le but de déceler un éventuel effet, déjà notable, du changement climatique.

Conformément à toutes les autres observations disponibles réalisées par différents acteurs et aux prédictions de G. Démolin, les résultats attendus étaient un vol plus tardif sous climat méditerranéen (*i.e.* centré sur août) du fait de la contrainte chaude estivale, et un développement larvaire court dû à l'hiver doux se terminant par des processions plutôt précoces comparées à d'autres sites. Sous climat océanique, le vol était attendu non seulement plus précoce (*i.e.* centré sur juillet) mais aussi plus étalé, et avec une variabilité interannuelle plus grande du fait d'un climat considéré plus permissif. De par la latitude plus méridionale, un développement larvaire plus rapide avec des processions plus précoces était prévisible à Contis-les-Bains comparé à Erquy. A l'île de Ré, des processions pré-hivernales étaient connues et encore observées aujourd'hui mais plus documentées. Avec le changement climatique, la question de l'augmentation de leur importance relative par rapport aux processions hivernales et post-hivernales se posait donc. Sous climat montagnard, le développement larvaire est connu pour être long et les processions plus tardives que sur les autres sites de par la contrainte froide automnale et hivernale (Serre-Ponçon). Du fait de la sensibilité supposée des jeunes larves aux premiers froids, le vol était attendu pour être parmi les plus précoces. Sous le climat semi-continental, peu documenté jusqu'ici, la durée du développement larvaire était également attendue longue, avec des processions tardives. Comme pour le climat montagnard, ceci est supposé défavoriser les vols tardifs et réduire la queue de distribution en fin de vol. Toutefois,

conformément aux hypothèses de G. Démolin, le vol précoce pourrait également être défavorisé du fait d'étés chauds (contrairement à Serre-Ponçon avec des étés plus doux mais à l'instar d'Avignon). Les deux queues de distribution étant potentiellement défavorisées, une période de vol plus resserrée pouvait constituer un attendu (Beaune).

4.1 Les hypothèses de G. Démolin construites pour expliquer la phénologie observée dans les années 1970 sont-elles toujours compatibles avec les observations actuelles ?

Le nombre de jours entre la d_{50} du vol et la d_{50} de la procession était le plus court à l'île de Ré puis à Avignon. Sur ces deux sites, l'hiver étant plus doux (nombre de jours ayant une température inférieure à 0 °C équivalent, et moins élevé que sur les autres sites) le développement larvaire était plus rapide que sur les autres sites. L'île de Ré se distingue de par la rapidité et la précocité de son développement.

Le vol le plus tardif a été observé à Avignon, le site méditerranéen qui cumule le plus de jours avec une température supérieure à 35 °C. Sous climat océanique, le vol était plus précoce qu'à Avignon. Par contre, le développement larvaire était plus long et les processions étaient plus tardives du fait de l'hiver plus frais.

Sous climat à influence océanique, une variabilité dans la période de vol, à la fois en fonction du site mais aussi des années a été observée. Comparé à Contis-les-bains, Erquy était plus précoce pour les d_{25} et d_{50} mais plus tardif pour la d_{75} . A Orléans, les d_{25} et d_{50} étaient atteintes plus tardivement que sur les autres sites sous influence océanique, au contraire de la d_{75} . Cela peut être dû aux premiers gels qui peuvent s'observer plus précocement dans cette région.

Le nombre de jours entre la d_{50} de vol et la d_{50} de processions était plus important à Erquy qu'à Contis-les-bains se traduisant par des processions plus précoces à Contis-les-bains où le climat est plus chaud du fait de la latitude.

A Erquy, une variabilité interannuelle plus importante de la d_{75} a été observée (comparée aux d_{25} et d_{50}). Ceci peut s'expliquer par une permissivité du climat (hypothèse de G. Démolin) qui rendrait possible les variations de la phénologie en fonction des conditions climatiques annuelles.

A Serre-Ponçon et Beaune, les hivers sont les plus rigoureux ce qui peut expliquer un long développement larvaire et des processions tardives par rapport aux autres sites. A Serre-Ponçon, l'hypothèse d'évitement des premiers gels semble s'appliquer. Le cœur du vol n'était pas précoce cependant il fut parmi les plus courts, ce qui limiterait l'exposition des L2 aux gels précoces et potentiellement l'exposition des L1 aux hautes températures (pourcentage de jours ayant une température supérieure à 35 °C plus important qu'attendu).

Sous climat continental caractérisé par des étés chauds et des premiers gels précoces, le vol attendu était ni tardif ni précoce et plutôt court afin d'éviter ces deux contraintes. Or, à Beaune, le cœur de la période de vol a commencé avant tous les autres sites. Par conséquent, le risque pour les L1 d'être exposées aux hautes températures de l'été est plus élevé. Cependant, d'après les relevés de nids de la saison 2020-2021, le stade L3 a été atteint au cours du mois de septembre ainsi la majorité des L2 ne sont a priori pas sujettes aux premiers gels automnaux. Nous pouvons émettre l'hypothèse que la perte d'individus est moins importante avec ce vol

précoce plutôt que si celui-ci a lieu plus tardivement. C'est-à-dire que la contrainte froide serait plus limitante que la contrainte chaude. Cette hypothèse semble renforcée par le nombre de jours durant lesquels la température était inférieure à 0°C comparé au nombre de jours durant lesquels la température dépassait les 35 °C (moyennés sur la période 1991-2020). Cependant, le cœur du vol sur ce site a été le plus long observé tout site confondu. Ainsi, il est probable que certains individus soient tout de même exposés à la contrainte froide. Cela tend à valider l'hypothèse de Robinet *et al* (2015) concernant la faible avancée de la processionnaire au nord-est du fait de la co-occurrence des contraintes. L'espèce ne pourrait s'adapter à des conditions aussi contraignantes.

Les populations se trouvant sur l'île de Ré pourraient être isolées de celles du continent. En effet, les adultes ne sont peut-être pas capables de franchir la barrière géographique que constitue l'océan Atlantique, d'autant que les vents dominants estivaux vont de l'île vers le continent. La distance entre le continent et l'île de Ré est de 2,65 km au plus proche et 27,13 km au plus loin à vol d'oiseau. La capacité de dispersion des mâles et femelles a été mesurée à l'aide d'un manège de vol en 2009-2010 et 2010-2011. Elle a été estimée à 17 et 24 km en moyenne pour les mâles et 5,6 et 5,1 km pour les femelles en 2009-2010 et 2010-2011 respectivement (Battisti *et al.*, 2015). Il semblerait donc que les papillons aient la capacité de couvrir la distance entre le continent et l'île, cependant, nous ignorons s'ils ont la capacité de voler au-dessus de l'océan, et s'ils le peuvent, quel est le niveau de flux entre les deux. Cela a pu entraîner une différenciation génétique entre les populations de l'île de Ré et celles du continent qui pourrait expliquer cette phénologie particulière. Il pourrait aussi avoir un effet du climat insulaire.

4.2 L'effet du changement climatique sur la phénologie est-il perceptible ?

Une variabilité interannuelle a été observée dans les suivis historiques comme dans les suivis actuels. Sur tous les sites, une augmentation de la température minimale d'octobre à mars et de la température maximale de juillet et août a été observée. Une augmentation plus importante de la moyenne annuelle des TX estivales a été observée comparée à celle de la moyenne annuelle des TN hivernales. L'augmentation de la température moyenne globale de surface est plus marquée en hiver qu'en été. Ceci démontre l'intérêt de bien choisir les variables climatiques associées aux contraintes de l'espèce considérée. De plus, suivant le site choisi, l'intensité du changement climatique n'est pas la même. Il est donc nécessaire de prendre en compte ces différences pour comprendre la variabilité au cours du temps de la phénologie sur un site particulier.

4.2.1 La période de vol

Dans les suivis historiques de la période de vol, une forte variabilité interannuelle a été observée notamment à l'île de Ré et Contis-les-Bains. Les deux années de suivis récents ne permettent pas de conclure sur un effet potentiel du changement climatique. Cependant, une tendance à un étalement du vol a été observée en 2019 et 2020 à l'île de Ré. En effet, ces années font parties des plus précoces lorsque l'on considère la gamme historique mais elles sont tout de même incluses dans celle-ci. Une faible évolution du climat a été observé sur ce site, cela peut expliquer un faible changement dans la période de vol.

Le site d'Erquy a subi une des plus fortes augmentations de la moyenne annuelle des TN hivernales mais une des plus faibles de la moyenne annuelle des TX estivales. Ceci renforce l'idée que le climat y est plus permissif. En considérant les deux années d'observations actuelles, le cœur du vol sur le site de Erquy peut commencer avec les sites les plus précoces (Beaune et l'île de Ré) et se terminer avec le plus tardif (Avignon).

Sur les sites d'Avignon et Serre-Ponçon, l'augmentation de la moyenne annuelle des TX estivales a été la plus forte. Cela renforce la contrainte estivale et donc le vol ne sera pas plus précoce sur ces sites.

De faibles changements ont été observés dans la période de vol. Ainsi, un effet plus important du changement climatique sur le développement larvaire est attendu. Les données de suivis du développement larvaire obtenues dans cette étude ne peuvent être comparées à des données historiques ainsi il paraît intéressant de réaliser d'autres suivis dans le futur pour valider ou non cet attendu.

4.2.2 La période de procession

La période de procession dépend de la période de vol et du développement larvaire. Avec l'augmentation des températures, notamment des TN hivernales, un développement larvaire plus court est attendu.

A Serre-Ponçon et Beaune, l'augmentation des TN hivernales a été la plus faible en comparaison avec les autres sites. La contrainte froide est toujours marquée ce qui se traduit par un long développement larvaire et des processions tardives par rapport aux autres sites. Il n'existe pas de données historiques concernant le développement larvaire et la période de procession sur ces sites. Ainsi, aucune conclusion concernant un effet potentiel du changement climatique ne peut être énoncée.

A Orléans, la période de procession est plus avancée actuellement que ce qui a été observé dans les années 1970-1980 à Blois. L'augmentation des TN hivernales observée depuis les suivis phénologiques passés a pu entraîner une accélération du développement larvaire et donc une période de procession plus précoce.

Sur le site d'Erquy, des processions précoces occasionnelles (c'est-à-dire ayant lieu que certaines années) ont été observées ces dernières années et notamment en 2015 (années de processions précoces massives à l'échelle de la France ; Annexe 15). Ce site a été choisi pour déterminer la fréquence de ces processions précoces. Cependant, durant les trois saisons d'observations de cette étude, aucune n'a été observée. Deux raisons peuvent expliquer ceci : (i) les conditions climatiques nécessaires pour observer ce phénomène n'ont pas été retrouvées et (ii), l'effort d'échantillonnage n'était pas assez important. Cela semble confirmer la variabilité interannuelle et la rareté de ce phénomène.

A l'île de Ré, les processions sont systématiquement précoces. L'augmentation des TN hivernales n'a pas été très forte par rapport aux autres sites cependant la période de procession actuelle semble plus courte (de fin novembre à mi-février) que dans le passé (du 1er novembre au 25 mars). Ceci peut être dû à la fois à l'augmentation des températures hivernales mais aussi à la période de vol qui a tendance à être précoce. Une faible augmentation des TX estivales a

été observé, cela renforce l'idée que le climat y est plus permissif pour la processionnaire du pin et donc la possibilité d'une variabilité interannuelle plus importante.

A l'inverse, à Avignon, le taux d'augmentation des TX estivales était le plus important. La contrainte chaude est donc de plus en plus marquée impliquant un vol tardif et donc des processions tardives.

A Contis-les-Bains, aucun changement de période de procession n'a été observé malgré la plus importante augmentation des TN hivernales observées.

L'effet du changement climatique est peut-être encore faiblement perceptible et le fait d'avoir peu de données actuelles peut masquer cet effet. Des données de la phénologie actuelle sur une plus longue série temporelle permettrait de confirmer ou non ces tendances.

L'augmentation de la température globale et des événements extrêmes tels que les vagues de chaleur entraineront-elles une augmentation de la fréquence des processions atypiques ? Cette question a été explorée dans le chapitre suivant.

4.3 Perspectives et recommandations pour de futurs suivis phénologiques

Dans le but d'analyser plus en profondeur les modifications de la phénologie face au changement climatique les suivis de la phénologie actuelle devrait se poursuivre.

Le suivi du développement larvaire effectué de façon standardisée sur plusieurs sites a permis d'obtenir des données inédites qui pourront servir de référence dans le futur. Cependant, les coûts financiers et techniques ont été conséquents. Afin de les diminuer, l'utilisation des sciences participatives pourrait être envisagée. Les personnes pourraient signaler l'observation des premiers nids lâches (caractéristiques des premiers stades larvaires), des nids d'hiver (troisième et quatrième stade larvaire) et des processions (cinquième stade) via une application mobile.

Afin de pouvoir caractériser le début et la fin de chaque stade larvaire, le choix de la fréquence de relevé est déterminant. Avec un relevé tous les quinze jours, la dynamique des différents stades est plus appréciable (fréquence réalisée sur le site d'Orléans). Cette fréquence est plus adaptée notamment pour appréhender la période des premiers stades qui durent moins longtemps. Toutefois, concernant le stade L1, un biais est attendu du fait de la proportion d'individus non éclos. L'échantillonnage ne sera pas forcément représentatif de la réalité car le pourcentage d'individus dans une ponte ne peut être déterminé contrairement au L1 qui sont sorties des œufs.

Pour les suivis des processions, des pièges à interception ont été utilisés. Ils nécessitent un déplacement et un comptage des chenilles à intervalle de temps régulier. Pour diminuer les coûts, un détecteur automatique de processions installé au niveau du tuyau qui relie la partie qui encercle l'arbre et le sac dans lequel les larves sont piégées est en cours de développement (cf Introduction générale §3.5.1). Ce détecteur permettrait d'avoir un comptage en temps réel des larves qui sont piégées.

Concernant le suivi de la période de vol, un faible nombre de captures a parfois été constaté durant l'étude. Ainsi, afin d'assurer le dépassement du seuil de 100 captures établi par Buradino (2019), un nombre plus important de pièges devrait être installés (au minimum trois pièges). Une standardisation du nombre de pièges sur tous les sites devrait être effectuée.

Chapitre 2 : Identification des mécanismes induisant des changements de phénologie

Introduction du chapitre

Dans le chapitre précédent, les hypothèses concernant la variabilité de la phénologie de l'espèce suivant les régions bioclimatiques définies en fonction de trois contraintes climatiques (hautes températures de l'été, premiers gels et froid de l'hiver) ont été vérifiées. De plus, une variabilité de la phénologie dans le temps a été mise en évidence.

Dans le but d'identifier les mécanismes responsables de cette variabilité temporelle de la phénologie, un modèle mathématique a été développé. Afin de déterminer quel modèle donnait les meilleures prédictions pour nos données, nous avons fait une étude préliminaire au cours de laquelle nous avons testé trois types de modèles différents. (1) Un modèle linéaire de type degré-jours prenant en compte des données de températures minimales et maximales journalières, (2) un modèle non linéaire basé sur des courbes de performance et intégrant des données de températures moyennes horaires, puis (3) un modèle non linéaire aussi basé sur des courbes de performance mais prenant en compte des données de températures moyennes journalières (Webinaire ModStatSAP du 6 juillet 2021, vidéo disponible à l'adresse https://informatique-mia.inrae.fr/reseau-modstatsap/webinaire_juillet_2021 accédé le 05/10/2021). Après comparaison des prédictions de chaque modèle avec les données observées, nous avons conclu que le modèle non linéaire avec des données de température moyenne journalière était le plus performant. Ainsi, nous l'avons sélectionné pour la suite de l'étude et c'est celui que nous allons présenter dans ce chapitre. Le script de ce modèle développé sous R (version 3.5.1; R Core Team, 2020) a été déposé sur la plateforme Zenodo (<https://doi.org/10.5281/zenodo.5549323> accédé le 05/10/2021).

Le modèle non linéaire est basé sur les courbes de performance thermiques des stades œufs et larvaires, calibrées par des données obtenues via des expériences en conditions contrôlées. Les individus utilisés provenaient de populations orléanaises. Ce modèle a été ensuite validé de manière indépendante sur les données des suivis de développement larvaire effectués à Orléans lors de la saison 2019-2020 (*cf* Chapitre 1 §3.2). Nous avons testé si la simulation d'une augmentation de la température durant toute l'année entraînait une accélération du développement conduisant à des processions précoces. L'hypothèse émise par Robinet *et al* (2015) selon laquelle seulement un automne plus chaud pourrait entraîner des processions précoces a également été testée. Inversement, via une simulation d'un refroidissement global, nous avons évalué si cela provoquait un ralentissement du développement larvaire et des processions plus tardives, comme observées dans le passé.

Afin d'estimer la généricité de notre modèle phénologique au-delà de la population d'Orléans, nous avons réalisé des simulations pour des sites de régions bioclimatiques différentes et nous avons évalué la performance des prédictions en les comparant aux données observées (données de développement larvaire des saisons d'observations 2019-2020 ou 2020-2021, *cf* Chapitre 1 §3.2).

La première partie de ce chapitre est un article prochainement soumis dans *Ecology* qui présente l'étude expérimentale, le développement du modèle phénologique ainsi que l'exploration des mécanismes potentiellement responsables de la variation de la phénologie. La performance du modèle sur différentes populations est présentée dans une seconde partie.

1. Estimation de la phénologie à partir des courbes de performances thermiques des différents stades de développement

1.1 Contexte

Nous avons pu observer une variabilité de la phénologie de la processionnaire du pin entre les périodes 1970-1980 et 2018-2021 (*cf* Chapitre 1). De plus, depuis quelques années, des périodes de procession commençant avant l'hiver et se poursuivant jusqu'en mars ont été observées au nord des régions sous influence océanique (Boutte, 2014; Robinet *et al.*, 2015). Nous émettons l'hypothèse d'un effet du réchauffement global qui accélérerait le développement des larves. Robinet *et al* (2015) suspectent un effet potentiel de l'occurrence d'une vague de chaleur en automne. Cet événement climatique extrême aurait un effet direct sur le stade présent durant l'épisode de chaleur puis un effet en cascade (*carry-over effect*) sur les stades suivants. Le stade directement influencé aurait un développement plus rapide et se terminerait plus tôt. De ce fait, les stades suivants débuteraient précocement et seraient donc exposés à des températures plus chaudes, ce qui accélérerait leur développement. Ainsi des processions précoces pourraient être observées.

1.2 Approche utilisée

Afin de tester ces hypothèses, un modèle phénologique basé sur les courbes de performance thermiques des œufs et des larves a été développé. Pour obtenir les données permettant de calibrer ces courbes, des pontes provenant d'adultes élevés en conditions semi-naturelles issus de populations orléanaises ont été exposées à six traitements thermiques différents (variation de ± 5 °C autour d'une température moyenne). Nous avons choisi d'exposer les individus à des températures fluctuantes journalières afin de caractériser de manière la plus réaliste possible leurs capacités de développement. Une fois l'éclosion effectuée, des colonies de L1 provenant du traitement le moins stressant ont été constituées et réparties dans sept traitements thermiques différents choisis en fonction des températures auxquelles les larves peuvent être exposées dans la nature. Le développement et la survie des stades larvaires successifs ont été suivis régulièrement et nous avons cherché l'équation non linéaire qui décrivait le mieux ces taux de développement pour chaque stade (œufs, L1, ... L5). Le modèle calcule le taux de développement de chaque individu chaque jour, et l'accumule tous les jours depuis la date de ponte estimée (à partir de la courbe de vol mesurée en 2019) jusqu'à ce qu'il soit égal à 1. Ceci indique que le stade œuf est terminé, le modèle répète la même opération pour le stade suivant et ainsi de suite (en utilisant pour chaque stade son équation déterminée précédemment). A partir des données de températures moyennes journalières enregistrées à Orléans en 2019-2020, nous avons simulé une augmentation et une diminution de la température moyenne journalière (± 1 , ± 2 et ± 3 °C) ainsi qu'une augmentation de 10°C pendant 3 semaines en automne.

1.3 Résultats

Le modèle est capable de prédire relativement bien l'occurrence de chaque stade des œufs aux L5 (moyennes de la RMSE et MAE pour tous les stades confondus égales à 15,33 et 11,17% respectivement). Nous avons mis en évidence qu'une augmentation globale de la

température de 3 °C entraînerait une accélération du développement se traduisant par une période de procession précoce du 20 décembre 2019 au 12 février 2020 (dates durant lesquelles 5 et 95% des individus ont terminé le stade L5 respectivement) comparé à la période prédite avec les températures réellement enregistrées (du 10 février au 6 avril 2020). Un effet en cascade a été clairement mis en évidence entre les différents stades larvaires.

Article 2 : Article scientifique prochainement soumis dans *Ecology*, qui présente l'étude expérimentale, le développement du modèle phénologique ainsi que l'exploration des mécanismes potentiellement responsables de la variation de la phénologie.

Warming causes atypical phenology in a univoltine moth with differentially sensitive larval stages

Laura Poitou¹, Mathieu Laparie¹, Sylvain Pincebourde², Jérôme Rousselet¹, Christelle Suppo^{2¶}, Christelle Robinet^{1*}

Warming causes atypical phenology in a univoltine moth with differentially sensitive larval stages

Laura Poitou¹, Mathieu Laparie¹, Sylvain Pincebourde², Jérôme Rousselet¹, Christelle Suppo^{2¶}, Christelle Robinet^{1*¶}

¹INRAE, URZF, 45075, Orléans, France

²Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte, UMR 7261, CNRS - Université de Tours, 37200 Tours, France.

*Corresponding author: christelle.robinet@inrae.fr

¶ These authors contributed equally to this work.

Abstract

Climate change profoundly alters the phenology of insects, yet the mechanisms at play remain particularly elusive for univoltine species. Those species typically have to deal with contrasting thermal conditions across their development and life stages occurring at different seasons may have different thermal sensitivity. A modelling framework taking into account stage-specific thermal biology is lacking to predict the effect of climate change on the phenology of such species. Insect development rate scales non-linearly with temperature. This can be described with a thermal performance curve within each developmental stage, enabling higher accuracy near developmental thresholds than linear degree-day models. This approach, however, requires ample data to be correctly estimated. We developed a phenological model based on stage-specific performance curves to predict the phenology of a univoltine species undergoing uninterrupted larval development from summer to next spring, the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*). This gregarious species is an important pine defoliator and is known to readily respond to climate change with a consistent and sustained range expansion/shift since the 1990s, as winter warming facilitates its survival in previously unsuitable areas. First, we determined the thermal performance curve of development rate for each stage from the egg to the fourth larval instar by monitoring moulting in larval colonies exposed to fluctuating thermal treatments in controlled conditions. Second, we developed a phenology model to simulate the cumulated development rate across successive life stages, using observation data of adult flights and daily mean temperatures as input variables. A good fit was found between predictions and observations. Finally, the model was used to explore phenological consequences of hypothetical climate variations. With a simulated increase of temperature by 3 °C, the model successfully predicted atypical ends of larval development before winter, which are being observed in nature in some regions or during years with autumnal heatwaves. With a simulated heatwave, carry-over effect on life stages development

were predicted. On this winter-active species, we illustrate how variations in development rate caused by climate variations in early development can feedback into subsequent stages typically developing slowly in the cold season, and ultimately snowball into more significant phenological changes.

Keywords: Pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*, Phenology, Model, Carry-over effect, Climate change, Heatwave

Introduction

Climate change can profoundly alter the phenology of ectotherms. There is growing evidence of insect cycles being advanced or delayed by warming across all regions of the globe. For instance, first flights of two multivoltine butterfly species (*Atalopedes campestris* and *Vanessa atalanta*; Lepidoptera, Family) in North America occur about one month earlier nowadays than they did three decades ago (Forister & Shapiro, 2003). Similar shifts of the same magnitude have also been observed in other parts of the world, including delays, e.g., in the dragonfly *Orthetrum albistylum speciosum* (Odonata, Family) in Japan (Doi, 2008). In multivoltine species, such changes can result in additional generations within a year (e.g., *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Northern Europe (Lange *et al.*, 2006; Stoeckli *et al.*, 2012), *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan (Gomi *et al.*, 2007; Lange *et al.*, 2006)), which may directly result from changes in the thermal regimes and their impact on physiological and biochemical rates (Deutsch *et al.*, 2008; Glazaczow *et al.*, 2016; Hughes, 2000). The occurrence and consequences of phenological shifts may increase in complexity in univoltine species whose unique cycle can span several seasons and/or depend on the synchrony with other factors. Life stages can be exposed to different environmental conditions because they often occur in different seasons and can live in different (micro)habitats. In *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae), developmental rates and thermal tolerance vary among eggs, larvae and pupae because of different microclimatic conditions experienced by each stage (Kingsolver *et al.*, 2011). Temperatures higher than 32 °C are lethal to eggs of this species while they improve development success and survival of larvae (Kingsolver *et al.*, 2011). In the bog fritillary butterfly (*Boloria Eunomia*), the survival of eggs and pupae is positively correlated to temperature, but the survival of overwintering larvae is negatively affected by temperature (Radchuk *et al.*, 2012). Phenology is one of multiple adaptable and/or plastic life traits, ranging from physiological to behavioural levels, that may

modulate the ability of some insect species to thrive in different climatic regions or track climate change (Chuine, 2010; van Asch *et al.*, 2007). The understanding of the effects of climatic variations on species phenology, including the underlying physiological or developmental mechanisms, is essential to predict responses of insects to climate change (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012; Forrest & Miller-Rushing, 2010; Khelifa *et al.*, 2019; van Asch *et al.*, 2007).

The phenology of a species reflects the integrated response of the multiple life stages to their environment. Increasing temperatures typically accelerate development in ectotherms (Quinn, 2017). Based on thermal performance curves (Sinclair *et al.*, 2016), development rate is determined by three thermal thresholds: the Minimum Critical Temperature (CT_{min}), the Maximal Critical Temperature (CT_{max}) and the Optimum Temperature ($Topt$). These thresholds determine the range within which development is possible (Paaijmans *et al.*, 2013). At temperatures near CT_{min} , development rate is close to zero, and most arthropods can survive with paused ontogeny for prolonged durations in this state (Wagner *et al.*, 1991). Above CT_{min} , development rate increases linearly to a maximum rate obtained at $Topt$ and then decreases rapidly to CT_{max} (Wagner *et al.*, 1984; Sinclair *et al.*, 2016; Rebaudo & Rabhi, 2018), at which development rate drops to zero again and survival decreases.

Thermal performance curves are best approached with non-linear models, but those usually differ between life stages (Mujica *et al.*, 2017) due to the stage-specific thermal biology of many species (Briscoe *et al.*, 2012; Stevens, 2004). Cubic and quadratic equations are largely used in such non-linear models, but they underestimate development rate at $Topt$ (Wagner *et al.*, 1984), whereas the reliability of logistic simulations quickly drops when overreaching $Topt$ because of their asymptotic nature that fails to mimic the decreasing insect performance beyond $Topt$ (Wagner *et al.*, 1991).

A given life stage can be influenced by its direct environment and indirectly influenced by the conditions experienced by previous life stages, the latter being known as a carry-over effect (Briscoe *et al.*, 2012; Helle *et al.*, 2012). Carry-over effects of thermal history on life traits have been reported in many taxa, with particularly widespread evidence of pre-imaginal thermal experience influencing adult life traits. For instance, in the hoverfly *Eristalis arbustorum* (Diptera: Syrphidae), the thermal experience of pupae affects adult life traits such as the size and shape of wings, thorax and abdomen, as well as abdominal colouration. Similar observations are also frequent in Lepidoptera, with for instance a negative effect of heat during pupation of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria* on the mass of the adult head, and consequences on sense organs, feeding structures and overall centre of mass (impact on flight) (Stevens, 2004). Thermal experience during earlier stages may also alter adult performance, in many insect species, as shown in the last larval instar of damselfly *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae) with carry-over effects of heatwaves onto the size and shape of wings, and ultimately, flight ability (Arambourou *et al.*, 2017). While the heatwaves accelerated larval development, they resulted in a decrease of adult body and wing sizes, which was found to decrease the ability to sustain long duration flights in males (Arambourou *et al.*, 2017). Profound thermal carry-over effects are ubiquitous in insects and presumably play a prominent role in one of the most generic and recognized patterns of phenotypic plasticity known in ectotherms, the temperature-size rule (Atkinson, 1994).

How carry-over effects interact with phenology is less documented. In *Manduca sexta*, the temperature experienced by eggs was found to influence pupation time (Potter *et al.*, 2013). However, evidence is still mostly lacking despite the central role of phenology in insect ecology and its sensitivity to climate change. Developing modelling frameworks on species impacted by climate change permits to predict how thermal changes influence the overall development when life stages differ in their thermal sensitivity. In common brown butterfly *Heteronympha*

merope, simulations of a larval thermal responses model demonstrated the effect of oviposition date on the duration of each stage (Briscoe *et al.*, 2012). Most important effects were observed for early and later stages. Response of the species to climate change can be affected by a non-additive effect on phenology due to thermal physiology differences across life-stages (Briscoe *et al.*, 2012). We integrated into a phenological model the thermal performance curves for development rate from the egg to the last larval stage in a year-round active univoltine insect, thereby providing ground for stage-specific thermal preferences, in order to predict the overall developmental consequences of climate variability.

The Pine Processionary Moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa*, is an important forest pest in Europe. This species is typically univoltine: short lived females lay eggs in summer, and larvae generally develop from mid- or end of summer throughout the cold season to complete larval development in spring. This insect is widely recognized as a model species to study the impacts of climate change, mainly due to its well known distribution shift. Indeed, its range expansion towards higher latitudes and altitudes was shown to respond quickly to winter warming despite only one generation per year (Battisti *et al.*, 2005; Robinet *et al.*, 2014). While animal phenology has long been solely regarded as a by-product of thermal conditions, evidence are now accumulating suggesting that phenology itself can be the result of evolutionary processes to better mitigate environmental conditions, or even an adaptive response to avoid environmental stressors (Renner & Zohner, 2018; van Asch *et al.*, 2007). This is also suggested in the PPM by the existence of phenological variations across its range (Abgrall, 2001; Martin & Brinquin, 2012) that, without taking stage-specific vulnerabilities into account, may appear counter-intuitive (Robinet *et al.*, 2015). Consequently, until the development of each pre-imaginal stage is better understood, its response in time to climate change will remain difficult to dissociate from its response in space. Yet, an increasing phenological variability is being reported since the last two decades in some regions, with larval development shortened to the

point that pupation processions (which mark the end of larval feeding) can occasionally occur as early as autumn, instead of spring. In those regions, atypical earlier processions (before winter) and typical processions (spring) often co-occur.

The understanding of PPM phenological variations relative to climate variability is a scientific challenge that also has ecological applications. Populations of the PPM are usually managed because of the impact of defoliation on the growth of host trees (Parlak *et al.*, 2019; Vega *et al.*, 2011), and because of the ability of late instar larvae to disseminate urticating setae in the air, particularly when they leave their silken nests in long processions to seek a suitable pupation soil. As this species is abundant from natural to rural and urban areas, this poses a sanitary threat (from dermatitis to more systemic allergic reactions) to humans, livestock and pets in regions where increasing phenological variability and associated extended procession period are increasingly being observed. The efficiency of most control methods is stage-dependent and requires adequate planning. *Bacillus thuringiensis* spraying yields best results on young larvae, while collar interception traps target only the last instar larvae when they leave their host tree to pupate in the soil. The development of a stage-specific phenological model is therefore crucial not only to understand the responses in space and time of the PPM to climate change, but also to optimize adequate planning of control methods, and to warn citizens and local actors about urtication hazards.

We determined how climate variability influences the development of the PPM by assessing the development time of each life stage in different thermal conditions (direct and carry-over effects). Our approach was to develop a phenological model to predict the development time of successive life stages up to the end of the larval development. First, we determined experimentally the thermal performance curves for development rate in each life stage from the egg to the fourth larval stage (L4). Second, we parameterized the phenological model using the corresponding life stage-specific thermal performance curves (Fig. 1). We

could not monitor L5 development rate in controlled conditions due to cumulated mortality and because this stage ends with a behavioural event (the pupation procession) that cannot reliably be reproduced in controlled conditions. We used the same parameters as for L4 because those stages typically develop during the same season and the available literature shows that they have the same development rate (Berardi *et al.*, 2015a; Devkota & Schmidt, 1990; Martin, 2005). The model was validated by comparing its predictions to field observations of larval instar proportions, and this was repeated over time throughout larval development in nature. Third, the model was used to simulate the impact of different warming/cooling amplitudes on development time to quantify final changes in the timing of pupation processions. Finally, a simulation of a heatwave was made to test whether phenological carry-over effects can occur in this species and contribute to explaining recent reports of atypical early processions.

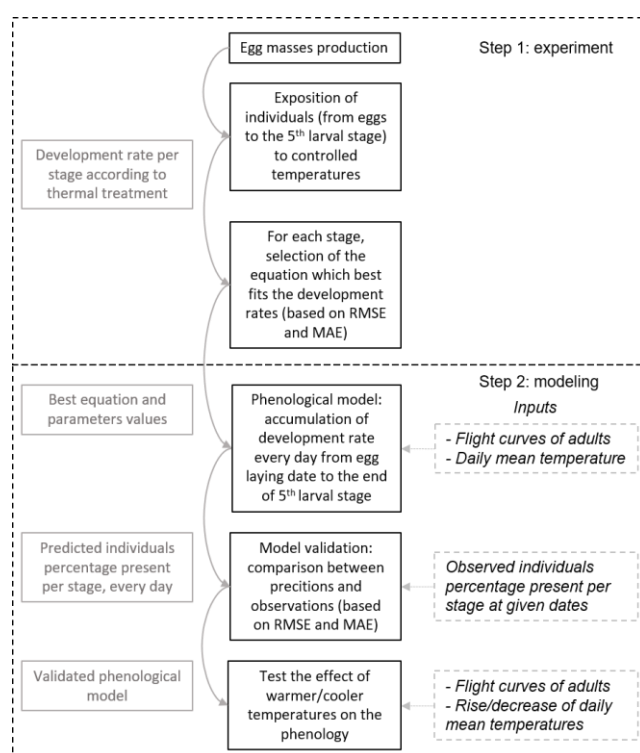


Fig 1 Approach description.

Solid black boxes represent the main steps of the approach. Solid gray boxes indicate that the results of one step are used in the following. Dashed gray boxes are model inputs.

Materials and Methods

Study species life cycle

In France, PPM adult emergence generally spans from June to September and is immediately followed by egg laying due to the short lifespan of adults (two to three days) (Abgrall, 2001; Battisti *et al.*, 2015; Zhang & Paiva, 1998). Eggs hatch between 30 and 45 days later, depending on climatic conditions (Martin, 2005). Then, larvae undergo five larval instars (L1 to L5). They are gregarious and weave silk where they gather. Young larvae first build up temporary silken nests as they move to forage on the tree during the first weeks, and then settle in a final permanent winter nest when first cold snaps occur, which can be maintained by a colony of hundreds of larvae until the end of larval development (Huchon & Démolin, 1970). The production of silk, the length and diameter of the abdomen and the width of the head capsule can be used to distinguish larval stages (Martin, 2005). At the end of larval development, larvae show a particular behaviour when they leave their winter nest in a head-to-tail procession to seek a suitable pupation site in the soil.

Most pupation processions occur from January to April in French populations, depending on the region considered. Strong variations are observed among bioclimatic regions (Abgrall, 2001; Martin & Brinquin, 2012), with early processions that can occur before winter (e.g., in Ré Island, possibly due to the mild local climate) or as late as June (high elevation mountainous areas) (Abgrall, 2001; Battisti *et al.*, 2015). Atypical processions from November to April are now observed in different areas some years. The duration between hatching and procession fluctuates among years and locations (Abgrall, 2001; Bonsignore *et al.*, 2019). After pupation, individuals enter into a mandatory diapause for several weeks until metamorphosis and emergence in the following summer, or prolonged from one year up to at least eight years

(Salman *et al.*, 2016) depending on a mix of genetic and environmental factors (such as winter temperature, population density, food availability; (Salman *et al.*, 2018)). According to latitude and elevation, the duration of the mandatory diapause varies between one month (high latitude and elevation) and five months (low latitude and elevation) (Salman *et al.*, 2019a). The mechanisms governing the regulation of this mandatory diapause are still poorly understood, but this phase has been hypothesized as a way to resynchronize adult emergence in spite of larval phenological variations (Battisti *et al.*, 2015; Huchon & Démolin, 1970).

In this study, we focus on individual development from the egg to the fifth larval instar. Pupal development until metamorphosis and emergence was not considered because (1) thermal performance curves cannot be used to describe the complex diapause mechanisms and flexible duration of this phase, and (2) because emergence date is a known input of the model thanks to insect trapping and immediate egg laying.

Development rate experiment

Production of eggs

Eggs of known age and from healthy clutches (e.g., deprived of parastidoïds) are necessary to assess the development rate of eggs. Eggs were thus produced in semi-natural conditions under a shelter, from individuals of the previous generation caught in the field during their procession (Saran, 41.946371°N, 1.876850°E). To collect those individuals during their processions, we used ten collar traps (Ecopiège™) wrapped around distinct tree trunks with collection bags containing substrate. From October 29th 2018 to June 3rd 2019, trap bags were collected every two weeks. Larvae and prepupae inside those bags were counted and put in vermiculite trays until they developed into adults. Distinct boxes were used for different sampling dates and traps. When emerging, adults were split into two different mating methods

to mitigate the risk of mating failure in experimental conditions. The first method consisted in placing 17 open boxes (with a total of 5428 pupae, of which 2729 emerged) in a single, large rearing cage (180 cm × 180 cm × 180 cm) where they were left to mate after emergence. In the second method, 23 open boxes (with a total of 2416 pupae, of which 522 emerged) were placed individually in smaller rearing cages (30 cm × 30 cm × 30 cm). From June 24th 2019 to August 31th 2019, emerging adults were counted every day except during week-ends. Newly emerged adults were allowed to mate in their original setting (large cage vs small cages), but were then transferred every morning to another cage (40 cm × 40 cm × 60 cm) containing multiple egg-laying supports (wooden skewer sticks, toothpicks, fresh pine branches, and laboratory paper strips). Newly laid egg masses were collected daily and placed in glass tubes capped with a cotton ball, then transferred to climatic chambers for development.

Developmental time of eggs and larvae

Larval moulting was monitored under different conditions of fluctuating temperatures to estimate the development rate of each life stage. Fluctuating treatments consisted in a daily succession of four 6-hour phases: constant maximal Temperature (T_{max}), decreasing ramp to T_{min} , constant minimal Temperature (T_{min}), and increasing ramp to T_{max} (Fig 2). Eight treatments were designed (T_{min}/T_{max} : 10/20, 14/24, 18/24, 19/29, 23/33, 25/35, 27/37 and 30/40 °C; hereafter referred to by their respective average temperatures T15, T19, T21, T24, T28, T30, T32 and T35) in eight climatic chambers (Galli G-TEST and PHCbi MIR-254-PE, ± 0.5 °C), of which six were applied to eggs and seven to larvae (Fig 2). T_{min} and T_{max} differed by 10°C in all conditions but one (T21 for eggs), which corresponded to a climatic chamber incorrectly configured at the beginning of the experiment, and later corrected into T24 for larval cultures. Each climatic chamber contained three opaque white boxes (39 cm × 39 cm × 25 cm)

covered by a filter paper lid to diffuse artificial light, allow ventilation and limit the dissemination of urticating hairs starting from L3. Each box was positioned five centimetres under a set of three LED spots (Lédis, 3.5W, 300 lumens, 4500K) set to a photoperiod of 14:10 (L:D) (Fig 2). The beginning and the end of the light phase were made gradually using only one LED spot for 30 minutes, then two spots for another 30 min, then the three spots for 12 hours, and the other way around during the last hour of the light phase to mimic sunrise and sunset. The photoperiod was reversed (light during nighttime and dark during daytime) to observe larvae during business hours while they were in their active (nocturnal) phase, which eased distinguishing active versus dying larvae.

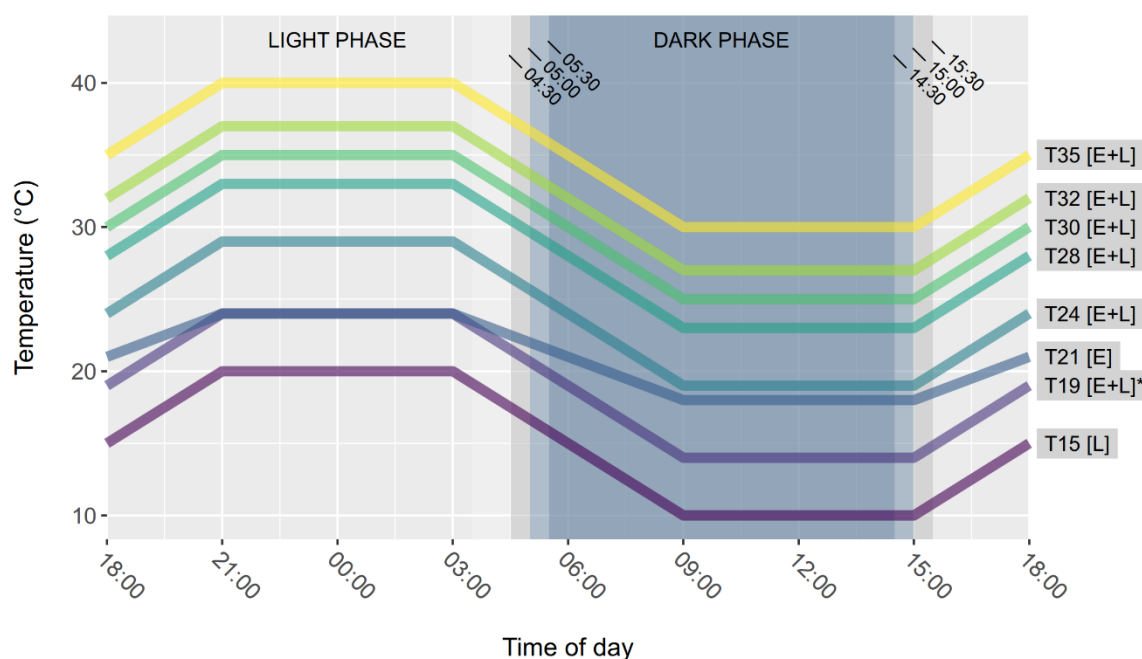


Fig 2 Thermal fluctuations and photoperiod used in each rearing treatment.

Transitions between light and dark phases were progressive (30 minutes with $\frac{1}{3}$ of the light source, 30 minutes with $\frac{2}{3}$ of the light source, 9 hours with full light). Treatments are named after their average temperature over a 24-hour fluctuation cycle. Letters between square brackets indicate whether eggs (E) or larvae (L) were reared in a treatment. T19 is marked with an asterisk because all larvae reared in other treatments originated eggs hatched at T19.

To determine the developmental time of eggs, egg masses kept in glass tubes were randomly assigned to one of six thermal treatments (Fig 2) and distributed into the corresponding opaque boxes. We placed 21 to 25 egg masses in each treatment (more egg masses were placed in hotter treatments). After three weeks, two pine needles were inserted in each tube and renewed every other day to supply food in case of hatching. Hatching was followed three times a week, then every day after three weeks of experiment. Newly hatched larvae were counted and collected. During week-ends, close-focus cameras (1920×1080p) were used to monitor egg masses and determine hatching time in case hatched larvae would be observed the next Monday.

To determine the developmental time of L1, L2, L3 and L4, we established larval colonies from eggs that developed at T19, because this condition was found to result in the best hatching rate. Every day when newly hatched larvae were found, colonies were created by grouping 15 neonates per colony from the available tubes. Preliminary larval cultures indicated more consistent feeding and survival when the three-dimensional structure of a pine branch and needles was maintained, compared to branches supplied horizontally at the bottom of a container. We therefore used funnel-shaped containers made from plastic bottles, which could hold a vertical pine twig watered from a separate tank (Fig 3). For each thermal treatment, 12 containers (excepted for T19 which had seven more) containing one colony each were transferred to the opaque boxes in the climatic chambers. While five treatments were identical to those used on eggs, the erroneous T21 was changed into T24, and a cooler T15 treatment was added because of its relevance for larvae developing in autumn and winter (Fig 2). In total, 91 colonies were constituted in 15 days, and all seven treatments were equally populated over time. Three colonies (two in T15 and one in T28) were discarded from the analysis because they mistakenly contained 16 larvae initially instead of 15.

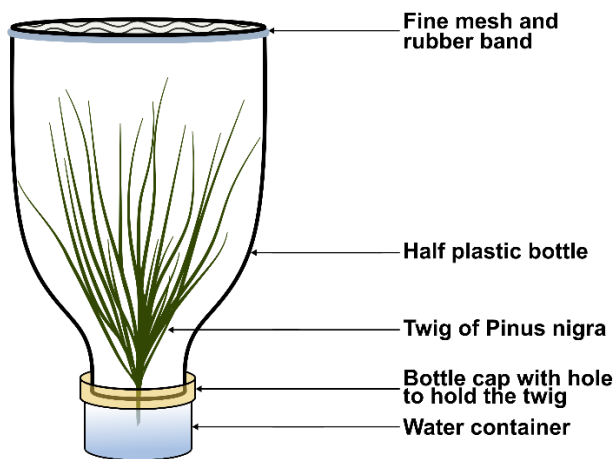


Fig 3 Custom made container for larval development.

“Pine leaf” icon by António Ascensão, from thenounproject.com.

Pine twigs and water were renewed every two days when monitoring larval moulting and survival. Dead larvae were removed immediately and containers were replaced and cleansed regularly to avoid mold development. The same individuals were followed from the egg stage to the last larval instar from July to December 2019. Due to cumulated mortality over the course of the experiment, sample sizes tended to decrease from one stage to another. Larval development was not completed because the last instar ends with the pupation procession, a behaviour that we cannot ascertain would be reliably reproduced or even detected in laboratory conditions with artificial lighting, no tree, and small containers. This behaviour is also associated with important health risks and contaminations (urtication) that could not be incurred in a general purpose laboratory. Likewise, cultures at T15 and T32 had to be stopped when all larvae reached L4 because the corresponding climatic chambers were not placed in a room suitable to mitigate the more limited urtication risks associated with this instar, as opposed to the other chambers.

Statistical analyses

The effect of thermal treatment on stage development rate was tested using Kruskal-Wallis tests. A Benjamini-Hochberg correction was used to deal with false discovery rate (FDR) associated with consecutive tests. All tests were performed using *R* version 3.5.0 (R Core Team, 2020).

To define performance curves from the experiments. All calculations and analyses were done using *R* version 3.5.0 (R Core Team, 2020). For each thermal treatment, the mean date of stage changes were calculated per colony and the development time of each stage was considered as the difference between successive mean dates to then compute developmental rates. Subsequently, 37 non-linear equations from the literature (available in the *DevRate R* package, (Rebaudo *et al.*, 2018)) were fitted to development rates to determine the best fit for each stage. The *devRateModel* function was used to estimate parameters with the Non-linear Least Squares method (NLS method). This function requires initial values of parameters to be provided. *DevRate* and *manipulate* packages were used to obtain this set of initial parameter values and ensure that the estimation did not correspond to a local minimum for the least square method. To choose the best function, values of the Root Mean Square Error (RMSE) and Mean Absolute Error (MAE) were calculated. MAE is less impacted by outliers than RMSE. For each stage, the function with the minimal RMSE and MAE values was selected. We adjusted the above method for L3-L5 due to two issues. The first issue was that this method failed for L3 and L4 (unrealistic parameters estimation, such as optimum temperature equal to 516.9 °C for example). Therefore, for L3 and L4, we decided to re-use the same equation that was found to best fit data for egg, L1 and L2 (i.e., Taylor equation, see results). Then, we set two parameters (T_m , optimal temperature, and R_m , maximal development rate) directly based on the experimental data and used the maximum likelihood method to estimate the last one (T_o , spread of the curve). The second issue was that the number of individuals decreased progressively

from one life stage to the other due to cumulated mortality. Furthermore, the fifth larval stage end with a specific behaviour (procession) that is difficult to reproduce in controlled conditions. Thus, based on literature evidence that L4 and L5 share similar development rates, we selected the same function and same parameters for those stages (Berardi *et al.*, 2015a; Devkota & Schmidt, 1990; Martin, 2005).

Phenological model

Model development

A phenological model was developed to determine the development time of each PPM life stage, from the egg to the last larval instar (L5). This model consists in accumulating development rates by considering the stage-specific non-linear relationships between development rate and temperatures (Mirhosseini *et al.*, 2017; Rebaudo & Rabhi, 2018; Wagner *et al.*, 1984). The development rate (days^{-1}) is defined as the inverse of the development time (days). The development times collected under the aforementioned thermal treatments were used to fit performance curves for each life stage (i.e., development rates as a function of temperatures experienced by individuals) (Fig 1).

The model initially considers the male flight curve (i.e., the number of males caught in pheromone traps as a function of time) as input to initialize the calculation of individual phenologies. Considering the short lifespan of adults (2 to 3 days), we assumed that males and females had roughly the same emergence time. Two days were added to adult emergence dates to estimate egg-laying dates, based on the delay we observed when experimentally producing egg masses. Subsequently, the model considered daily mean temperatures and the fitted performance curves to describe the development of each individual for each prepupal stage.

The model consists in accumulating the development rate every day from the egg laying date. The development of a given stage is completed when the accumulation of development rate reaches one, then the same calculation is made for following larval stages. The beginning (first day of development of the first individual who reached the stage), the end (last day of development of the last individual who reached the stage) and the mean duration of each instar, as well as the percentage of individuals therein, were also calculated.

Model validation

The accuracy of the phenological model was estimated based on an independent dataset (i.e., observation data not used for model construction). PPM phenology was monitored in Orléans (47.947°N, 1.870°E). Automatic pheromone traps (CapTrap®) were used to monitor daily male flights in summer 2019 (S1 Fig). Larval development was also monitored every two weeks in the field, from October 2019 to February 2020. Each time, 15 PPM nests were collected on *Pinus nigra* and the number of larvae per stage was determined in each nest from 60 randomly sampled larvae. This subsample size was determined after preliminary analyses in which all larvae inside the nests were counted, which showed that 60 larvae were enough to adequately assess the overall percentages without counting thousands of individuals per sampling date (S2 Protocol). The observed percentages of individuals per stage at given dates were available from L2 to L5. No observation data was recorded on L1 because of the fast development of this stage and the difficult detection of young colonies in the field when foliage damage and silk weaving are not conspicuous yet. Daily mean temperature in 2019-2020 was retrieved from the climatic station of Orléans (ID number 45234, 47.827°N, 1.909°E), which is part of the INRAE National Agroclimatic Network managed by the service unit AgroClim (Avignon, France) (S3 Fig).

The percentage of individuals per stage that was observed in the field was compared to model predictions for all dates at which observation data was available (8 dates). The RMSE and MAE were calculated to assess the goodness-of-fit of the model simulations to the observed data. Lower values correspond to better predictions. Predicted mean duration of each stage from egg to the end of L5 was compared to literature data.

Simulating the effects of temperature change

To assess the magnitude of predicted phenological changes caused by higher or lower overall temperatures, we simulated an increase and a decrease of 1, 2 and 3°C on the daily mean air temperatures recorded in Orléans in 2019-2020 (S4 Fig). The seasonal pattern of daily mean air temperature was kept the same and the change in daily temperature was applied throughout days of the year. For each temperature change scenario, we calculated the development time of each stage and the procession timing (i.e., end of larval development).

To test the direct and carry-over effects of an autumnal heatwave on phenology depending on egg laying timing, we used daily mean temperatures recorded in Orléans in 2019-2020 and simulated an increase of 10 °C for each day from October 7th, 2019 to October 27th, 2019. The daily mean temperature during the simulated heatwave ranged from 18.5 to 28.8 °C. We simulated the development of three egg laying cohorts that corresponded to the dates the 10%, 50 % and 90% quantiles of previous generation adult captures (July 6th, 2019, July 18th, 2019 and August 4th, 2019, respectively). For each stage, the predicted accumulated development rate was calculated and compared to the development rate obtained with real daily mean temperature recorded in Orléans in 2019-2020.

Results

Mortality and development rates

Median development times decreased with increasing temperature until the optimal temperature, then increased slightly (Fig 4). In L1, mortality ranged from 25% to 94% and was the lowest at T15 and the highest at T35, with 75% and 6% of larvae reaching the next instar, respectively. Trends were not as clear in other stages, partly due to the decreasing sample size caused by earlier mortality (Fig 4). Median mortality was obtained mostly before median development time. Mortality was observed in all thermal treatments, but was the highest at T35. In T15, T19, T24, T28, T30 and T32, 86%, 38%, 29%, 65%, 43% and 42% of larvae reached L4, respectively (Fig 4). The number of larvae observed in L4 differed from the number of larvae which survived L3 because the experiment had to be stopped in two conditions due to urticating hairs associated with L4 (climatic chambers in rooms not adapted to mitigate contamination risks). When the number of moulted larvae at one stage does not match the total number of larvae in the following stage (Fig. 4), the difference is due to subsamples sacrificed for another experiment (not shown).

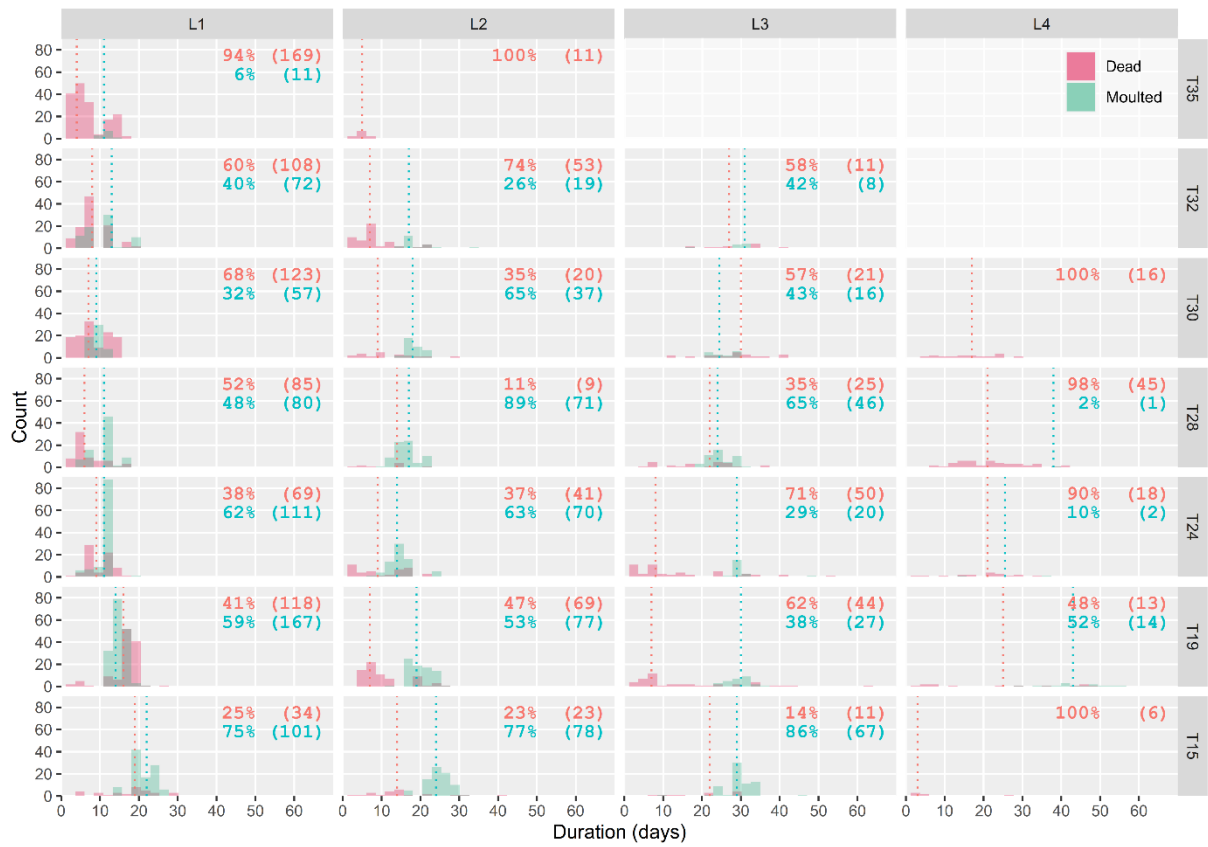


Fig. 4 Number of dead larvae and moultings over time, for each stage and thermal treatment.

Dashed green and red vertical lines represent the median development times and mortality of each stage, respectively. Percentages (N) of dead (red) and moulted larvae (green) are detailed for each panel. In T15 and T32, the experiment was stopped after all individuals completed L3 because of urtication and contaminaton risks associated with next stages could not be mitigated in the corresponding laboratory. Twenty-one L2 and six L3 were subsampled in T19 for another experiment and are therefore discarded.

The thermal treatment had a significant effect on development rate (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 40.51$, $df = 6$, $p.value < 0.01$). The development rate increased with temperature to reach a maximum then decreased (Fig 5; S5 Fig). The maximum development rate was obtained at different temperatures for each larval stage. A decreasing optimal temperature was observed

from egg to L2 (approximately 31, 29 and 25°C respectively). Optimal temperature was estimated at 28°C in L3 and 24°C in L4 (Fig 5). The highest values for median development rate were obtained in L1 (0.11) and L2 (0.07), which reflects the fast development of these stages (S5 Fig). In other stages, the maximal development rate was estimated at 0.03 (egg), 0.04 (L3) and 0.05 (L4) (Fig 5).

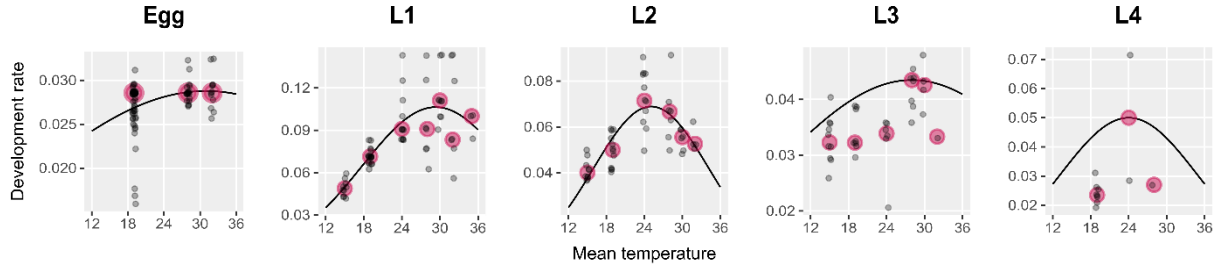


Fig 5 Development rates and thermal performance curves from egg to L4.

Grey points represent the mean development rate per colony and are slightly jittered along the x-axis to ease visualization. Pink points indicate the median of development rates among colonies in a treatment.

Thermal performance curves

The Taylor equation (1) best fitted the development of eggs, L1 and L2 (RMSE_{egg} = 0.003, MAE_{egg} = 0.002; RMSE_{L1} = 0.018, MAE_{L1} = 0.012; RMSE_{L2} = 0.009, MAE_{L2} = 0.007) (see parameters' estimate in Table 1). This equation is given by the following formula:

$$R(T) = R_m \cdot e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{T - T_m}{T_o} \right)^2} \quad (1)$$

$R(T)$ is the daily development rate (days⁻¹) as a function of the daily mean temperature, T (°C). R_m is the maximal development rate (days⁻¹), T_m the optimum temperature (°C), and T_o the rate at which development rate falls away from T_m .

This Taylor equation also fitted well L3 and L4 development rates when setting R_m and T_m , and estimating only T_o ($RMSE_{L3} = 0.007$, $MAE_{L3} = 0.006$, $RMSE_{L4} = 0.02$ and $MAE_{L4} = 0.02$). For L5, we considered the same equation and the same parameters' estimates as for L4.

Table 1 Model parameters

Parameters	Egg	L1	L2	L3	L4	L5
R_m : Maximal development rate (days ⁻¹)	0.029	0.106	0.069	0.044	0.050	0.050
T_m : Optimum temperature (°C)	30.99	29.33	25.08	28.00	24.00	24.00
T_o : Spread of curve (°C)	32.31	11.63	9.15	23.00	10.90	10.90

Validation of the phenology model

The relative proportions of stages in Orléans at eight dates were best predicted for L2 and L3 ($RMSE_{L2} = 17\%$, $MAE_{L2} = 9\%$; $RMSE_{L3} = 21\%$, $MAE_{L3} = 14\%$; $RMSE_{L4} = 30\%$, $MAE_{L4} = 26\%$; $RMSE_{L5} = 23\%$ and $MAE_{L5} = 17\%$). In sampled nests, we observed mainly L4 and L5 (Fig 6). The highest differences overall between observed and predicted percentages were found for L4 (maximum at 46%, 2020/01/03; S6 Table). For this stage, in four comparisons out of eight, the predictions fell out of the error bars of observed percentages (Fig 6). For L5, the highest difference was close to that of L4, (44%, 2020/01/03; S6 Table). For this stage, predictions were out of observed error bars in two comparisons out of six (Fig 6). The predicted mean durations of each stage were 37, 16, 26, 30, 60, and 60 days from egg to L5 in Orléans in 2019-2020. This corresponded to the available data in the literature for eggs, L3, L4 and L5 (Martin, 2005), with just a difference of four and 12 days for L1 and L2, respectively.

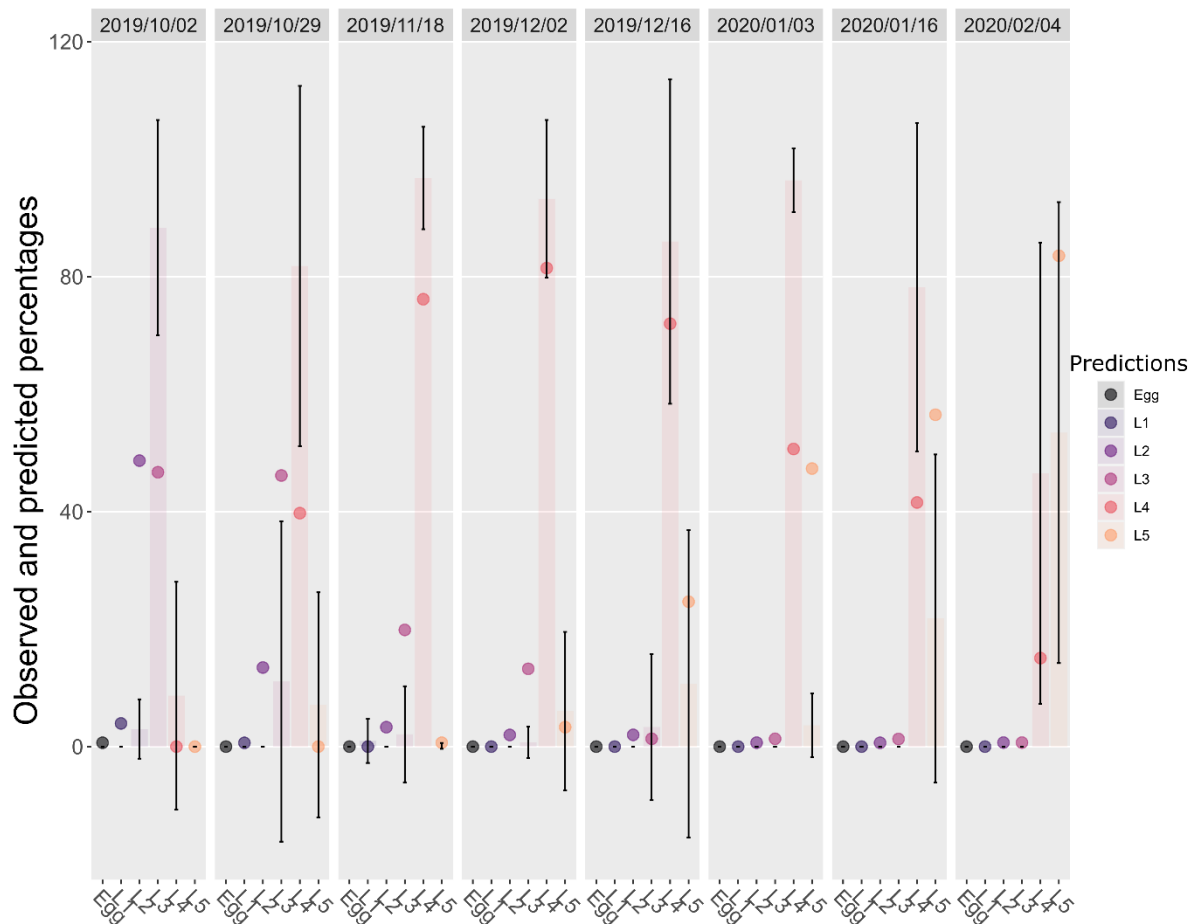


Fig 6 Observed and predicted percentages of individuals in each stage present at each of eight monitoring dates.

Bars represent observed percentages (mean of percentages obtained in sampled nests). Error bars: mean percentages $\pm$ standard deviation. Points represent percentages predicted by the phenological model

Simulating the effects of temperature change

The predicted mean duration of each stage varied depending on the amplitude of the simulated thermal changes. With a global increase of 1, 2 and 3 °C, the end of L5 development occurred on average 19, 37 and 53 days earlier than in reality, while it was delayed by 24, 46 and 68 days with a decrease of 1, 2 and 3 °C, respectively (Fig 7 and Table 2). Considering the

temperatures recorded in Orléans in 2019-2020, 5% of L5 completed their larval development by February 10, 2020. This percentage is reached earlier when daily mean temperature is increased by 1, 2 and 3°C (January 19th, 2020, January 02nd, 2020 and December 20th, 2019 respectively), and later when daily mean temperature is decreased (March 06th, 2020, April 05th, 2020 and April 22th, 2020, respectively) (Fig 7). The same trend was observed for the date at which 95% of L5 completed their larval development. Our model predicted that 95% of individuals completed L5 by April 06th, 2020, with actual temperatures recorded. Predictions with increases of 1, 2 and 3°C were March 15th, 2020, February 25th, 2020 and February 12th, 2020, respectively, and April 26th, 2020, May 20th, 2020 and June 14th, 2020, for opposite decreases.

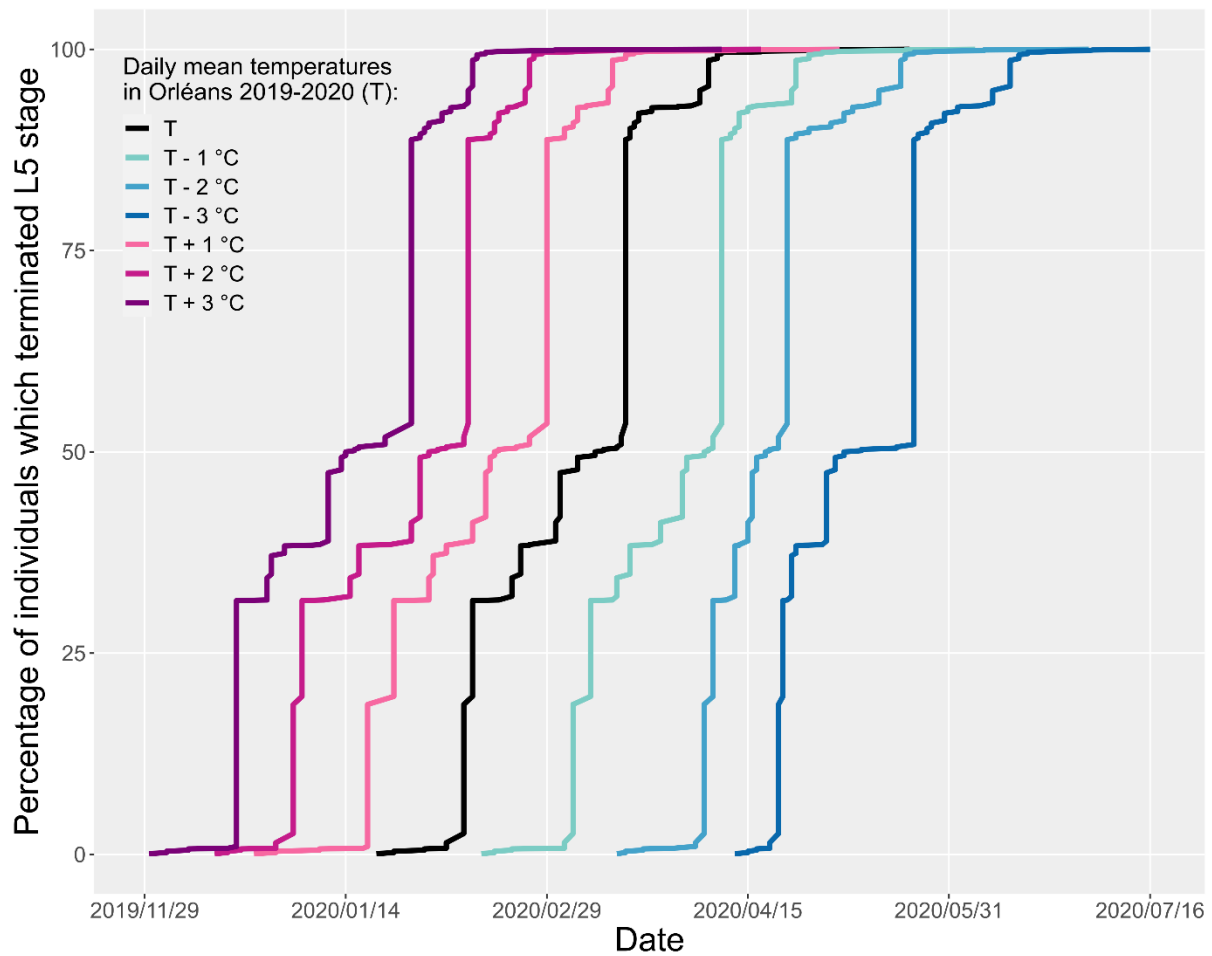


Fig 7 Predicted cumulated percentage of individuals that completed larval development (end of L5) over time, depending on simulated variations of the daily mean temperature in Orléans.

This graph represents the times of end of L5 development, depending on arbitrary decrease or increase of temperature. The temperature baseline considered here is the daily mean temperature recorded in Orléans in 2019-2020.

Table 2 Predicted variation of the mean duration of each stage in Orléans depending on simulated changes of daily mean temperature

Simulated change in Orléans daily mean temperature	Egg (days)	L1 (days)	L2 (days)	L3 (days)	L4 (days)	L5 (days)	Total (days)
− 3 °C	+ 2	+ 6	+ 39	+ 7	+ 23	− 9	+ 68
− 2 °C	+ 1	+ 4	+ 17	+ 5	+ 20	− 1	+ 46
− 1 °C	+ 1	+ 2	+ 7	+ 2	+ 10	+ 2	+ 24
+ 1 °C	0	− 1	− 3	− 2	− 8	− 5	− 19
+ 2 °C	0	− 2	− 6	− 3	− 16	− 10	− 37
+ 3 °C	− 1	− 3	− 8	− 4	− 22	− 15	− 53

Consequences of the heatwave on overall development time were found to be vastly caused by direct exposure to the heatwave (L4 for cohort A, L3 for cohort B, L2+L3 for cohort C), with only marginal changes in subsequent stages one not directly exposed to the heatwave but developing at different periods due to the prior phenological shifts (L4 and L5 end advanced by 21 and 22 days for cohort A, by four, eight and ten days for L3, L4 and L5 of cohort B and by 11, 16, 17 and 14 days for L2, L3, L4 and L5 of cohort C) (Fig 8).

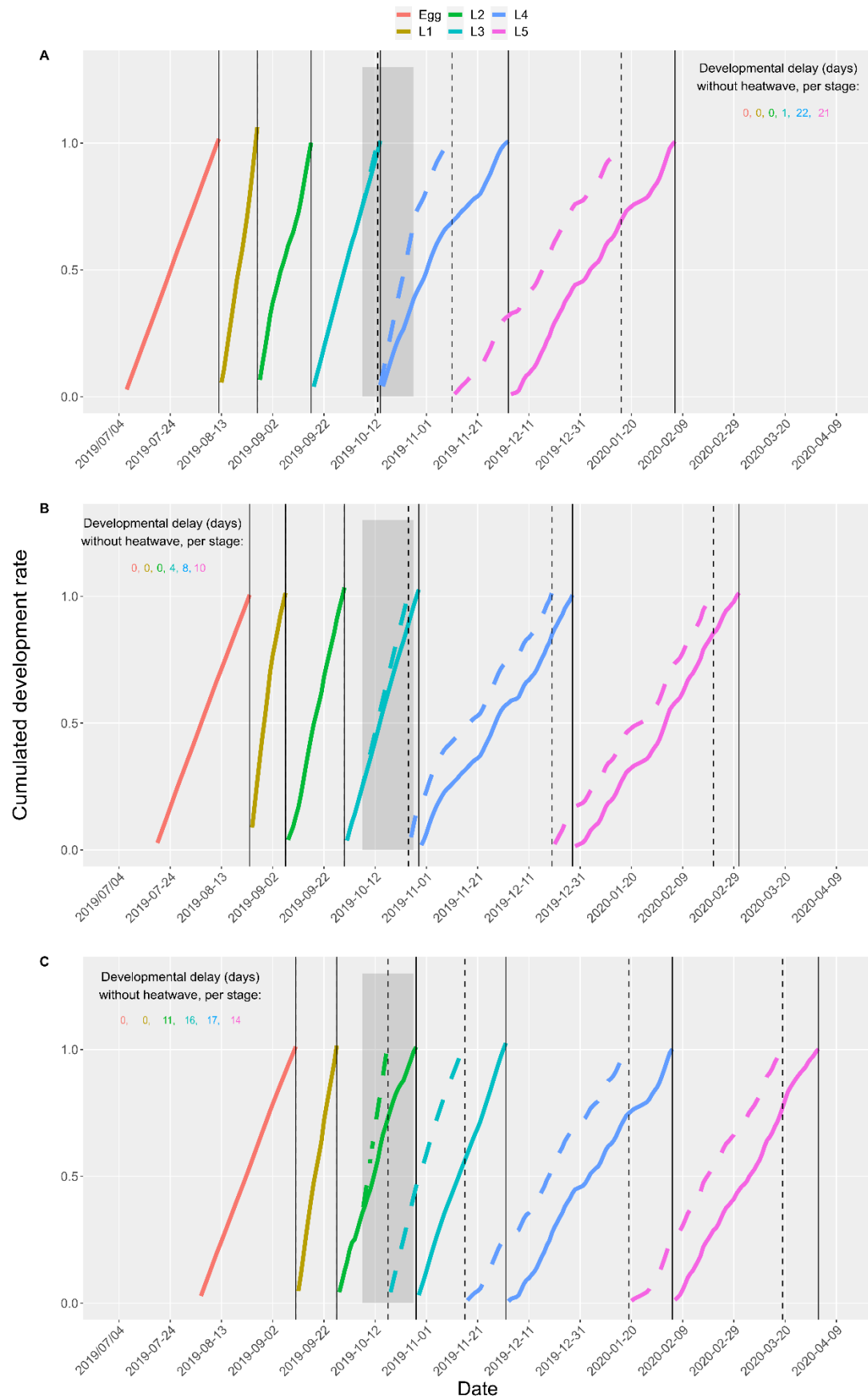


Fig 8 Predicted cumulated development rate of prepupal stages with (dashed lines) or without (solid lines) a +10°C autumnal heatwave, represented with the dark grey background from October 7th, 2019 to October 27th, 2019.

Panels A, B and C correspond to three cohorts of eggs laid at the 10%, 50% and 90% quantiles of previous generation adult trappings (July 6th, 2019, A; July 18th, 2019, B; August 4th, 2019, C). Captures of adults from the previous generation (parents) are assumed to reflect egg quantiles given the short adult lifespan of the PPM. Simulations were computed with a temperature baseline corresponding to the daily mean temperature recorded in Orléans in 2019-2020. Colour curves represent predicted cumulated development time for each stage simulated with (dashed) and without (solid) a +10°C autumnal heatwave. Vertical lines mark the predicted end of each stage in the scenario with (dashed) or without (solid) heatwave.

Discussion

Numerous studies have documented the impact of climate warming on the phenology of insects. While most studies in multivoltine species have quantified phenological shifts and/or the number of generations that can be completed during the favorable season (Altermatt, 2010; Glazaczow *et al.*, 2016), the mechanisms at play in the response of univoltine species remain poorly understood (Uno & Stillman, 2020). Univoltine species often display complex life cycles with multiple larval stages spanning several seasons with contrasting conditions. Integrated views of how climate variation affects the overall species cycle by influencing differently the phenology of each life stage are rather rare (Uno & Stillman, 2020). Their relevance is particularly striking when intra- and inter-population phenological variability is high enough to allow the co-occurrence of several concurrent stages at the same time in nature, since the vulnerability of each stage to stochastic events may differ. Our experimental results confirmed

that different life stages of the PPM have distinct sensitivities to temperature for their development, i.e., different developmental thresholds and rates.

Using a phenology model that integrates these differences in sensitivity across life stages, we demonstrated that development rate of each stage is differentially impacted by a consistent warming scenario throughout the year. The overall influence on development time across stages accumulated to as high as 53 days difference in the most pessimistic scenario (+3 °C simulation) relative to the actual meteorological records, and 19 days in a +1 °C scenario. The simulation of an autumnal heatwave is more realistic, however, and our results also indicate the high effect observed on early larval instars due to their highly variable development rate between cold and optimal conditions, with a relatively high T_{opt} . A heatwave scenario occurring during these instars but not overreaching T_{opt} could therefore sensibly move the average development rate in those instars, and ultimately result in high phenological shifts that could in turn cascade into subsequent instars by giving them the opportunity to develop in September/October instead of November/December. These results are discussed below in the light of the ecology of the species and of the methodological and model limitations.

Environmental changes likely induce phenological shifts. Simulations performed under a +3 °C daily mean scenario predicted pre-winter processions such as those that are increasingly being observed in a fraction of the colonies and populations during unusually warm years, including in Orléans where the individuals used to fit the model originate from. This phenological shift can be an advantage if it permits to maintain the synchronization between life-stages and their preferred environmental conditions (Briscoe *et al.*, 2012; Uno & Stillman, 2020). In contrast, phenological change can cause maladaptation when delayed or advanced life stages are exposed to detrimental conditions there are not typically tolerant to. Partial resynchronization of PPM diapause termination among individuals showing different pupation timings was observed (Salman *et al.*, 2019b), which suggests that adults emerging from early

individuals may not experience more unfavourable conditions than adults emerging from more median larvae. The absence of larval diapause, however, makes such resynchronization mechanisms impossible during prepupal stages. Finally, processions before winter are commonly observed in some populations such as Ré island since at least the 1970s (the older observations dates) (Abgrall, 2001), with some years the vast majority of the population pupating before winter, which indicates that this phenology can be viable at the very least under the conditions of Ré island. We suggest that climate warming and increasing climate variability increase the probability of occurrence of both earlier and later processions, ultimately increasing the overall procession temporal range at the local scale. In addition, the simulation of an autumnal heatwave during October predicted carry-over effects on subsequent stages. As a consequence, phenological delays incurred at one stage can be conserved to some extent in subsequent stages, and procession timing is not determined only by the temperature experienced by last larval stage but also by thermal history during earlier development.

When an environmental disturbance affects an earlier life stage, the probability to observe a strong effect on later stage is high (Potter *et al.*, 2011). Our results show that when the third instar was exposed to the simulated heatwave, the development delay was lower than when the other stages (L2 and L4) were exposed. In contrast to those stages, the TPC shape of L3 was different (less concave form). Model predictions are good for L4 stage but the TPC was based only on few colonies (11). The TPC of L1 and L2 were supported by more data. Furthermore, young stages have faster development and the slopes of the TPC linear part are more important than for later stages. Thus, young stages likely have stronger effect on phenology. Other simulations on colonies with artificial phenology (to expose each stage directly to heatwave) can be made to confirm which stage imply more important phenological change.

The accuracy of the model varied among life stage. The predicted mean duration of L1 and L2 differed by 4 and 12 days compared to literature data, respectively. Sensitivity and uncertainty analyses were conducted to determine which parameters had the most impact on model output and to observe the model behaviour within parameters' confidence interval range (S7 Supporting information). Model outputs were greatly impacted by optimal temperature (T_m in our model) but also by maximum development rate (R_m). The uncertainty associated to T_m was higher than that of R_m . Differences between predicted and observed mean duration for L1 and L2 may be therefore depend on the accuracy of the assessment of the T_m estimate. For instance, a change in the T_m value as low as 10% can alter the predicted mean duration of the L2 instar by 31 days (S7 Supporting information). This shows the importance of accurately determining the value of T_m of each life stage to obtain good estimates of development rates.

A phenological model taken into account stage-specific differences as the one developed in this study can be used to better understand the differential effect of climate change on each life stage independently. Moreover, a stage-specific model can help exploring direct effects of climate variability which may have contrasting impacts on each life stage, but also the indirect carry-over effect on the following stages, which we assume to be of importance in such a long-lived species whose development spans multiple seasons.

Limits

This study has limitations inherent to both the experimental and the modelling parts. First, determining thermal performance curves for development rate of each life stage in controlled conditions is a technical challenge in a species known to feed more than six months to complete larval development. This adds to the challenge of working with a gregarious and urticating species under controlled conditions and contributes to explain the difficulty in

obtaining high sample sizes in all larval instars. More thermal traits may be needed to refine the fit of the non-linear models used to describe these TPCs. For example, the *CT_{max}* could be used as an upper threshold for development. This threshold was not integrated because it is not known for every stages. Furthermore, larvae likely be affected by high temperature before the *CT_{max}* (larvae stressed and limitation of feeding).

Second, our temperature treatments corresponded to a fixed thermal variance (10 °C daily temperature range). While choosing fluctuating thermal regimes allowed better mimicking natural conditions (Sinclair *et al.*, 2016) and the actual ecology of ectotherms, whose physiological processes heavily depend on such fluctuations (Colinet *et al.*, 2015), altering the daily thermal variance and even the geometric average over the course of the development to reflect seasonal changes would likely yield slightly different results (Colinet *et al.*, 2015; Paaijmans *et al.*, 2013). However, analyses of development within each instar would also become much more complex to interpret and even design due to individual experience of prior temperature varying depending on their prior development time, let alone the impossibility to maintain intracolony variance in development time if the experimental design implies changing conditions after moulting. This approach would be more realistic on a non-gregarious species whereby larvae can be individually exposed to different conditions depending on their development without considering the development of conspecifics. For these reasons, the added complexity of such experimental changes would likely have defeated the point of a modelling approach meant to simplify our understanding of a complex process, and we believe choosing fluctuating thermal regime and using a wide range of experimental temperatures across groups was a better balance to understand the response of each instar to varying seasonal conditions.

Third, our study does not consider the potential impact of colony size on individual survival or physiological performance, despite known influence of group size and nest quality on individual larval survival (Laparie, comm. pers.; see also (Poitou *et al.*, 2021)). Nonetheless,

we reported average mortality rates that are similar to that observed in other studies which considered much larger colony sizes (Pérez-Contreras *et al.*, 2003). However, mortality variability between colonies was important (several colonies were suffered of the experimental conditions).

Fourth, we could not monitor the development of the last larval stage due to cumulated mortality over the course of the experiment at prior stages. While L5 parameters can be inferred from published experimental data obtained on L4 since both stages display similar development rates (Berardi *et al.*, 2015a; Devkota & Schmidt, 1990; Martin, 2005), actual experimental data to firmly confirm this assumption would improve the robustness of the model. However, the end of the last stage is marked by a behavioral event, the pupation procession that we cannot ascertain to reliably obtain in controlled conditions without larger colony sizes, meteorological parameters such as sun exposure or thermal variations among days. The accurate prediction of this event alone may not only require data on the ontogeny of L5 instars, but possibly also its own set of input meteorological data that may putatively alter the motivation of individuals to collectively leave the nest and seek a pupation site. Their motivation may also depend on the phenology of other individuals in the colony, as pupation processions most often involve a large number of individuals, thereby suggesting that the earliest individuals may sit and wait in the nest until a certain quantile of larvae are ready to pupate. This raises the complex question of the ultimate fate and fitness of earliest or latest individuals in a colony, when their ability to find a suitable pupation site and survive until emergence is heavily dependent on a collective behavior that involves their siblings, which may not be ready yet or have left the nest earlier.

Finally, field monitoring should ideally begin earlier than October (end of August) to maximize the chance to catch early stages and validate corresponding model predictions, but

L1 and L2 last only a few days in nature and are consequently hard to observe due to inconspicuous silken tent or defoliation.

Perspectives

Our study opens new avenues in the study of the PPM ecology and physiology. First, the shape of the thermal performance curve can be affected by abiotic factors other than temperature. For instance, the host tree species is known to alter larval development time and survival (Devkota & Schmidt, 1990b). During the experiment, larvae were all fed with black pine needles (the most abundant host tree surrounding Orléans). Determining the extent to which thermal performance curve or the best mathematical fit can be modified with different diets appears as an interesting perspective, given that the main host plant available to the PPM may vary across its range. Second, the phenology model was developed and validated for a population originating Orléans, within a degraded oceanic climate (Joly *et al.*, 2010). Since geographical variations of developmental thresholds are ubiquitous in insects (Honek, 1996) and given that phenological variability across bioclimatic regions is known in the PPM (Abgrall, 2001; Battisti *et al.*, 2015; Martin & Brinquin, 2012), this phenology model could be tested for populations thriving under different climates to check the accuracy of predictions.

Model predictions can be improved by considering the actual temperatures at which larvae are exposed (Potter *et al.*, 2013). Starting from L3, PPM larvae collectively weave a thick silken tent that they will maintain over the cold season until pupation processions. A biophysical model to describe temperature inside the PPM tent has been recently developed (Poitou *et al.*, 2021) and showed noticeable microclimatic effects that could be used to predict internal tent temperature from climate stations. The resulting simulated internal tent temperature could then be used as input for this phenology model instead of meteorological records, thereby potentially

improving the reliability of predictions. However, when the temperature is above feeding thresholds (Battisti *et al.*, 2005), larvae leave their tent during the night to feed on pine needles for durations that are hard to monitor or estimate. Two feeding thresholds have been estimated: larvae feed only when daytime tent temperature is higher than 9°C and followed by night temperature higher than 0°C (Battisti *et al.*, 2005). Air temperature should therefore be used in combination with internal tent temperature when both conditions are satisfied, and internal tent temperature only when they are not. However, each larva may leave the tent to feed for variable durations depending on their physiological status that may be difficult to include in the model.

Pupal diapause was not integrated to our model because of the complexity of both obligatory diapause and non-obligatory prolonged diapause mechanisms, which remain poorly understood in this species. Recent work showed, however, that the obligatory phase of diapause that immediately follows pupation procession may vary in duration in a given population depending on procession timing, thereby contributing to resynchronizing emergences and matings (Salman *et al.*, 2019b). A better understanding of how pupal diapause is modulated would be necessary before associated parameters can be integrated in the model to simulate the entire life cycle from the egg to the adult, and loop several generations in silico without re-initialization from observational flight data. This way, the effects of climate change on flight periods and potential carry-over effects on the next generation(s) could also be explored.

Our model can help produce urtication risk alerts near the probable procession times, especially when meteorological conditions yield predictions of unusually early pupation processions in areas where they are known to occur during uneven years. It can also help planning stage-specific control methods, which is often crucial to ensure their efficacy. The *Bacillus thuringiensis* affects more strongly young than old larvae stages. L1 and L2 have a rapid development time thus, to increase the efficiency of *Bacillus thuringiensis* sprayings, it is necessary to anticipate the occurrence of those stages. The predicted minimum and maximum

dates of the beginning and end of stage should be considered. In the same way, to ensure L5 capture during procession, the model prediction of the end of this stage can be considered. As early processions are predicted to occur more frequently in the future with climate change, with also prolonged overall procession range, which the modelling indicated in our simulations, collar interception traps targeting processions of L5 should be installed as early as autumn in areas where processions historically occurred only in spring.

Acknowledgements

We greatly thank Alexis Bernard, Louis Gross and Patrick Pineau for their crucial technical assistance towards this work. We acknowledge the city of Saran for kindly allowing us to install traps, as well as the AgroClim unit from INRAE for providing daily temperature data. We are grateful to François Rebaudo for his help on the use of the DevRate package. The study was made possible thanks to the financial support from the Centre Val de Loire Region (L.P.'s PhD grant), the French National Research Agency (ANR) in the frame of the project called PHENEC (data collections, field samplings, equipments) and the TEMPO French Network — tempo.pheno.fr — for providing support which contributed to fund the automated monitoring equipment essential to this study.

Funding

Centre Val de Loire Region for L.P.'s PhD grant, ANR PHENEC for data collections, field samplings and equipments [grant number19-CE32-0007], SOERE TEMPO for part of the traps (<https://tempo.pheno.fr>).

Conflicts of interest

The authors declare no conflicts of interest.

Availability of data and material

The datasets collected and used to build the phenological model are available from the corresponding author on request.

Code availability

The R script of the phenological model is ready on Zenodo ([https://informatique-mia.inrae.fr/reseau-modstatsap/webinaire juillet 2021](https://informatique-mia.inrae.fr/reseau-modstatsap/webinaire_juillet_2021))

Authors' contributions

Conceptualization and experimental design: LP, ML, SP, CR, JR, CS. Sampling, experiments and monitoring: LP, ML, SP, CS. Data and statistical analyses: LP, ML, SP, CR, CS. Original draft writing and preparation: LP, ML, SP, CR, CS. Review and final editing: LP, ML, SP, CR, JR, CS. All authors have read and agreed to the final version of the manuscript.

References

- Abgrall, J. F. 2001. Le réseau surveillance processionnaire du pin en France 1969-1989. Conception, historique, résultats. Page 400. report, irstea.
- Altermatt, F. 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:1281–1287.
- Arambourou, H., I. Sanmartín-Villar, and R. Stoks. 2017. Wing shape-mediated carry-over effects of a heat wave during the larval stage on post-metamorphic locomotor ability. *Oecologia* 184:279–291.

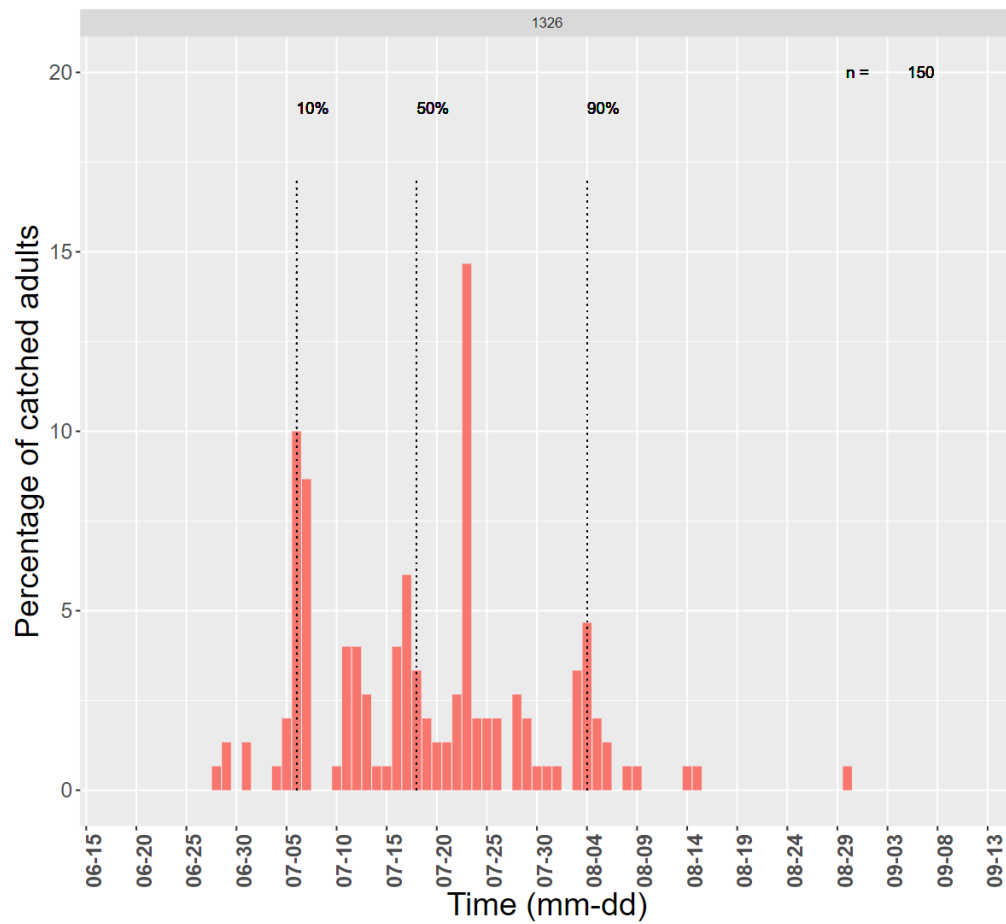
- van Asch, M., P. H. van TIENDEREN, L. J. M. Holleman, and M. E. Visser. 2007. Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology* 13:1596–1604.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms? Pages 1–58 *Advances in Ecological Research*. Elsevier.
- Battisti A., Avcı M., Avtız D.N., Jamaa M.L.B., Berardi L., Berretima W., Branco M., Chakali G., El Alaoui El Fels M.A., Frérot B., Hódar J.A., Ionescu-Mălăncuș I., İpekdağ K., Larsson S., Manole T., Mendel Z., Meurisse N., Mirchev P., Nemer N., Paiva M.-R., Pino J., Protasov A., Rahim N., Rousselet J., Santos H., Sauvard D., Schopf A., Simonato M., Yart A. & Zamoum M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In: Roques A. (éd.). *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 15-79. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_2.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, and S. Larsson. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15:2084–2096.
- Berardi, L., M. Branco, M. R. Paiva, H. Santos, and A. Battisti. 2015. Development time plasticity of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) populations under laboratory conditions. *Entomologia* 3:273:19–24.
- Bonsignore, C. P., F. Manti, E. Castiglione, and A. Battisti. 2019. Pupal traits and adult emergence in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae) are affected by pupal density. *European Journal of Entomology* 116:320–329.
- Briscoe, N. J., W. P. Porter, P. Sunnucks, and M. R. Kearney. 2012. Stage-dependent physiological responses in a butterfly cause non-additive effects on phenology. *Oikos* 121:1464–1472.
- Chuine, I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3149–3160.
- Colinet, H., B. J. Sinclair, P. Vernon, and D. Renault. 2015. Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annual Review of Entomology* 60:123–140.
- Damos, P., and M. Savopoulou-Soultani. 2012. Temperature-Driven Models for Insect Development and Vital Thermal Requirements. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012:1–13.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak, and P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:6668–6672.
- Devkota, B., and G. H. Schmidt. 1990. Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology* 109:321–330.

- Doi, H. 2008. Delayed phenological timing of dragonfly emergence in Japan over five decades. *Biology Letters* 4:388–391.
- Forister, M. L., and A. M. Shapiro. 2003. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California: Phenological changes in California butterflies. *Global Change Biology* 9:1130–1135.
- Forrest, J., and A. J. Miller-Rushing. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3101–3112.
- Glazaczow, A., D. Orwin, and M. Bogdziewicz. 2016. Increased temperature delays the late-season phenology of multivoltine insect. *Scientific Reports* 6:1–8.
- Gomi, T., M. Nagasaka, T. Fukuda, and H. Hagihara. 2007. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125:179–184.
- Helle, H., E. Koskela, and T. Mappes. 2012. Life in varying environments: experimental evidence for delayed effects of juvenile environment on adult life history: Life in varying environments. *Journal of Animal Ecology* 81:573–582.
- Honek, A. 1996. Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology* 93:303–312.
- Huchon, H., and G. Démolin. 1970. La bioécologie de la Processionnaire du pin : dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestière Française*:220–234.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15:56–61.
- Joly, D., T. Brossard, H. Cardot, J. Cavailhes, M. Hilal, and P. Wavresky. 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo*.
- Khelifa, R., W. U. Blanckenhorn, J. Roy, P. T. Rohner, and H. Mahdjoub. 2019. Usefulness and limitations of thermal performance curves in predicting ectotherm development under climatic variability. *Journal of Animal Ecology* 88:1901–1912.
- Kingsolver, J. G., H. Arthur Woods, L. B. Buckley, K. A. Potter, H. J. MacLean, and J. K. Higgins. 2011. Complex Life Cycles and the Responses of Insects to Climate Change. *Integrative and Comparative Biology* 51:719–732.
- Lange, H., B. Økland, and P. Krokene. 2006. Thresholds in the life cycle of the spruce bark beetle under climate change. *Interjournal Complex Syst.* 1648:1–10.
- Martin, J. C., and A. S. Brinquin. 2012. La processionnaire du pin: la connaître pour mieux se protéger:23–26.
- Martin, J.-C. 2005. La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, biologie et protection des forêts. Page 62. INRA.
- Mirhosseini, M. A., Y. Fathipour, and G. V. P. Reddy. 2017. Arthropod Development's Response to Temperature: a Review and New Software for Modeling. *Annals of the Entomological Society of America* 110:507–520.

- Mujica, N., M. Sporleder, P. Carhuapoma, and J. Kroschel. 2017. A Temperature-Dependent Phenology Model for *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Journal of Economic Entomology* 110:1333–1344.
- Paaijmans, K. P., R. L. Heinig, R. A. Seliga, J. I. Blanford, S. Blanford, C. C. Murdock, and M. B. Thomas. 2013. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* 19:2373–2380.
- Parlak, S., İ. M. Özçankaya, M. Batur, M. E. Akkaş, Z. Boza, and Ö. Toprak. 2019. Determining the edge effect of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in its horizontal distribution in the stand. *Journal of Forestry Research* 30:347–352.
- Pérez-Contreras, T., J. J. Soler, and M. Soler. 2003. Why do pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) live in large groups? An experimental study. *Annales Zoologici Fennici* 40:505–515.
- Poitou, L., C. Robinet, C. Suppo, J. Rousselet, M. Laparie, and S. Pincebourde. 2021. When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth. *Journal of Thermal Biology* 98:102947.
- Potter, K. A., G. Davidowitz, and H. Arthur Woods. 2011. Cross-stage consequences of egg temperature in the insect *Manduca sexta*: Cross-stage effects of egg temperature. *Functional Ecology* 25:548–556.
- Potter, K. A., H. A. Woods, and S. Pincebourde. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology* 19:2932–2939.
- Quinn, B. K. 2017. A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. *Journal of Thermal Biology* 63:65–77.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radchuk, V., C. Turlure, and N. Schtickzelle. 2013. Each life stage matters: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82:275–285.
- Rebaudo, F., and V.-B. Rabhi. 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166:607–617.
- Rebaudo, F., Q. Struelens, and O. Dangles. 2018. Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods: The DevRate package for R. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1144–1150.
- Renner, S. S., and C. M. Zohner. 2018. Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49:165–182.
- Robinet, C., M. Laparie, and J. Rousselet. 2015. Looking Beyond the Large Scale Effects of Global Change: Local Phenologies Can Result in Critical Heterogeneity in the Pine Processionary Moth. *Frontiers in Physiology* 6:1–5.

- Robinet, C., J. Rousselet, and A. Roques. 2014. Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science* 71:149–160.
- Salman, M. H. R., C. P. Bonsignore, A. El Alaoui El Fels, F. Giomi, J. A. Hodar, M. Laparie, L. Marini, C. Merel, M. P. Zalucki, M. Zamoum, and A. Battisti. 2019a. Winter temperature predicts prolonged diapause in pine processionary moth species across their geographic range. *PeerJ* 7:e6530.
- Salman, M. H. R., F. Giomi, M. Laparie, P. Lehmann, and A. Battisti. 2018. Prepupal diapause synchronizes adult emergence in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae): Processionary moth prepupal diapause. *Agricultural and Forest Entomology* 20:582–588.
- Salman, M. H. R., F. Giomi, M. Laparie, P. Lehmann, A. Pitacco, and A. Battisti. 2019b. Termination of pupal diapause in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Physiological Entomology* 44:53–59.
- Salman, M. H. R., K. Hellrigl, S. Minerbi, and A. Battisti. 2016. Prolonged pupal diapause drives population dynamics of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in an outbreak expansion area. *Forest Ecology and Management* 361:375–381.
- Sinclair, B. J., K. E. Marshall, M. A. Sewell, D. L. Levesque, C. S. Willett, S. Slotsbo, Y. Dong, C. D. G. Harley, D. J. Marshall, B. S. Helmuth, and R. B. Huey. 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters* 19:1372–1385.
- Stevens, D. J. 2004. Pupal development temperature alters adult phenotype in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Journal of Thermal Biology* 29:205–210.
- Stoeckli, S., M. Hirschi, C. Spirig, P. Calanca, M. W. Rotach, and J. Samietz. 2012. Impact of Climate Change on Voltinism and Prospective Diapause Induction of a Global Pest Insect – *Cydia pomonella* (L.). *PLoS ONE* 7:e35723.
- Uno, H., and J. H. Stillman. 2020. Lifetime eurythermy by seasonally matched thermal performance of developmental stages in an annual aquatic insect. *Oecologia* 192:647–656.
- Vega, J. M., I. Moneo, J. C. G. Ortiz, P. S. Palla, M. E. Sanchís, J. Vega, M. Gonzalez-Muñoz, A. Battisti, and A. Roques. 2011. Prevalence of cutaneous reactions to the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in an adult population. *Contact Dermatitis* 64:220–228.
- Wagner, T. L., J. L. Willers, and R. L. Olson. 1991. Modeling arthropod development time. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* 8:251–270.
- Wagner, T. L., H.-I. Wu, P. J. H. Sharpe, and R. N. Coulson. 1984. Modeling Distributions of Insect Development Time: a Literature Review and Application of the Weibull Function. *Annals of the Entomological Society of America* 77:475–483.

Zhang, Q.-H., and M. R. Paiva. 1998. Female calling behaviour and male response to the sex pheromone in *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Journal of Applied Entomology* 122:353–360.

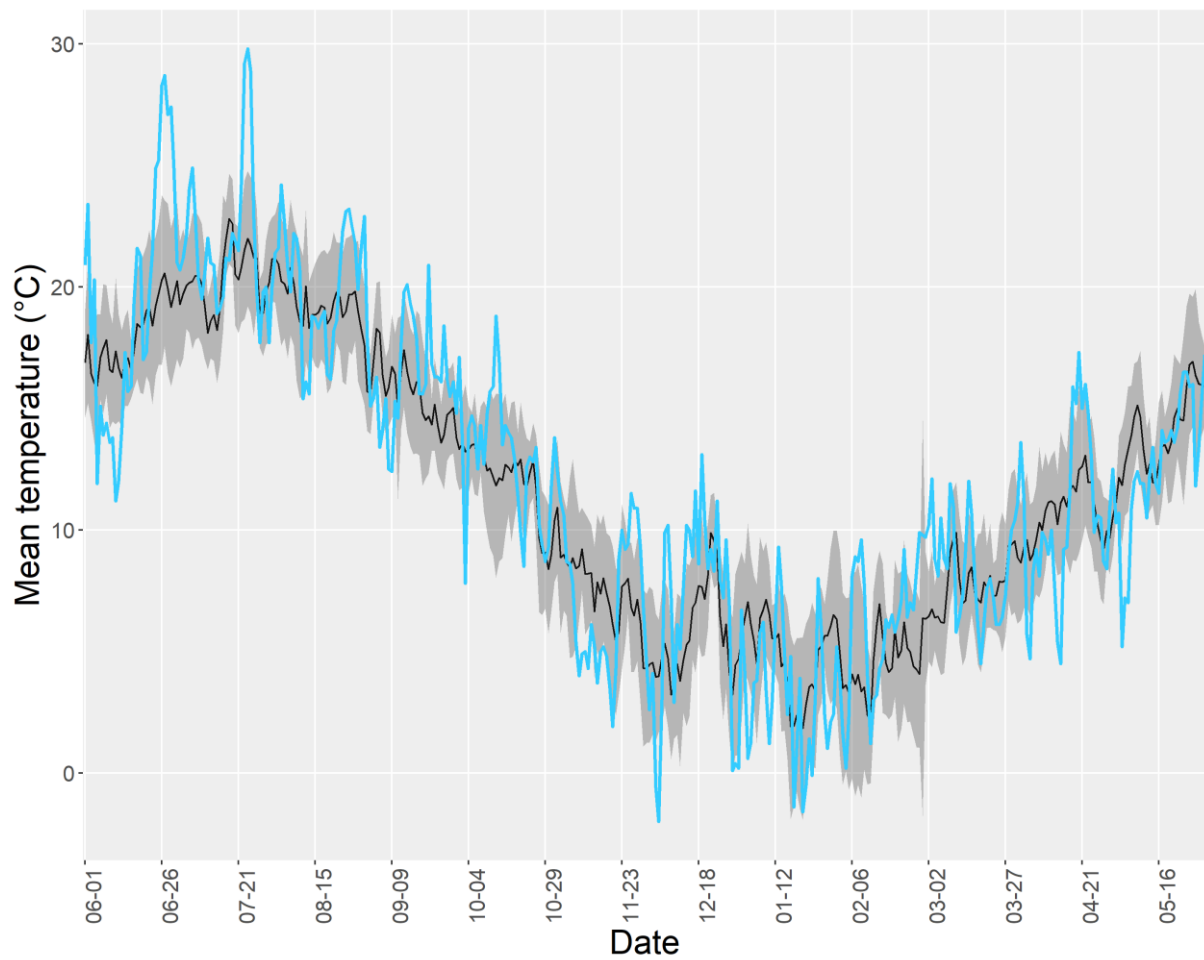


S1 Fig. Flight period of Orléans population in 2019. Dashed lines represent dates with 10, 50 and 90% of adult caught. n is the total number of catches.

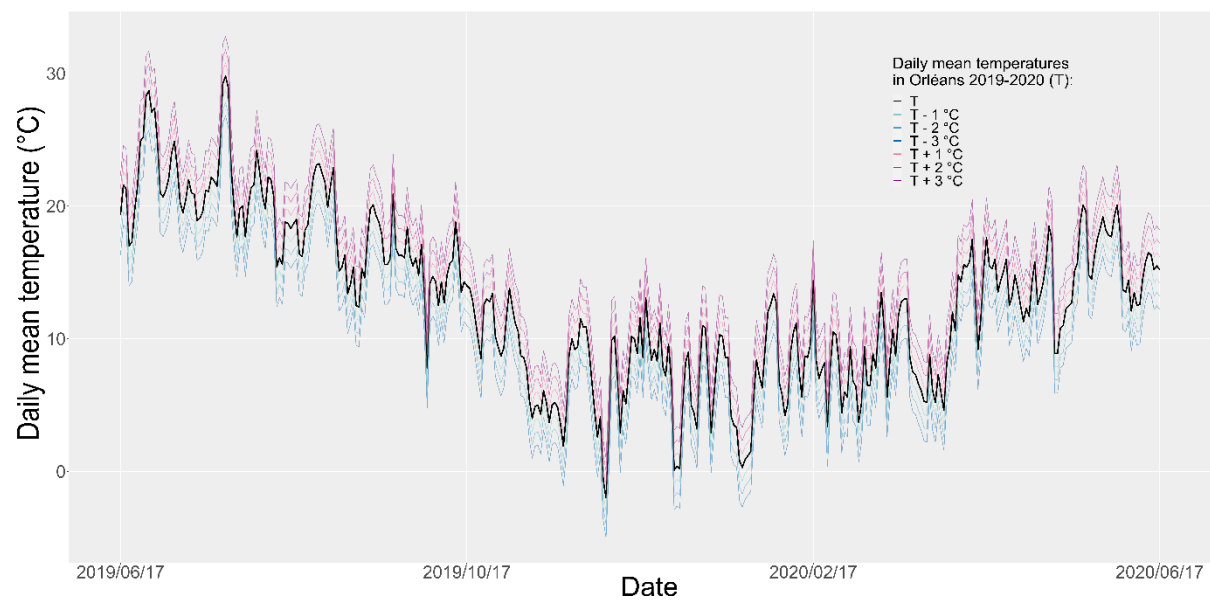
S2 Protocol. Number of larvae counted per nest and stage determination.

To determine how many larvae should be counted to have a good estimation of proportion of each stage present in tent, 18 tents were opened and all larvae were counted and attributed to a stage. To find at which stage larvae are, head capsule width, body colour and number of setae were observed and compared to a referential (larvae per stage in different alcohol tube) and literature data (Martin, 2005). Some calculations were made on R version 3.5.0 (*R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at <https://www.R-project.org/>, s. d.*). Firstly, the probability of each stage occurrence was calculated. Secondly, a random draw of counted larvae was simulated with i , the number of larvae counted. i varied between 15 to 105 by 15. A binomial law was applied to simulate the proportion of each stage for every i with the probability calculated before. Thirdly, the variance of stage proportion was calculated for every i . The variance in function of i was graphically represented and slope between i values was determined (15-30, 30-45, 45-60, 60-75 and 75-90). Fourthly, graphic of slope according to i was made and permitted to determine the value of slope from which the variance, in each nest, is less. Fifth, the value of i from which the percentage of opened nest, with a slope superior of the threshold, is bigger was determined. Finally, after the comparison between each stage, we found a threshold of $1e^{-4}$ and a i at 60 larvae.

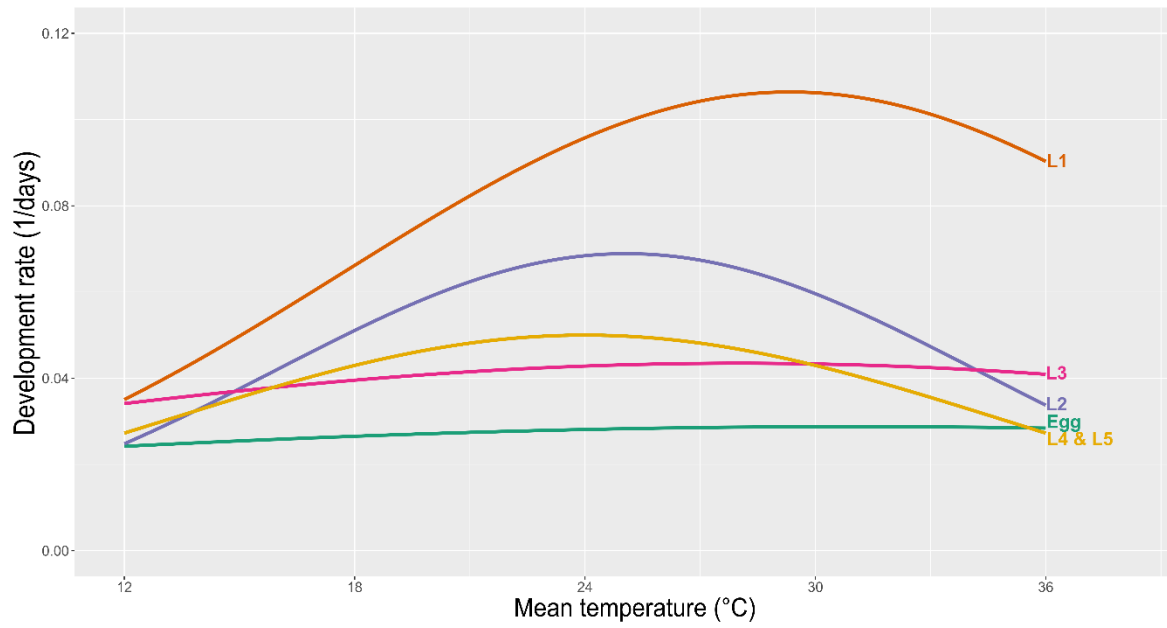
1. Martin J-C (2005) La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, biologie et protection des forêts. 62
2. R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at <https://www.R-project.org/>.



S3 Fig. Daily mean temperature recorded in Orléans in 2019 compared to 2012-2020 average with 95% range. Daily mean temperature in 2019 (blue line) and 2012-2020 average (black line) with 95% range (grey area).



S4 Fig. Simulated change in Orléans daily mean temperature



S5 Fig. Thermal performance curves obtained with Taylor's equation from egg to the last larval stage

S6 Table. Difference between predicted and observed percentage of individuals

Date	Stage	Predicted percentage	Observed percentage	Difference
02/10/2019	Egg	0.65789474	NA	NA
29/10/2019	Egg	0	NA	NA
18/11/2019	Egg	0	NA	NA
02/12/2019	Egg	0	NA	NA
16/12/2019	Egg	0	NA	NA
03/01/2020	Egg	0	NA	NA
16/01/2020	Egg	0	NA	NA
04/02/2020	Egg	0	NA	NA
02/10/2019	L1	3.94736842	0	3.94736842
29/10/2019	L1	0.64102564	0	0.64102564
18/11/2019	L1	0	0.96618358	0.96618358
02/12/2019	L1	0	0	0
16/12/2019	L1	0	0	0
03/01/2020	L1	0	0	0
16/01/2020	L1	0	0	0
04/02/2020	L1	0	0	0
02/10/2019	L2	48.6842105	3	45.6842105
29/10/2019	L2	13.4615385	0	0
18/11/2019	L2	3.31125828	0	0
02/12/2019	L2	1.98675497	0	0
16/12/2019	L2	2	0	0
03/01/2020	L2	0.66666667	0	0
16/01/2020	L2	0.64935065	0	0
04/02/2020	L2	0.68493151	0	0
02/10/2019	L3	46.7105263	88.3333333	41.622807
29/10/2019	L3	46.1538462	11.0780781	35.0757681
18/11/2019	L3	19.8675497	2.11111111	17.7564386
02/12/2019	L3	13.2450331	0.71428571	12.5307474
16/12/2019	L3	1.33333333	3.33333333	2
03/01/2020	L3	1.33333333	0	0
16/01/2020	L3	1.2987013	0	0
04/02/2020	L3	0.68493151	0	0
02/10/2019	L4	0	8.66666667	8.66666667
29/10/2019	L4	39.7435897	81.8108108	42.0672211
18/11/2019	L4	76.1589404	96.7919864	20.633046
02/12/2019	L4	81.4569536	93.2502838	11.7933302
16/12/2019	L4	72	85.981855	13.981855
03/01/2020	L4	50.6666667	96.3857442	45.7190776
16/01/2020	L4	41.5584416	78.194626	36.6361844
04/02/2020	L4	15.0684932	46.5451852	31.476692
02/10/2019	L5	0	0	0
29/10/2019	L5	0	7.11111111	7.11111111

18/11/2019	L5	0.66225166	0.13071895	0.5315327
02/12/2019	L5	3.31125828	6.03543045	2.72417217
16/12/2019	L5	24.6666667	10.6848117	13.981855
03/01/2020	L5	47.33333333	3.61425577	43.7190776
16/01/2020	L5	56.4935065	21.805374	34.6881325
04/02/2020	L5	83.5616438	53.4548148	30.106829

S7 Supporting information. Sensitivity and uncertainty analyses.

A sensitivity analysis was made to determine which parameters have the most influence on the model outputs. The effect of an increase and a decrease by 10% of R_m , T_m and T_o on predicted mean duration of every instar was observed:

	Initial Value (IV)	IV + 10%	IV - 10%	Mean duration variation with VI + 10% in days	Mean duration variation with VI - 10% in days
EGG					
Rm	0.0288	0.0317	0.0259	- 3	4
Tm	30.9852	34.0838	27.8868	2	- 1
To	32.3145	35.5460	29.0831	0	1
L1					
Rm	0.1064	0.1170	0.09576	- 2	3
Tm	29.3348	32.2683	26.40132	6	- 3
To	11.6322	12.7954	10.46898	- 1	2
L2					
Rm	0.0689	0.0758	0.0620	- 4	9
Tm	25.0753	27.5828	22.5678	31	- 7
To	11.6322	10.0613	8.2320	- 3	10
L3					
Rm	0.0435	0.0479	0.0391	- 4	6
To	28	30.8	25.2	7	- 3
Tm	23	25.3	20.7	- 2	4
L4					
Rm	0.05	0.055	0.045	- 11	9
Tm	24	26.4	21.6	20	- 19
To	10.9	11.99	9.81	- 10	17
L5					
Rm	0.05	0.055	0.045	- 2	- 2
Tm	24	26.4	21.6	- 7	- 12
To	10.9	11.99	9.81	- 7	2

Sensitivity analysis results showed that R_m and T_m were parameters with the most influence on predicted mean duration of stages. An uncertainty analysis was realized to observe the model behaviour at the confidence interval (CI) range of those parameters. CI range were obtained with *devRatePrint* function. The uncertainty analyses were made from egg to L2:

	Initial Value (IV)	CI 2.5%	CI 97.5%	Mean duration variation with CI 2.5% in days	Mean duration variation with CI 97.5% in days
EGG					
Rm	0.0289	0.0277	0.0299	2	-1
Tm	30.9852	11.1854	50.7850	0	19
L1					
Rm	0.1064	0.0997	0.1130	1	-1
Tm	29.3348	26.9485	31.7210	-3	11
L2					
Rm	0.0689	0.0644	0.0734	5	-2
Tm	25.0753	24.1385	26.0120	-4	40

2. Application du modèle à des populations de régions bioclimatiques différentes

2.1 Contexte

Au sein de son aire de distribution, une espèce peut être confrontée à différentes conditions environnementales suivant la latitude, la longitude, l'altitude et à une échelle plus fine, suivant le microhabitat ou le gradient d'urbanisation (Tüzün & Stoks, 2018). Par conséquent, la courbe de performance thermique ainsi que les seuils thermiques associés définis précédemment (CT_{min} , T_{opt} et CT_{max}) peuvent potentiellement varier en fonction de l'origine géographique de la population (Sinclair *et al.*, 2012; Vorhees *et al.*, 2013; Tüzün & Stoks, 2018; Weldon *et al.*, 2018). Le modèle phénologique présenté dans la partie précédente (*cf* Chapitre 2§1) a été développé à partir de données issues d'individus provenant d'Orléans. Ainsi, afin de tester la généricité de notre modèle à d'autres populations, nous l'avons appliqué aux sites de l'île de Ré, Erquy, Avignon, Serre-Ponçon et Beaune. La station météorologique la plus proche de Contis-les-bains étant très éloignée, le modèle n'a pas été testé pour celui-ci. De ce fait, si les contraintes thermiques de développement sont similaires à celle de la population d'Orléans, nous nous attendons à ce que les simulations du modèle soient en adéquation avec les observations (*cf* chapitre 1), et rendent compte notamment de la variabilité phénologique observée entre les sites. Plus précisément, un développement larvaire plus long devrait être prédit pour Serre-Ponçon et Beaune de par la contrainte froide (hiver plus rigoureux sous le climat montagnard et continental qu'à Orléans). Nous devrions obtenir un développement larvaire plus court à Avignon de par la douceur de l'hiver. Toutefois, le vol des adultes et les pontes étant plus tardifs sur ce site de par la contrainte chaude estivale, il serait peu vraisemblable d'observer des processions précoces. En revanche, les processions à l'île de Ré et Erquy devraient être plus précoces puisque le climat y est plus favorable, avec à la fois des étés et des hivers doux. De plus, il est important de rappeler que l'île de Ré se distingue par un développement larvaire rapide et des processions pré hivernales observées depuis les années 1970.

2.2 Approche utilisée

Pour l'initialisation du modèle, nous avons considéré les données de capture journalière des adultes sur chacun des sites (*cf* Chapitre 1 §3.1) au cours de l'été de l'année considérée ainsi que la température moyenne journalière à partir de la date de la première capture jusqu'à la fin de l'année suivante (stations Météo France ou INRAE, **Table 11**). Les stations climatiques choisies sont différentes de celles sélectionnées dans le chapitre 1 car du fait de la période plus récente considérée, des stations plus proches des sites de suivis ont pu être sélectionnées (île de Ré et Beaune). Sur le site de l'île de Ré et Erquy, des micro stations météorologiques ont été installées. Cependant, des données manquantes ont été générées ainsi nous avons utilisé d'autres stations situées plus loin des sites (La Rochelle et Ploumanac'h) mais dont les données ne différaient pas significativement (Test de Kruskal-Wallis pour l'île de Ré et la Rochelle : p -value = 0.6099, $df = 2$, $\chi^2 = 0.98881$, Test de Kruskal-Wallis pour Erquy et Ploumanac'h : p -value = 0,316, $df = 1$ et $\chi^2 = 1,0053$) (**Table 11**). Le modèle calcule le taux de développement grâce à la courbe de performance (équation de Taylor) et aux paramètres (R_m , T_m et T_o) estimés pour la population d'Orléans (*cf* Chapitre 2 §1). Afin de valider notre modèle et d'appréhender

la performance des prédictions, nous avons considéré la saison pour laquelle nous avons le plus de relevés phénologiques sur le terrain, suivant les sites, à savoir : 2019-2020 pour Erquy, Serre-Ponçon et Beaune, 2020-2021 pour l'Île de Ré et Avignon (*cf* Chapitre 1 §3.2). Nous avons comparé les proportions d'individus présents par stade aux dates de relevés aux données simulées par le modèle. Pour évaluer la différence, nous avons utilisé les deux mêmes métriques que précédemment : la RMSE et la MAE (*cf* Introduction §2.1.3). Une faible valeur de ces métriques indique un écart réduit entre observations et prédictions, et donc de bonnes prédictions. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel *R* (version 3.5.1; (R Core Team, 2020)). La période de procession est définie ici comme étant le nombre de jours entre la date à laquelle le premier individu a terminé son développement larvaire et la date à laquelle le dernier individu l'a terminé.

Table 11 : Distance entre le site de suivis phénologiques et les stations météorologiques utilisées.

Distance entre le site et la station à vol d'oiseau.

Pas de différence significative entre la station INRAE et ECA&D (European Climate Assessment and Dataset) et les micro stations installées sur les sites qui ont généré des données manquantes ().*

Site	Stations	Distance (km)
Ile de Ré	INRAE (La Rochelle)	25*
Erquy	ECA&D (Ploumanac'h)	77*
Avignon	INRAE (Avignon)	2
Serre-Ponçon	Météo France (Embrun)	6
Beaune	Météo France (Savigny-lès-beaune)	3

2.3 Résultats

2.3.1 Site par site

Les résultats des simulations par site sont présentés de manière synthétique dans la Figure 41 et la Table 12, puis je détaillerai ensuite les résultats pour chacun des sites.

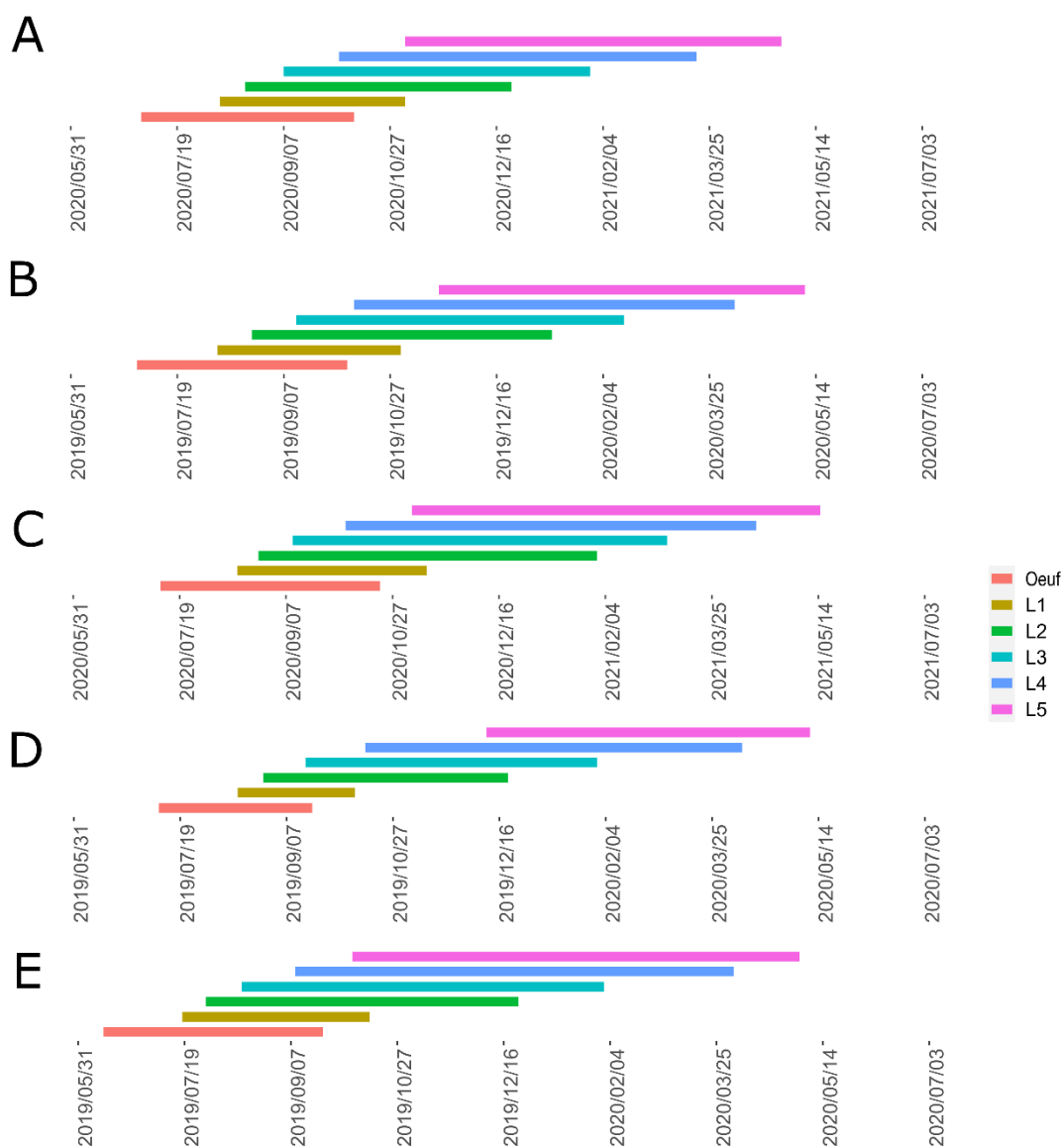


Figure 41 : Périodes d'observation prédites pour chaque stade pour différents sites. Île de Ré (A), Erquy (B), Avignon (C), Serre-Ponçon (D) et Beaune (E). Pour l'île de Ré et Avignon les données utilisées étaient celle de la saison 2020-2021. Pour les autres sites, il s'agissait des données de 2019-2020.

Table 12 : Erreurs commises par le modèle (RMSE et MAE) exprimées en % d'individus dans chaque stade).

Site	Œuf	L1	L2	L3	L4	L5
Ile de Ré						
RMSE	NA	18	27	46	48	48
MAE	NA	11	23	32	32	37
Erquy						
RMSE	NA	13	21	16	31	7
MAE	NA	6	18	14	30	6
Avignon						
RMSE	NA	6	14	10	20	18
MAE	NA	3	8	7	14	13
Serre-Ponçon						
RMSE	NA	2	23	25	23	23
MAE	NA	1	11	12	15	15
Beaune						
RMSE	NA	5	22	30	20	16
MAE	NA	2	12	15	18	13

Ile de Ré :

Pour l'île de Ré, le modèle a prédit une durée maximale entre le premier jour de développement des œufs et le dernier jour de développement des L5 de 301 jours (215 jours en moyenne) (**Figure 41A**). La durée moyenne prédite de chaque stade des œufs aux L5 était de 37, 19, 34, 32, 45 et 48 jours respectivement.

Les meilleures prédictions ont été obtenues pour les premiers stades larvaires (L1 à L3) et les plus mauvaises pour les L4 (**Table 12 & Figure 42**). En effet, sur les 7 observations faites pour le stade L4, il n'y avait que trois dates (3 septembre, 15 décembre et 13 janvier) pour lesquelles les prédictions étaient bonnes (c'est-à-dire qu'elles se trouvaient dans la barre d'erreur des observations) (**Figure 42**). Le modèle a prédit moins de L4 que ce qui a été observé de mi-septembre à fin octobre. A l'inverse, en novembre le modèle a prédit plus de L4 (20% prédits pour $7 \pm 9\%$ observés) (**Figure 42**). De fin novembre à début janvier, le modèle a prédit moins de L5 que ce qui a été observé (entre 30 et 40% prédits et $90 \pm 14\%$ et $93 \pm 10\%$ observés) (**Figure 42**). Le modèle prédit donc une phénologie plus lente que celle qui a été observée (le stade dominant prédit est toujours moins avancé que celui réellement observé).

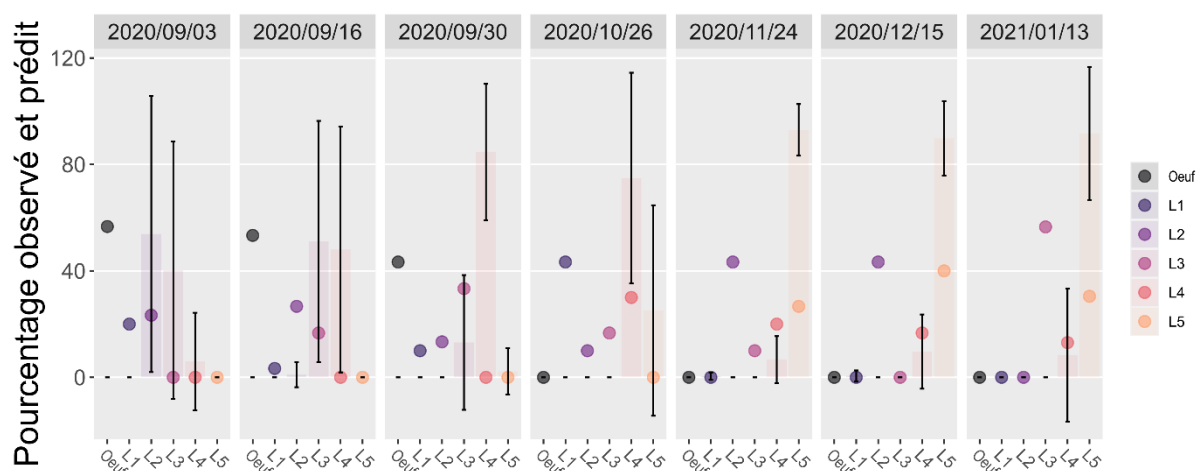


Figure 42 : Pourcentage d'individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de l'île de Ré.

Les pourcentages observés à chaque relevé phénologique sont représentés par les histogrammes (moyenne des observations des nids prélevés) avec leur barre d'erreur, tandis que les pourcentages prédits par le modèle sont représentés par des points. La date est sous format année/mois/jour.

Erquy :

A Erquy, la durée maximale prédite entre le premier jour de développement des œufs et le dernier jour de développement des larves était de 314 jours (226 jours en moyenne) (**Figure 41B**). La durée moyenne de chaque stade était de 38 jours pour les œufs, 18 pour les L2, 36 pour les L3, 53 pour les L4 et 50 pour les L5.

Les stades L2 et L4 étaient les moins bien prédits (**Table 12 & Figure 43**). Le modèle a prédit plus de L2 que ce qui a été observé le 2 octobre (23% prédits pour quasiment 0% d'individus observés) et le 2 décembre (30% prédits pour quasiment 0% d'individus observés) (**Figure 43**). Le 18 novembre et le 4 février, le modèle a prédit moins de L4 que ce qui a été observé (50 et 18% prédits contre $89 \pm 23\%$ et $42 \pm 40\%$ observés) (**Figure 43**). Cependant, pour chaque date, le stade prédit le plus représenté était le même que celui observé (L3 en octobre, L4 en novembre et début décembre et L5 mi-décembre et février).

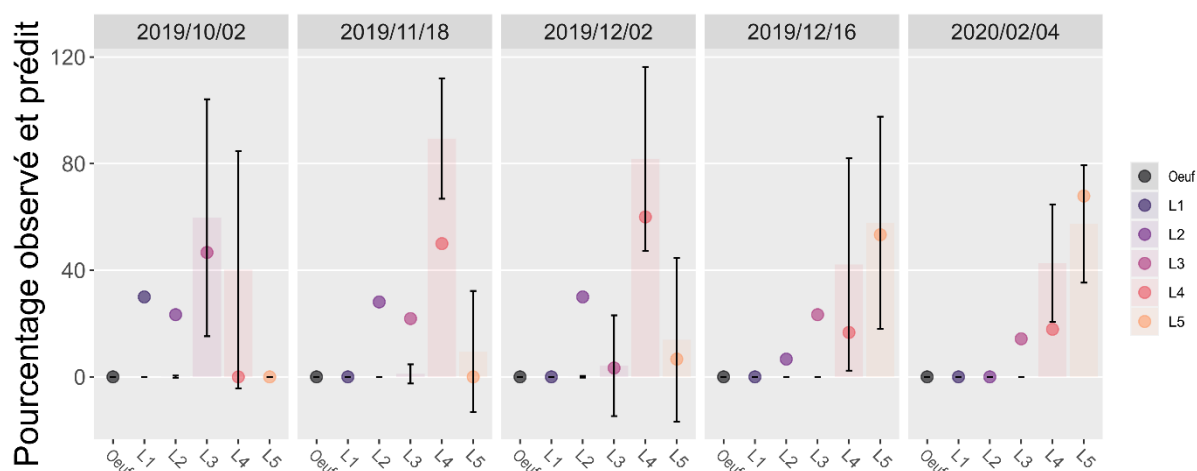


Figure 43 : Pourcentage d’individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site d’Erquy.

Les pourcentages observés à chaque relevé phénologique sont représentés par les histogrammes (moyenne des observations des nids prélevés) avec leur barre d’erreur, tandis que les pourcentages prédits par le modèle sont représentés par des points. La date est sous format année/mois/jour.

Avignon :

Pour la saison 2020-2021 à Avignon, la différence prédite entre le premier jour de développement des œufs et le dernier jour de développement des L5 était de 310 jours (213 en moyenne) (**Figure 41C**). La durée moyenne prédite était de 36 jours pour les œufs, 13 pour les L1, 26 pour les L2, 29 pour les L3, 56 pour les L4 et 53 pour les L5.

Pour chaque date, le stade le plus représenté dans nos observations et dans les prédictions du modèle était le même (**Figure 44**). Les moins bonnes prédictions ont été obtenues pour les stades L4 et L5 (**Table 12 & Figure 44**). En octobre et novembre, le modèle a prédit moins de L4 que ce qui a été observé (73 et 54% prédits pour 99 ± 4% et 95 ± 16% observés respectivement, **Figure 44**). Au contraire, en février le pourcentage prédit (12%) était plus important que celui observé (2 ± 3%) (**Figure 44**). En janvier, le modèle a prédit plus de L5 que ce qui a été observé (44% prédits et 5 ± 17% observés) et inversement en février (86% prédits et 98 ± 3% observés) (**Figure 44**). Le modèle a donc prédit un chevauchement entre le stade L4 et le stade L5 plus important que ce qui a été observé (stade L4 plus étalé dans le temps et un début de L5 plus précoce).

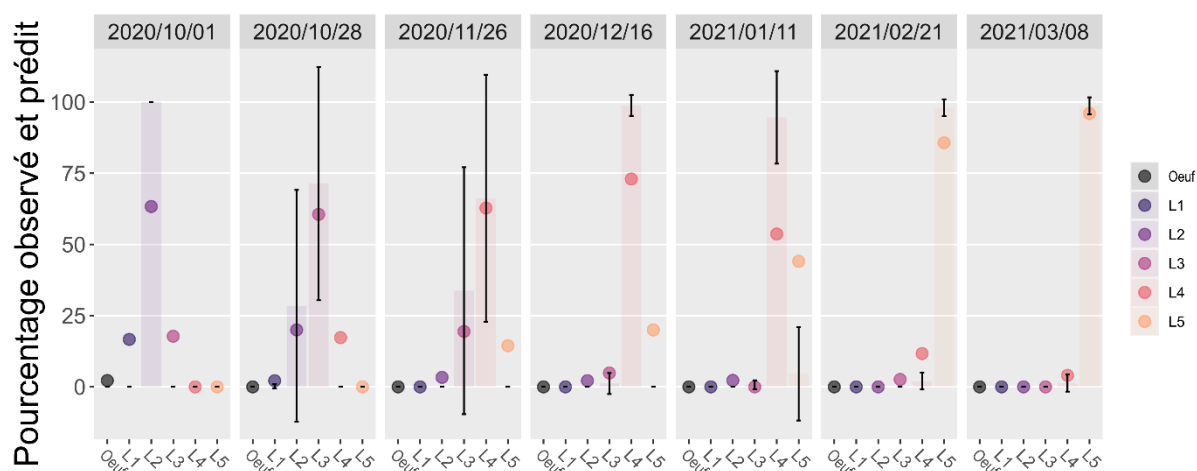


Figure 44 : Pourcentage d’individus observé et prédit en 2020-2021 par stade à différentes dates pour le site d’Avignon.

Les pourcentages observés à chaque relevé phénologique sont représentés par les histogrammes (moyenne des observations des nids prélevés) avec leur barre d’erreur, tandis que les pourcentages prédits par le modèle sont représentés par des points. La date est sous format année/mois/jour.

Serre-Ponçon :

A Serre-Ponçon, la durée moyenne prédite de développement des œufs aux L5 était de 264 jours pour un maximum de 306 jours (**Figure 41D**). La durée moyenne prédite de chaque stade des œufs au L5 était de 37, 16, 29, 32, 92 et 58 jours respectivement.

A la date d’observation du 3 octobre, le pourcentage prédit de L2 était plus important que le pourcentage observé (72% et $21 \pm 39\%$ respectivement). Le 3 octobre le modèle a prédit 21 % de L3 alors qu’il y en avait $79 \pm 39\%$ observés. Le 7 janvier, 5% de L3 ont été prédits alors qu’il y avait quasiment 0% d’individus observés (**Figure 45**). Le 10 mars, nous avons observé une majorité de L4 ($60 \pm 37\%$) alors que le modèle a prédit plus de L5 (86%) que de L4 (14%) (**Figure 45**). Le modèle prédit les premiers stades (L2/L3) plus tardivement que ce qui a été observé.



Figure 45 : Pourcentage d’individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de Serre-Ponçon.

Les pourcentages observés à chaque relevé phénologique sont représentés par les histogrammes (moyenne des observations des nids prélevés) avec leur barre d’erreur, tandis que les pourcentages prédits par le modèle sont représentés par des points. La date est sous format année/mois/jour.

Beaune :

A Beaune, la durée moyenne prédite des œufs aux L5 était de 238 jours pour un maximum de 327 jours (**Figure 41E**). Des œufs aux L5 la durée moyenne prédite pour chaque stade était de 37, 15, 28, 31, 69 et 58 jours respectivement.

De bonnes prédictions ont été obtenues pour les L4 et L5 avec seulement une date (5 décembre) pour laquelle les prédictions n’étaient pas comprises dans la barre d’erreur des observations (77% de L4 prédits pour 100% observés et 8% de L5 prédits pour 0% observé) (**Figure 46**). Les moins bonnes prédictions ont été obtenues pour les L2 et L3. Le modèle a prédit plus d’individus que ce qui a été observé le 4 octobre pour les L2 (50% prédits et quasiment 0% observés). A cette même date, le modèle a prédit moins de L3 que ce qui a été observé (23% prédits pour 89 ± 21% observés). Le 5 décembre, le modèle a prédit plus de L3 que ce qui a été observé (5% prédits pour quasiment 0% observés) (**Figure 46**). Le modèle prédit donc les premiers stades (L1, L2 et L3) plus tardivement que ce qui a été observé.

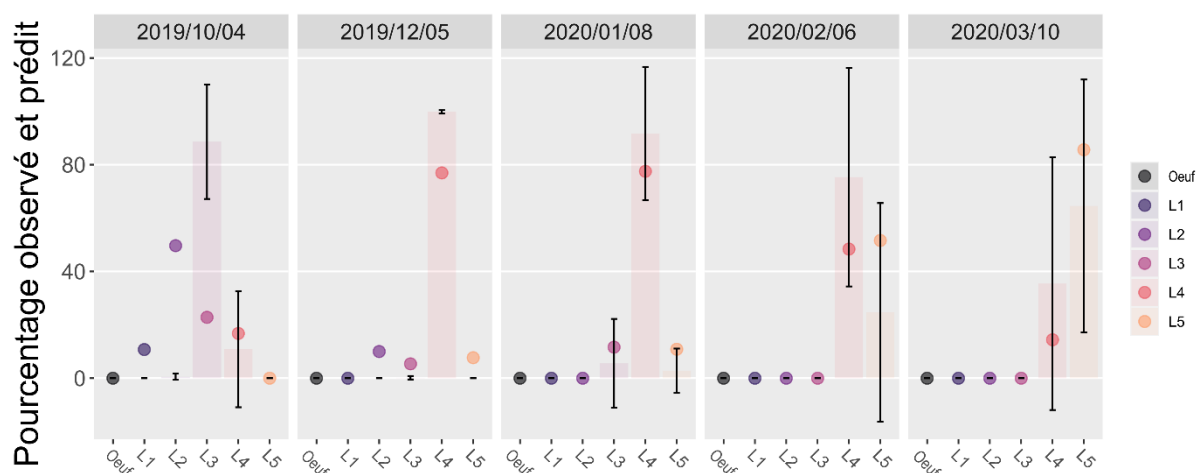


Figure 46 : Pourcentage d’individus observé et prédit par stade à différentes dates pour le site de Beaune.

Les pourcentages observés à chaque relevé phénologique sont représentés par les histogrammes (moyenne des observations des nids prélevés) avec leur barre d’erreur, tandis que les pourcentages prédits par le modèle sont représentés par des points. La date est sous format année/mois/jour.

2.3.2 Comparaison entre sites :

Concernant les sites de Erquy, Avignon, Serre-Ponçon et Beaune, les écarts entre les observations et les prédictions sont du même ordre que ceux observés pour le site d’Orléans (RMSE et MAE maximale environ égale à 30%, **Table 12 & §1.3**) ou inférieurs (Avignon, **Table 12 & §1.3**). Nous pouvons émettre l’hypothèse que ces populations ont des seuils thermiques semblables à ceux de la population d’Orléans, et que le modèle peut s’appliquer aux différentes régions bioclimatiques représentées par ces sites. A Erquy, le modèle n’a pas prédit de procession pré hivernale pour la saison 2019-2020 (**Table 13**), ce qui correspond à nos observations cette saison-là (Chapitre 1 §3.1.3.1).

Cependant, pour les sites sous influence continentale, la période de procession semble courte par rapport à ce qui est réellement observé notamment à Serre-Ponçon.

Table 13 : Période de procession prédite et première date à laquelle le pourcentage prédit d'individus ayant fini le stade L5 était égal ou supérieur à 25 % (d_{25%}), 50% (d_{50%}) et 75% (d_{75%}) pour chaque site.

Site	Période de procession prédite	d _{25%}	d _{50%}	d _{75%}
Ile de Ré	16 décembre au 28 avril	23 janvier	31 mars	28 avril
Erquy	12 janvier au 11 mai	16 février	26 février	19 avril
Avignon	21 décembre au 15 mai	25 février	8 mars	18 mars
Serre-Ponçon	15 mars au 10 mai	13 avril	15 avril	18 avril
Beaune	17 novembre au 3 mai	21 mars	5 avril	8 avril

A l'île de Ré, chaque année il y a des processions avant l'hiver. Le modèle a prédit des processions dès le 16 décembre mais la d_{25%} correspondait au 23 janvier (**Table 13 & Figure 44**). Le modèle semble prédire un développement plus lent que ce que l'on observe en réalité sur ce site. A l'île de Ré, l'écart entre les données observées et prédites était plus important, avec une RMSE d'un peu moins de 50% pour les derniers stades larvaires, en comparaison des résultats obtenus pour les autres sites (**Table 12**). Les populations de l'île de Ré se distinguent de celles des autres sites de par l'occurrence de processions pré hivernales observées depuis les années 1970 (Abgrall, 2001). Nous pouvons émettre l'hypothèse que les écarts importants entre observations et prédictions du modèle pour le site de l'île de Ré sont la conséquence d'un effet de la génétique et/ou de la plasticité phénotypique (*cf* Chapitre 1 §4.1). De par ces effets, les paramètres de l'équation de Taylor (permettant de calculer le taux de développement) obtenus pour la population d'Orléans peuvent ne pas correspondre à ceux d'une autre population située à altitude et latitude différentes. Chez des espèces de puceron lanigère, un effet de la génétique sur la tolérance au froid a été déterminé et explique les différences observées entre populations d'origine géographique distinctes (Butin *et al.*, 2005; Preisser *et al.*, 2008). La plasticité phénotypique serait responsable de la variation entre population de la température critique minimale chez la mouche tsé-tsé (Terblanche *et al.*, 2006). Ainsi, la détermination de la courbe de performance thermique de chaque stade pour des individus de populations différentes de la processionnaire du pin, et en premier lieu celles de l'île de Ré, permettrait d'établir si les paramètres diffèrent suivant la population et d'ajuster le modèle le cas échéant.

Les résultats du modèle rendent compte de la différence de phénologie observée suivant les régions bioclimatiques. A savoir, un développement plus rapide des œufs aux L5 (213 jours en moyenne) avec des processions plus précoces (d_{25%} le 25 février) à Avignon où les hivers sont plus doux en comparaison avec les sites sous influence continentale et montagnarde (**Table 13 & Figure 41**). Un plus long développement larvaire à Beaune et Serre-Ponçon où les hivers sont les plus rigoureux (238 et 264 jours en moyenne respectivement) se finissant avec des périodes de processions plus tardive (d_{25%} le 21 mars et 13 avril respectivement) (**Table 13 & Figure 41**). Pour les sites sous climat océanique franc, le modèle prédit un développement larvaire plus rapide à l'île de Ré qu'à Erquy (**Table 13 & Figure 41**). Ceci constitue une preuve supplémentaire pour confirmer la viabilité des hypothèses émises G. Démolin sur la variabilité de la phénologie actuelle suivant le climat régional (Huchon & Démolin, 1970; Robinet *et al.*, 2015).

Discussion du chapitre

Dans ce chapitre, nous avons présenté le tout premier modèle phénologique de la processionnaire du pin. Celui-ci a été développé à partir de courbes de performance thermique des œufs jusqu'au cinquième stade larvaire, obtenues grâce à une expérimentation en conditions contrôlées. Des améliorations pourraient être envisagées à la fois sur la partie expérimentale et sur la partie modélisation.

Ici, nous n'avons malheureusement pas pu obtenir de données de développement pour les L5 car nous n'avions pas assez d'individus ayant survécu jusqu'à la fin du développement larvaire et nous avons dû inférer les données des L5 à partir des données des L4. Il est connu que la taille de la colonie a un effet sur la survie des larves (Pérez-Contreras *et al.*, 2003; Ronnås *et al.*, 2010). De ce fait, pour s'assurer d'avoir assez d'individus pour évaluer le taux de développement des L5, la taille des colonies aurait pu être augmentée. Par ailleurs, pour chaque stade, la mesure des seuils thermiques CT_{min} et/ou CT_{max} aurait pu être faite. Ainsi, en deçà et au-delà de ces seuils, le développement aurait pu être considéré comme nul. Enfin, l'espèce hôte sur laquelle se nourrissent les larves impacte leur temps de développement (Devkota & Schmidt, 1990). Par conséquent, cet effet aurait pu être mesuré et intégré au modèle. Cependant, toutes ces approches nécessitent des expérimentations supplémentaires. Or, travailler sur la processionnaire du pin constitue un véritable défi du fait : (i) qu'elle peut faire au plus un seul cycle biologique par an, (ii) qu'elle possède des soies urticantes rendant les conditions d'expérimentation en laboratoire particulièrement difficiles, et (iii) que la fin du développement larvaire est marquée par un comportement particulier (la procession) difficile à étudier en condition de laboratoire. Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse permettent malgré tout d'obtenir un jeu de données exceptionnel, qui n'était pas disponible jusqu'à présent, sur le développement des œufs et des larves.

Développer un modèle phénologique basé sur la tolérance thermique de chaque stade permet de comprendre l'effet du changement climatique sur les différents stades. De plus, cela permet d'évaluer l'influence de l'historique thermique d'un stade sur les stades suivants. Même si le même type de fonction (équation de Taylor) permet de décrire le développement de tous les stades étudiés, les estimations des paramètres ont montré des valeurs différentes selon les stades, ce qui souligne la nécessité de considérer un modèle phénologique stade-dépendant chez la processionnaire du pin.

Le modèle développé ici est capable de simuler l'occurrence de chaque stade, des œufs aux L5, à partir des mesures de la période de vol et des données de températures moyennes journalières. Avec le changement climatique, une augmentation de la température de surface et de la fréquence d'événements extrêmes telles que des vagues de chaleur est attendue. Grâce au modèle, il a été mis en évidence qu'une augmentation de trois degrés pouvait entraîner des processions précoces sur le site d'Orléans. Un changement de phénologie peut être délétère si les différents stades se retrouvent exposés à leur contrainte thermique. Inversement, il peut être avantageux si cela permet aux stades d'éviter ces contraintes. Sur l'île de Ré, des processions pré hivernales sont observées depuis les années 1970. Cette phénologie est donc viable. Nous émettons l'hypothèse qu'une période de procession plus précoce constituerait un avantage. En effet, les larves qui effectuent leur procession précocement vont de ce fait limiter leur exposition aux prédateurs par rapport aux autres. De plus, le microclimat conféré par le sol doit être plus

homogène que celui induit par le nid, ainsi les individus seront moins exposés aux variations de températures.

Un développement plus rapide des L5 a été observé lors des simulations d'une baisse de deux et de trois degrés de la température moyenne journalière enregistrée à Orléans (cf 1.3 article 2 **Table 2**). Ce résultat paraît contre-intuitif car en général, des températures moins élevées entraînent un ralentissement du développement. C'est ce qui se passe pour les stades précédant. Du fait de leur longueur accrue les L5 se retrouvent exposées à des températures plus élevées que lorsque la température moyenne journalière réellement enregistrée à Orléans est considérée (**Annexe 16**). Ceci montre l'effet de cascade qui existe entre les différents stades.

En simulant un automne plus chaud, nous avons pu évaluer l'effet de cet épisode sur chacun des stades. Un effet de cascade entre les différents stades larvaires qui influence la date de procession a aussi été mis en évidence. En conclusion, la date de procession ne dépend pas seulement de la température à laquelle a été exposé le dernier stade larvaire mais aussi de l'historique thermique des stades précédents. Ceci renforce l'intérêt de développer un modèle phénologique stade-dépendant.

Le modèle initialement développé sur la population d'Orléans et capable de simuler la variabilité phénologique de l'espèce suivant les régions bioclimatiques (Erquy, Avignon, Serre-Ponçon et Beaune). Ceci tend à confirmer la viabilité des hypothèses de Huchon et Démolin (1970) et de Robinet *et al.* (2015) sur la variabilité de la phénologie actuelle en fonction des contraintes climatiques (hautes températures estivales, premiers gels et faibles températures hivernales) (Huchon & Démolin, 1970; Robinet *et al.*, 2015). Concernant le site de l'île de Ré, il est probable qu'un effet de la génétique et/ou de la plasticité cause une différenciation des populations concernant les seuils thermiques et entraîne donc de moins bonnes prédictions du modèle. Pour la généralité du modèle à plus large échelle, il pourrait être testé sur des populations provenant d'un autre pays, comme par exemple sur les populations bulgares dont certaines font également des processions précoces (cf Introduction générale §3.3.2). Il pourrait être aussi intéressant de tester notre modèle avec la population d'été du Portugal (cf Introduction générale §3.3.2): avec une date de vol décalée par rapport à la population d'hiver, est-ce que le modèle phénologique serait capable de prédire le développement de cette population très particulière ?

Nous nous sommes limités à l'étude du développement des œufs jusqu'au dernier stade larvaire et nous n'avons pas cherché à modéliser le développement des chrysalides. Cela aurait pourtant permis de modéliser l'ensemble du cycle biologique et éviter de devoir considérer les données de vol observées comme variable d'entrée du modèle pour chaque saison. Malgré de récentes avancées sur la levée de diapause (Salman *et al.*, 2019a), les mécanismes impliqués dans cette phase (diapause obligatoire et non obligatoire) sont encore mal connus car très complexes. Dès que ces mécanismes seront élucidés, il sera alors possible d'intégrer le stade chrysalide et cette période de diapause dans ce modèle phénologique.

Certaines méthodes de lutte contre la processionnaire du pin dépendent du stade visé (Introduction §3.5.1). Comme notre modèle permet de prédire les dates d'apparition et la durée de chaque stade de la processionnaire, il pourrait être utilisé comme aide à la décision pour mettre en place les moyens de lutte au bon moment et ainsi optimiser les chances de réussite de la lutte. De plus, la période de procession étant prédite, il pourrait être utilisé pour faire des alertes concernant la période d'urtication car les risques d'urtication et les risques que la

population humaine et les animaux soient en contact direct avec la processionnaire du pin culminent à ce moment-là. Il existe par exemple, des cartes développées pour prévenir du risque d'infestation par des tiques, puces, moustiques et phlébotomes (Beugnet *et al.*, 2009). En fonction de la météo, l'indice d'activité hebdomadaire (entre 0 et 100) et l'indice de densité (cumul d'activité sur les six semaines précédentes, entre 0 et 100) sont calculés. Ces indices permettent d'évaluer le niveau de risque pour chacune des espèces considérées dans toutes l'Europe. Le niveau de risque varie de 1 à 5 (vert au rouge) indiquant un risque très faible à très élevé. Ainsi, pour la processionnaire du pin, le modèle pourrait être utilisé à l'échelle de la France pour prédire, grâce à des prévisions de températures moyennes journalières, le pourcentage d'individus ayant terminé leur développement larvaire. En fonction de ce pourcentage, le niveau de risque pourrait être évalué et indiqué par un code couleur sur une carte.

Chapitre 3 : Effets microclimatiques et tolérance thermiques

Introduction du chapitre

En fonction de son stade de développement, un même individu peut être exposé à des conditions thermiques variées, notamment chez les espèces dont le cycle de développement est long et couvre plusieurs saisons (Angilletta, 2009; Briscoe *et al.*, 2012). Cette complexité temporelle de l'environnement thermique peut avoir des répercussions sur la physiologie et la tolérance thermique au cours du développement. Certains insectes modulent par ailleurs les conditions de leur environnement immédiat, soit par recherche active (thermorégulation comportementale) ou évitement comportemental de certaines conditions, soit en modifiant la structure de leur milieu (e.g. construction de nid) (Woods *et al.*, 2015), lui permettant ainsi de bénéficier d'un microclimat plus favorable. Le microclimat n'est pas souvent pris en compte dans l'évaluation de la réponse des espèces au changement climatique notamment du fait de la difficulté à l'estimer lorsque l'espèce change de milieu. La processionnaire du pin étant un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique sur la réponse des espèces, il est d'autant plus important de caractériser le microclimat du nid.

Chez la processionnaire du pin, un microclimat chaud a été identifié au niveau des pontes du fait d'un effet de serre lié aux écailles protectrices et un excès de chaleur pouvant atteindre 14 °C a été observé *in situ* (Milani, 1990). Le microclimat des pontes peut accélérer le développement embryonnaire et favoriser la survie dans les régions froides. Après l'éclosion des œufs de PP, les larves grégaires tissent des nids de soie temporaires en été puis, dès les premières gelées d'automne, un nid permanent qu'elles entretiennent jusqu'à la fin de leur développement larvaire. L'intensité du tissage varie dans le temps mais aussi dans l'espace en fonction du climat local (Démolin, 1965; Huchon & Démolin, 1970; Géri, 1980a; Abgrall, 2001; Martin, 2005). Le nid sert d'abri aux larves pendant la phase diurne, tandis qu'elles sortent au cours de la nuit pour s'alimenter si les conditions climatiques le permettent (Battisti *et al.*, 2005). Ce nid, dont les parois sont plus denses et épaisses que celles des nids temporaires de la fin de l'été, modifie les conditions microclimatiques auxquelles les larves sont réellement exposées au cours de la journée (Breuer & Devkota, 1990). Le microhabitat du nid et des pontes sont susceptibles d'influencer le développement des larves puisque le taux de croissance et donc leur phénologie sont directement influencés par les températures subies.

En limitant l'exposition des larves au froid, le microclimat peut aussi diminuer les risques de mortalité qui y sont liés. Le seuil thermique létal bas des larves est estimé à environ -16 °C lorsqu'elles sont regroupées dans leur nid (Démolin, 1969b; Battisti *et al.*, 2005; Hoch *et al.*, 2009), avec néanmoins une forte variabilité interindividuelle (Hoch *et al.*, 2009). Les températures les plus basses étant généralement atteintes la nuit, il est peu probable que le nid permette d'éviter cette contrainte puisque sa température est semblable à celle de l'air lors de la phase nocturne (Breuer & Devkota, 1990). Toutefois, chez beaucoup d'insectes dits intolérants au froid, des effets négatifs peuvent apparaître avant le gel des fluides corporels et lorsque l'exposition se prolonge (Hoch *et al.*, 2009; Sinclair *et al.*, 2015). Par exemple, les larves du faux carpocapse *Thaumetobia leucoteta* ne survivent pas à de brèves expositions à des températures situées entre -8 et -12°C alors qu'elles ne gèlent qu'entre -13 et -22°C (Boardman *et al.*, 2012). La processionnaire du pin est quant à elle considérée modérément tolérante au gel puisqu'elle peut survivre au-delà de -7°C, son point de surfusion (*Super Cooling Point*, SCP) (Hoch *et al.*, 2009). Cependant, ces auteurs ont montré que l'accumulation

de dégâts liés aux températures froides supérieures au SCP (*cumulative chill injury*) a un impact négatif sur la survie des larves, dans la nature comme au laboratoire. Les stress aigus induisent généralement des dommages membranaires (Denlinger *et al.*, 1991; Lee & Denlinger, 2010) tandis que les stress chroniques liés à l'exposition prolongée à un froid moins intense induisent plutôt une perte progressive d'homéostasie (Kostál *et al.*, 2004; Lee & Denlinger, 2010). L'acclimatation thermique est un mécanisme plastique majeur permettant de limiter l'apparition ou l'ampleur des dommages liés au stress chez les ectothermes (Colinet *et al.*, 2012), mais leur réparation a posteriori et au moins partielle est également possible lors de phases de récupération. Les régimes de fluctuations thermiques notamment facilitent la récupération en stimulant l'expression de transcrits impliqués dans la réparation des dommages (Colinet *et al.*, 2015, 2018; Melicher *et al.*, 2019). Ce type de réponses peut perdurer à long terme voire renforcer la résistance des descendants (Colinet *et al.*, 2006), mais également se produire immédiatement après l'exposition à des phases chaudes, même fugaces et peu nombreuses (Melicher *et al.*, 2019). Les fluctuations entre phases froides et tempérées, typiques d'un cycle jour/nuit en hiver, ainsi que leur amplification par le microclimat diurne du nid de la processionnaire du pin (Breuer & Devkota, 1990), sont probablement des paramètres importants de sa tolérance au froid aussi bien chronique qu'aigu. Une troisième cause de mortalité, indirectement liée au froid cette fois, est connue chez la processionnaire du pin. Battisti *et al.* ont déterminé expérimentalement que les larves ne peuvent pas s'alimenter lorsque la température du nid le jour précédent est $< 9\text{ }^{\circ}\text{C}$ et la température de l'air la nuit est $< 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Battisti *et al.*, 2005). En hiver, il est vraisemblable que l'excès de température dans le nid soit, certains jours, nécessaire pour atteindre le seuil de $9\text{ }^{\circ}\text{C}$ notamment dans les régions à climat continental et montagnard où les températures maximales moyennées sur 30 ans (1991-2020) peuvent être $< 9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (voir Beaune et Serre-Ponçon ; **Figure 33**).

Au contraire, le microclimat chaud du nid peut aussi être délétère, notamment pour les premiers et le dernier stade larvaire qui sont présents le plus souvent durant l'été et le printemps, respectivement. Ces stades sont ainsi naturellement exposés à des températures élevées qui pourraient être amplifiées par le nid. De plus, même en automne, lors des années avec des vagues de chaleur à cette saison, l'excès de température dans le nid peut conduire à l'exposition des larves à des températures s'approchant ou dépassant leur tolérance aux hautes températures. Huchon et Démolin (1970) ont émis l'hypothèse que des températures au-dessus de 32°C seraient délétères pour les larves.

La tolérance aux hautes températures des espèces varie peu avec la latitude contrairement à la tolérance aux basses températures (Addo-Bediako *et al.*, 2000; Sunday *et al.*, 2014; Oyen *et al.*, 2016; Kingsolver & Buckley, 2017). Chez la mouche tsé-tsé, *Glossina pallidipes*, une plus faible variabilité de la tolérance au chaud entre populations a été démontrée (variation d'environ $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ sur toute l'aire de distribution) comparée à celle de la tolérance au froid (variation de $9,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ sur toute l'aire) (Terblanche *et al.*, 2006). Des gradients de tolérance similaires sont connus dans de nombreux autres taxons et sont vraisemblablement classiques chez les espèces d'insectes présentes sous des climats variés (Kimura, 2004; Karl *et al.*, 2008; Vorhees *et al.*, 2013; Oyen *et al.*, 2016; Weldon *et al.*, 2018). La tolérance aux hautes températures peut néanmoins varier sensiblement à l'échelle interspécifique (Hoffmann *et al.*, 2002). Par exemple, chez les espèces africaines (*D. yakuba*, *D. iri*, et *D. fraburu*) la tolérance au chaud est supérieure à celle des deux espèces cosmopolites *Drosophila melanogaster* et *Drosophila simulans* (Cohet *et al.*, 1980).

En plus de ces variations latitudinale, altitudinale, inter- et intra- espèces, la tolérance thermique peut fluctuer, en fonction des saisons (entre générations chez les espèces multivoltines, mais également au cours de la vie des espèces longévives). Une étude réalisée sur 26 espèces de fourmis a démontré que les individus testés en fin d'été (septembre) présentent une meilleure tolérance aux hautes températures que les individus testés en mars et en décembre (Bujan *et al.*, 2020). Ceci suggère une plasticité de la tolérance au chaud due à l'acclimatation des individus aux températures moyennes mensuelles (Bujan *et al.*, 2020). Chez la mouche *Paractora dreuxi*, la tolérance thermique des adultes (de -2,7 à 30,2 °C) est moins large que celle des larves (de -5,1 à 35,5 °C) (Klok & Chown, 2001). Les auteurs émettent l'hypothèse que les larves n'ont pas la capacité de locomotion suffisante pour échapper à la contrainte.

Chez la processionnaire du pin, d'éventuelles variations inter-stades de la tolérance thermique pourraient exister. Une tolérance plus élevée aux hautes températures pour les stades estivaux (œufs, L1 et L2) et printaniers (L5) qui sont fréquemment exposés à la chaleur que pour les stades L3 et L4 traditionnellement présents au cœur de l'hiver est attendue.

Les objectifs de ce chapitre sont : 1) de développer un modèle biophysique du nid de la processionnaire du pin afin de caractériser le microclimat à l'intérieur de ce nid, et 2) de quantifier plus finement la tolérance à la chaleur des œufs et des larves. Cela nous permet ensuite de mettre en relation les microclimats de la ponte et du nid avec la tolérance thermique au chaud des différents stades. Dans le but de mieux appréhender la réponse au changement climatique de la processionnaire du pin, le modèle biophysique du nid développé dans l'étude a été utilisé pour simuler l'effet du réchauffement climatique sur la température interne du nid.

1. Mise en évidence du microclimat chaud et simulation de la température du nid

1.1 Approche utilisée

Afin d'estimer la température à l'intérieur du nid de soie tissé par les larves de processionnaire du pin, nous avons fait des mesures à la surface et à l'intérieur de nids naturels (nids avec nombre de larves déterminé a posteriori et nids vidés de leurs larves avant les mesures) et standardisés (tissés et habités par des colonies de 200 larves). Une partie des données a été utilisée dans l'étape de construction d'un modèle biophysique du nid tandis que la seconde a été utilisée dans l'étape de validation. À proximité des nids, des mesures de la température de l'air ambiant, du rayonnement global et de la vitesse du vent ont été réalisées. L'influence de la température de l'air et du rayonnement global sur les prédictions a été évaluée via une analyse de sensibilité. Les effets du réchauffement global sur la température du nid ont été évalués à partir de simulations de +2 et +5 °C par rapport à la température ambiante enregistrée sur la période des essais précédents.

1.2 Résultats

Cette étude met en évidence le microclimat chaud du nid et son hétérogénéité spatiale, avec des effets différentiels selon l'heure. Le jour, un gain de chaleur allant de 11,2 à 16,5 °C a pu être observé, tandis que la température interne du nid est similaire à celle de l'air au cours

de la nuit. Les colonies étant typiquement hors du nid ou partiellement hors du nid une partie de la nuit pour s'alimenter, la chaleur biogénique liée à l'accumulation des larves pendant la phase diurne pourrait contribuer à expliquer le contraste observé $T_{air}/T_{interne}$ pendant le jour, mais cet effet de l'accumulation des larves s'est avéré marginal lors de mesures dans des contenants plastiques en conditions expérimentales. De ce fait, il semblerait que les radiations solaires soient la principale source du différentiel thermique entre le nid et l'extérieur. La température de l'air ambiant apparaît quant à elle comme le paramètre qui influe le plus la température du nid, les deux évoluant de manière similaire au cours du temps.

Dans la suite, je présente l'article Poitou *et al.* paru en 2021 dans *Journal of Thermal Biology*.

Article 3 : Article scientifique publié dans *Journal of Thermal Biology* en 2021 et qui présente le modèle biophysique du nid.

When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth

Laura Poitou¹, Christelle Robinet¹, Jérôme Rousselet¹, Christelle Suppo², Mathieu Laparie¹, Sylvain Pincebourde²

When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth

Journal of Thermal Biology 98 (2021) 102947



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Thermal Biology

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/jtherbio>



When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth

Laura Poitou^a, Christelle Robinet^a, Christelle Suppo^b, Jérôme Rousselet^a, Mathieu Laparie^a, Sylvain Pincebourde^{b,*}

^a INRAE, URZF, 45075, Orléans, France

^b Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR 7261, CNRS - Université de Tours, 37200 Tours, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Microclimate
Pine processionary moth
Biophysical ecology
Heat gain
Nest
Thermal niche

ABSTRACT

Temperature strongly drives physiological and ecological processes in ectotherms. While many species rely on behavioural thermoregulation to avoid thermal extremes, others build structures (nests) that confer a shelter against climate variability and extremes. However, the microclimate inside nests remains unknown for most insects. We investigated the thermal environment inside the nest of a temperate winter-developing insect species, the pine processionary moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa*. Gregarious larvae collectively build a silken nest at the beginning of the cold season. We tested the hypothesis that it provides a warmer microenvironment to larvae. First, we monitored temperature inside different types of nests varying in the number of larvae inside. Overall, nest temperature was positively correlated to global radiation and air temperature. At noon, when global radiation was maximal, nest temperature exceeded air temperature by up to 11.2–16.5 °C depending on nest type. In addition, thermal gradients of amplitude from 6.85 to 15.5 °C were observed within nests, the upper part being the warmest. Second, we developed a biophysical model to predict temperature inside PPM nests based on heat transfer equations and to explain this important temperature excess. A simple model version accurately predicted experimental measurements, confirming that nest temperature is driven mainly by radiation load. Finally, the model showed that nest temperature increases at the same rate as air temperature change. We conclude that some pest insects already live in warm microclimates by building their own sheltering nest. This effect should be considered when studying the impact of climate change on phenology and distribution.

1. Introduction

Temperature is the most impactful environmental variable for organisms since it drives virtually all biochemical processes and physiological rates (Walther et al., 2002). Temperature influences ectotherms at all levels from their physiology (Chown and Nicolson, 2004) to their geographic distributions (Menéndez, 2007). The vast majority of studies attempting to relate temperature and ecological or physiological processes in ectotherms uses ambient air or atmospheric temperature, often taken at relatively coarse spatial scale, as a proxy of the temperature experienced by organisms in their microhabitat (Kearney and Porter, 2009; Potter et al., 2013). Small ectotherms like insects, however, live in thermal habitats that can deviate substantially from ambient air temperature and that can vary according to patterns that differ from environmental fluctuations (Pincebourde et al., 2016; Pincebourde and Woods, 2020). For example, tropical ants can be confined to

superheated plant surfaces in the canopy, thereby experiencing temperatures up to 25 °C above ambient air temperature (Kaspari et al., 2015). Temperate aphids or spider mites also experience temperatures up to 20 °C above ambient temperature at the surface of leaves exposed to solar radiation (Caillon et al., 2014; Saudreau et al., 2017; Cahon et al., 2018). Therefore, the temperature of the microclimate should be considered to better comprehend the global response of insects to environmental temperature variations. Yet, the microclimatic temperature to which most animals and plants are exposed remains to be quantified (Lembrechts et al., 2020; Pincebourde and Sallé, 2020; Pincebourde and Woods, 2020).

Some species build structures for diverse functions during part or all of their life cycle. These animal constructions can generate novel microclimates with specific temperature patterns that ameliorate their survival or fitness (concept of extended phenotype (Dawkins, 1982)). A well-known example is the large termite mound in Africa, which greatly

* Corresponding author.

E-mail address: sylvain.pincebourde@univ-tours.fr (S. Pincebourde).

<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.102947>

Received 20 January 2021; Received in revised form 22 March 2021; Accepted 31 March 2021

Available online 8 April 2021

0306-4565/© 2021 Elsevier Ltd. All rights reserved.

buffers the extreme environmental temperatures thereby improving survival in otherwise quite challenging thermal environments (Joseph et al., 2016). Many other insects build or induce more cryptic structures (Hansell, 2007) such as leaf mines, plant galls, or tunnels across the wood. Despite their small size, the microclimate temperature within these structures can deviate strongly from ambient air temperature (Pincebourde and Casas, 2016). For example, the temperature inside leaf mines can be up to $\sim 15^\circ\text{C}$ warmer than ambient air (Pincebourde and Casas, 2006, 2015). The nest of social insects including bees and wasps also generates particular thermal environments, mostly due to the ability of social insects to thermoregulate the atmosphere inside the nest (Hozumi et al., 2010; Stabentheiner et al., 2010). Finally, gregarious insects complete part of their larval development by building nests often made of silk produced by individuals. This is the case of some Lepidopteran species whose communal nests generate microclimate temperatures that can deviate by up to $2\text{--}5^\circ\text{C}$ from ambient air (Knapp and Casey, 1986; Ruf and Fiedler, 2000; Fitzgerald et al., 2012). In all those structures, heat is exchanged with the environment through i) conduction across the boundary layer of the structure, ii) convection in the ambient air, iii) absorption and emission of radiative energy, and iv) possibly also during evapotranspiration (Gates and Schmerl, 1980; Monteith and Reifsnyder, 2008). The relative rate of heat exchanged via those four processes depends on environmental properties like air temperature, wind speed and amount of solar radiation received, but also on the structure properties like its size, shape and color. For most insect structures, the convection is the main source of heat losses, whereas solar radiation constitutes the main heat source (May, 1979). Nevertheless, these mechanisms are rarely considered to characterize the microclimate of structures developed by insect pests.

Insect constructions not only generate novel microclimates but also sometimes provide insects with heterogeneous micro-environments inside which they can thermoregulate. Behavioural thermoregulation is an important process that allows insects to stabilize their body temperature or at least to buffer extremes (May, 1979; Woods et al., 2015). Both the architecture and the position within the structure are important components of this process. For example, the codling moth *Cydia pomonella*, develops within apple fruit (although this is not a structure built by the insect) and, under normal conditions, they select the warmer apple hemisphere, i.e. the one that receives solar radiation (Kührt et al., 2005). The fall webworm *Hyphantria cunea* constructs a colonial web which is heated by solar radiation, thereby generating a thermal gradient across the web (Rehnberg, 2002). Sometimes, the behavioural thermoregulation is combined with a form of intermittent endothermy (Heinrich, 1999). This process consists in the production of metabolic heat inside the structure that contributes to warming the nest. For example, the aggregation of social caterpillars of *Eriogaster lanestris* inside their nest results in a temperature increase of up to 3°C caused by metabolic heat-production (Ruf and Fiedler, 2000). This process is combined with the properties of the silken nest they build to generate a favourable microclimate for larval development (Ruf and Fiedler, 2002). To understand the effects of structure microclimate on body temperature and insect development, few researchers built biophysical models of heat exchanges. For example, the phenology of *Ips typographus* was simulated by integrating, into a development model, the bark temperature predictions derived from solar radiation as a model input (Baier et al., 2007). The thermal environment of the leaf miner *Phyllonorycter blancardella* was described mechanistically by using a biophysical model which revealed high heat excess inside so small structures (Pincebourde and Casas, 2006). This biophysical approach, however, is rarely applied to insect pests, despite its potential to quantify the temperature patterns actually experienced by these pests.

Our objective was to characterize the microclimate in the nest of an important Mediterranean forest pest, the winter pine processionary moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller). PPM defoliation influences the growth and vulnerability of its host plants (pine and cedar species) (Hódar et al., 2003; Carus, 2004; Parlak et al.,

2019). Most importantly, urticating setae produced by late instars larvae and blown in the air or accumulated in their habitats cause sanitary problems to humans and animals due to rashes or more intense allergic reactions (Moneo et al., 2015; Battisti et al., 2017). Because periods with risk exposure and environmentally friendly solutions to manage PPM populations are life-stage dependent, the knowledge about its phenological cycle has to be improved specifically the timing of target instars depending on temperature. Furthermore, the PPM has become a model to understand the ecological impacts of climate change because its spatial distribution has readily expanded in relation to the increase of winter temperature which facilitated larval feeding and survival (Battisti et al., 2005; IPCC, 2015). Information about the thermal environment of the PPM within its nest is crucial to better understand its past and future range expansion, and to improve predictions by identifying potential invaded areas. The larvae of this species are gregarious and make their development during the cold season in a silken nest, which they leave only for feeding. We tested the hypothesis that the silken nest generates a microclimate warmer than surrounding conditions. First, we measured directly the temperature at several locations inside the nest under contrasting environmental conditions to characterize the microclimate temperature patterns experienced by larvae. We surveyed both wild nests found *in natura* and nests built by larvae previously translocated into a pine nursery. The latter approach in a nursery allowed minimizing any variance associated with individual trees, their surroundings, or the position of the nests on trees. Moreover, translocating larvae onto those experimental trees allowed manipulating and standardizing larval colony size and nest weaving effort. We expected a significant thermal heterogeneity inside the nest due to its architecture (see below). Second, we developed a biophysical model to predict the temperature inside typical PPM nests. This model should improve our understanding of the actual thermal experience of larvae as well as the mechanisms responsible for the variations of nest temperature. It is a critical step towards a toolbox for realistically predicting PPM larval development rates, phenology, spread, and for forecasting sanitary risks to humans, animals and trees.

2. Materials & methods

2.1. Study species

The PPM is a univoltine species native to Southern Europe and North Africa where it occurs on evergreen trees (pines and cedars) from Mediterranean lowlands with hot summers and mild winters to mountainous areas with mild summers and cold winters. Adult emergence generally occurs during summer and larval development from summer, to next spring, both depending on weather and bioclimatic region (Battisti et al., 2015). Larvae are gregarious and go through five stages before pupation. PPM fecundity increases with latitude suggesting that larger colony size could confer an advantage for nest building at higher latitudes (Pimentel et al., 2010). Moreover, colonies are often composed of siblings issued from one egg mass. An egg mass is composed of 70–300 eggs (Huchon and Demolin, 1970) with an average of 200 eggs (Martin, 2005). However, a given colony can merge with other colonies feeding on the same tree, especially at high population densities when the encounter rate increases. First instar larvae feed on needles near the egg mass where they build successive temporary nests, usually until temperatures start to decrease in fall. At this point, colonies often settle in higher branches well exposed to sunshine, where they build a durable and structured winter nest thanks to an increasing weaving effort at the third and fourth instars. Throughout their development, these larvae keep weaving silk to maintain, thicken or expand the winter nest. They stay in during the day and get out during the night to feed on needles when conditions are favourable (Huchon and Demolin, 1970; Battisti et al., 2005). At the end of larval development, they permanently leave the nest and crawl down the tree to seek a suitable pupation site in the ground, in so-called processions.

The PPM winter nest is a silk network with two superimposed layers. During winter, larvae continuously maintain the structural integrity of the nest. The density of the spinning increases from the external to the internal layers (Huchon and Demolin, 1970; Martin, 2005). Local climates may affect silk production: nests tend to be thicker towards northern regions and higher altitudes (Abgrall, 2001). The nest architecture creates a heterogeneous environment inside which larvae can thermoregulate behaviourally (Breuer and Devkota, 1990). Previous studies showed that temperature in the PPM nest can be higher than the environmental temperature during the day (Breuer et al., 1989; Breuer and Devkota, 1990; Martin, 2005), but these studies did not provide mechanistic understanding of this temperature excess, and more detailed field measurements are needed. The hypothesis about the potential sources of this heat gain include the factors related to exposure to solar radiation (i.e., time of the day, nest localisation in tree and its orientation according to solar radiation) (Breuer and Devkota, 1990; Joos et al., 1988; Ruf and Fiedler, 2000). PPM nests are usually at the end of the main branches or at the top of the trees where they are exposed to intense solar radiation, especially at noon. Since larvae keep the same nest throughout winter, high quantities of excreta can accumulate in the lower part, but biogenic production of heat by bacteria therein was suggested to have less influence on internal nest temperature than solar radiation (Breuer and Devkota, 1990).

2.2. Field sites, nest selection and nest translocation

We measured the temperatures inside PPM nests in the Southern Paris Basin (France) under two conditions differing in the level of control of environmental variables that may influence the nest temperature. First, we surveyed four inhabited PPM nests selected randomly in the field in a private property at Mézières-Lez-Cléry (47.787255 N, 1.826399 E). These nests were equipped with temperature sensors (see below) but otherwise left untouched. The number of larvae inside these nests was retrospectively estimated using collar traps (Ecopiège®) to catch fifth instar larvae when they left the pine for pupation in the spring following measurements. This approach may under-estimate the number of individuals in a nest during measurements because the mortality before larvae migrated to pupate remains unknown. The number of larvae captured in collar traps ranged from 20 to 100 larvae (mean 44 larvae among the four nests). Second, we experimented on colonies collected in the field and translocated to the tree nursery of INRAE Centre Val de Loire at Orléans, France (47.832226 N, 1.911060 E). The tree nursery is in an open field zone, at the edge of a forested area, in a semi-urban area (Fig. S1). For this purpose, natural nests were collected (October 3rd, 2018) at Chaon, France (47.595665 N, 2.138123 E) on black pines and translocated (October 4th, 2018) in the experimental black pine nursery. Eight days later, each nest was collected to count larvae and create eight colonies of 200 caterpillars each from the overall pool of caterpillars (they were at the third and fourth larval stages). Each colony was then placed in a ventilated plastic box with fresh branches of black pine, and transferred to a climatic chamber at 12 °C to promote silk weaving and the construction of a new slack nest. Ten days later (October 14th, 2019), the new nests were attached to distinct black pines at breast height (lower branches) in the tree nursery (each tree was about 6 m high and 10 years). As expected, the colonies moved during the following days and built thicker winter nests at the top of the trees (N = 8 trees). These winter nests were then equipped with temperature sensors (N = 8 nests). This manipulation allowed standardizing the number of larvae inside each nest, the number of larvae contributing to the construction, and to control partially for the position of the nest inside trees (at the top of the canopy). Both experiments were conducted on black pines, *Pinus nigra*, which is among the most preferred host plant of the PPM distribution area.

Larvae may influence the temperature inside the nest by producing metabolic heat collectively (as observed on other tent caterpillar species; Ruf and Fiedler, 2000). Therefore, in the tree nursery, we also deployed

empty nests (but already 'mature', i.e. with dense silk layers) to be used as controls for the effect of larval presence. To remove larvae from natural nests without altering its structure, we put nests in plastic boxes and placed them in a climatic chamber at 30 °C for one week. Larvae left the nests naturally and the resulting empty nests were then translocated in the tree nursery, and equipped with temperature sensors (N = 3 nests) from February 1st to March 20th, 2019.

2.3. Temperature measurements

We determined the temperature inside the PPM nests and calculated the difference between this temperature and air temperature, i.e. the nest temperature excess ($T_{\text{excess}} = \text{Nest temperature } (T_n) - \text{Air temperature } (T_a)$), in each nest at the two sites. In November 2018, five thermocouples (Copper-Constantan, type T, 0.2 mm in diameter, TCSA, Dardilly, France) were installed in each nest. Three thermocouples were positioned at different locations inside the nest (top, middle and lower parts, respectively) and two others were fixed in the external layer of silk, at the surface, on northern and southern sides of the nest. The fifth thermocouple was deployed on the same branch as the nest to measure air temperature in the shade near the nest. The thermocouples (5 m length) were connected to two weather stations (CR1000, Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) equipped with a multiplexer (AM25T, Campbell Scientific Ltd) allowing to connect up to 25 thermocouples each. The temperature sensors were set to record temperatures every 5 min over winter, between November 2018 and May 2019. To record the timing of larval processions, a collar trap (Ecopiège®) was installed on each tree trunk to intercept larvae on their way down for pupation (see Colacci et al., 2018 for more details on this method). These collar traps were checked every two weeks between February 2019 and May 2019. In addition, global radiation (W.m^{-2}) and wind velocity (m.s^{-1}) were recorded throughout the experiments from a weather station located less than 500 m away from the INRAE tree nursery.

2.4. Metabolic heat estimation

The production of metabolic heat by PPM larvae was estimated indirectly by measuring temperature in small containers containing a given number of caterpillars depending on ambient temperature and larval density. This method allowed estimating the influence of larval presence on air temperature inside a small volume, especially under cold conditions. Larvae were collected in the Orléans surrounding and randomly placed in 150 mL plastic containers to test two ambient temperatures (5 and 25 °C) and six larval densities (0, 1, 5, 25, 50 and 100 larvae) under controlled conditions. All containers were closed. A datalogger (Tidbit V2, HOBO) programmed to sample temperature every minute for 1 h was placed at the bottom of each container, in contact with the larvae.

2.5. Biophysical modelling

We developed a simple biophysical model to predict the PPM nest temperature from environmental variables and nest properties (Table 1). Assuming that nest temperature is determined by heat transfer between the nest and its surrounding (all the equations were derived from Gates and Schmerl, 1980), the energetic balance can be described by:

$$R_{\text{abs}} + (C + G) + IR + \lambda E + M = 0 \quad (1)$$

Here, R_{abs} is the amount of radiation absorbed by the surface of the nest (W.m^{-2}); C and G are heat transfers by convection and conduction, respectively (W.m^{-2}); IR is the radiation emitted by the nest surface (W.m^{-2}); λE is the transfer by evaporation or condensation of humidity (W.m^{-2}); M is the metabolic heat (W.m^{-2}). Those fluxes can be positive or negative depending on the direction of the heat transfer (gained or lost by the nest, respectively) (Fig. 1). In the model, evaporation was

Table 1
List of the parameters involved in the biophysical model.

Parameters	Symbol in equations	Values (units)	Sources
Nest emissivity	ϵ_n	0.5	Field measurement
Atmosphere emissivity	ϵ_a	0.77	Campbell and Norman (1998)
Nest characteristic dimension	D	0.06 m	Field measurement
VIS nest absorbance	a^{VIS}	0.60	Balcýtis et al. (2017)
NIR nest absorbance	a^{NIR}	0.25	Balcýtis et al. (2017)
Global radiation	R_{ad}	20–577.78 W m ⁻²	Field measurement
Air temperature	T_a	–2.45 to 31.74 °C	Field measurement
Wind velocity	u	0–6 m s ⁻¹	Field measurement
Nest temperature	T_n	–6.5 to 44.5 °C	Field measurement
Stefan-Boltzmann radiation constant	σ	5.673 10 ⁻⁸ W m ⁻² K ⁴	Campbell and Norman (1998)
Specific heat of the air	C_p	29.3 J mol ⁻¹ °C ⁻¹	Campbell and Norman (1998)

neglected because insect water reserves are too small to compensate overheating by evaporation (May, 1979), and we considered the nest as a dry structure. The production of metabolic heat was low in our experiment (see results), and therefore this production was neglected in our model ($M = 0$). Below, we provide the details for each term of equation (1).

The nest emits long wave infrared radiation according to the Stefan-Boltzmann law:

$$IR = \epsilon_n \sigma T_n^4 \quad (2)$$

where ϵ_n is the emissivity of the nest's surface, σ the Stefan-Boltzmann radiation constant ($\sigma = 5.673 \cdot 10^{-8} \text{ W.m}^{-2} \cdot \text{K}^4$), and T_n the absolute temperature of the nest. The nest emissivity was estimated using an infrared camera (FLIR Systems B335; Wilsonville, OR) and a thermocouple (copper-constantan type T) at the same time. A piece of silk was placed on a metallic plate heated by a bowl of hot water. The thermocouple was applied against the silk layer. The emissivity value was adjusted in the settings of the camera until the temperature recorded by the camera reached the value recorded by the thermocouple. The silk emissivity (0.5) was found when the two temperatures were equal.

The PPM nest absorbs direct, reflected and scattered solar radiation plus long wave infrared radiation from the atmosphere, the vegetation and the ground. The nest absorbs in the visible and near infrared as follows:

$$R_{abs} = a^{VIS} 0.48 R_{ad} + a^{NIR} 0.52 R_{ad} + \epsilon_a \sigma T_a^4 \quad (3)$$

where R_{ad} is the global radiation (W.m^{-2}); corresponds to the emissivity of the atmosphere, and T_a is the absolute air temperature. a^{VIS} and a^{NIR} represent the nest absorbance in the visible (0.60) and near infrared (0.25), respectively, that we estimated from absorbance measurements made on the natural silk fibers of insects like *Bombyx mori* (Balcýtis et al., 2017). We hereby assume that all the elements in the environment of the nest have the same temperature than ambient air.

The heat transfer from the nest to atmosphere by conduction and convection is:

$$C + G = C_p g_h (T_a - T_n) \quad (4)$$

C_p is the specific heat of the air ($C_p = 29.3 \text{ J mol}^{-1} \cdot \text{C}^{-1}$), g_h is the nest boundary layer conductance, calculated as follows:

$$g_h = 0.135 \sqrt{\frac{\mu}{d}} \quad (5)$$

which depends on wind velocity μ and on nest characteristic dimension d . The factor 0.135 is obtained after integrating the values of air viscosity, air density and air diffusivity (Campbell and Norman, 1998). The PPM nest can be assimilated to an ellipsoid, giving for the characteristic dimension:

$$d = 0.7 L \quad (6)$$

where L is the higher axis of the ellipsoid. In this model, the thermal inertia of the nest was considered negligible, allowing us to provide a simple version that considers the nest as a surface element (but see discussion for potential limitations).

2.6. Model simulations and validation

This model was coded in the R language (R Core Team 2018) and is provided in the supplemental material S1. Temperature inside the nest was simulated based on air temperature and global radiation recorded from November 2018 to May 2019. Then, the deviation between simulated and observed nest temperatures was calculated based on the Mean Absolute Error (MAE), as a measure of accuracy of the biophysical model.

The influence of air temperature and global radiation was quantified by running a simple sensitivity analysis of the model. To evaluate the effect of air temperature, the nest temperature predicted by the model was calculated for constant air temperatures 5, 10, 15, 20, 25 and 30 °C with a fixed global radiation at either high level (750 W m⁻²) or low level (158.3 W m⁻²). To assess global radiation effect, the nest temperature was predicted using constant global radiation at 125, 250, 375,

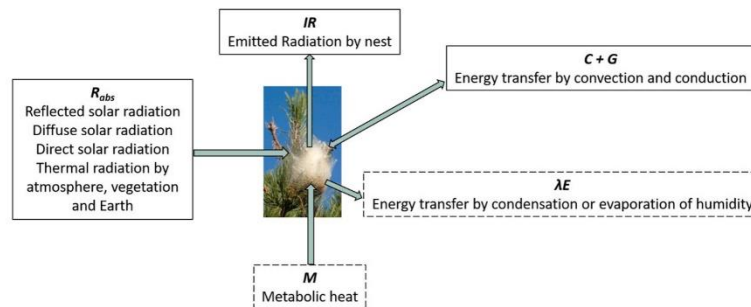


Fig. 1. Schematic representation of heat fluxes involved in the energetic budget of a PPM nest. Arrows: direction of heat fluxes. Dashed boxes: fluxes that were neglected in our model.

500, 625 and 750 W m⁻² and setting air temperature to either 0 or 25 °C. These radiation levels reflect common values in our geographical area (Pincebourde and Casas 2006).

Finally, we assessed the effect of climate warming on nest temperature to test if the amplitude of nest warming corresponds to the amplitude of climate warming. We ran the biophysical model by adding 2 and then 5 °C to the air temperature pattern recorded with the weather station at our study site (Orléans) during the experiment. The other parameters and variables were not changed.

2.7. Statistical analyses

A non-parametric test of Mann-Kendall was used to analyse the difference between air and nest temperatures, and the positive correlation between global radiation and nest temperature. To test the effects of caterpillars' presence inside the nest (i.e., empty versus occupied nest), the thermocouple position (i.e., within nest thermal heterogeneity), and the interaction between those two factors, we used a repeated measure ANOVA with the nest temperature excess as response variable. A non-parametric test of Kruskal-Wallis was used to analyse the effect of thermocouple position on the recorded nest temperature. We quantified the accuracy of the biophysical model by calculating the Mean Absolute Error (MAE) with the *mae* function of the R package *Metrics*. R 3.5.1 was used for statistical analyses (R Core Team 2018).

3. Results

3.1. Observed deviations between air and nest temperatures

In all nests (whether they are occupied by larvae or empty), temperature varied greatly according to the time of the day (Fig. 2a and c). Globally, regardless of the thermocouple position, nest temperature exceeded air temperature at noon but was very similar and sometimes lower than air temperature during night (Fig. 2b and d). For wild nests, maximal air temperature and maximal nest temperature (considering all nests and thermocouple positions) were 31.74 °C and 44.5 °C, respectively (Fig. 2a). For translocated nests, maximal temperatures were marginally higher, at 32.25 °C for air and 44.98 °C for nests (Fig. 2c). The nest temperature was positively correlated to the air temperature (Mann-Kendall *p*-value < 0.001, *Rho* = 0.67 for wild nests and *p*-value < 0.001, *Rho* = 0.76 for translocated nest). As expected, the nest temperature was positively correlated to global radiation (Mann-Kendall *p*-value < 0.001, *Rho* = 0.31 for wild nests and *p*-value < 0.001, *Rho* = 0.19 for translocated nests).

Temperature was not homogeneous inside nests, neither for wild nor

translocated nests (Fig. 2b and d). The temperature gradient inside nests, as inferred according to the position of thermocouples, was significant (RM ANOVA *p*-value < 0.001). For all wild nests, temperature was higher in the upper part of the nest (mean daily maximal *Texcess* = 17.12 °C) than in the middle (11.03 °C) and in the lower part (6.39 °C) (Kruskal-Wallis *p*-value < 0.01) (Fig. 2b). A similar pattern was observed in translocated nests (17.53, 15.48 and 15.30 °C for upper, middle and lower parts, respectively; Fig. 2d), although the spatial gradient was less marked. Empty nests also displayed a significant internal temperature heterogeneity (Fig. S2). On average and globally (all thermocouples considered), the maximal *Texcess* was higher in translocated nests than in wild and empty nests (16.47, 11.23, and 14.75 °C, respectively; overall mean of 16 °C). The internal temperature (averaged from all thermocouples) significantly differed between nest types (translocated, wild, empty; Kruskal-Wallis, *p*-value < 0.001). Air temperature recorded at the two sites (i.e. the site with translocated nests and the one with wild nests) was similar (Mann-Kendall *p*-value < 0.001, *Rho* = 0.66, average of 9.28 °C and 11.26 °C respectively) and therefore does not explain the temperature difference among nest types.

3.2. Estimating heat production by larvae

Heat production by larvae was found to be relatively negligible at all colony densities and ambient temperatures tested. Overall, the mean thermal difference between containers with larvae and empty containers (i.e., temperature in occupied containers minus temperature in empty containers) was very low (−0.02 °C), ranging from −1.57 °C (container with density 50 larvae in the warm treatment was 1.57 °C colder than the control) to 0.99 °C (density 100 larvae in the cold treatment, almost 1 °C warmer than the control). These deviations were small and the sign of the difference was relatively erratic among the density treatments, potentially due to the lack of control of the contact point between the logger and the caterpillar(s) or of the humidity within the containers. Therefore, larval presence barely influenced the temperature within small volumes. These deviations (between 1 and 2 °C) were deemed negligible compared to the amplitude of the nest temperature excess (see Fig. 2).

3.3. Model validation

The nest temperature predicted by the model was positively correlated with the nest temperature recorded in the field (Pearson's *r* > 0.9, *p*-value < 0.001) (Figs. 3 and 4). Our model does not predict temperature inside distinct nest parts with the same accuracy. The MAE were 4.31, 4.86, 5.25, 5.20 and 5.00 °C for the lower part, middle part,

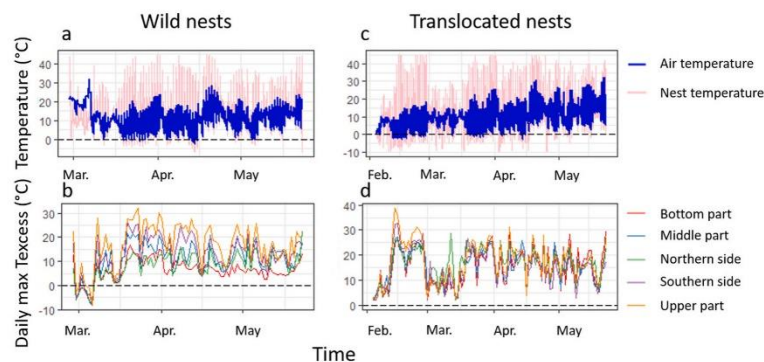


Fig. 2. Air and nest temperatures when considering all thermocouple positions (°C) recorded in wild (a) and translocated nests (c). Daily maximal *Texcess* (°C) for each thermocouple position in wild (b) and translocated (d) nests.

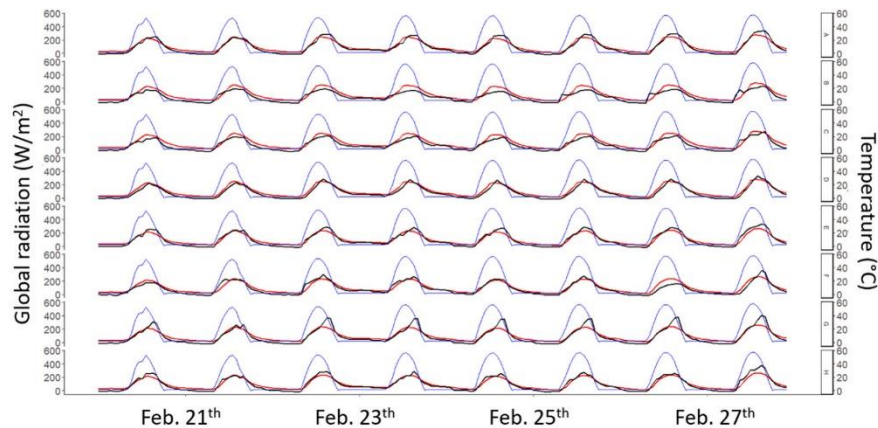


Fig. 3. Temperature predicted inside nests by the biophysical model (red) and temperature recorded at the lower part of these nests (black) for a one-week period with clear sky (cloudless). Blue: Global Radiation (W m^{-2}). Letters: Nest IDs.

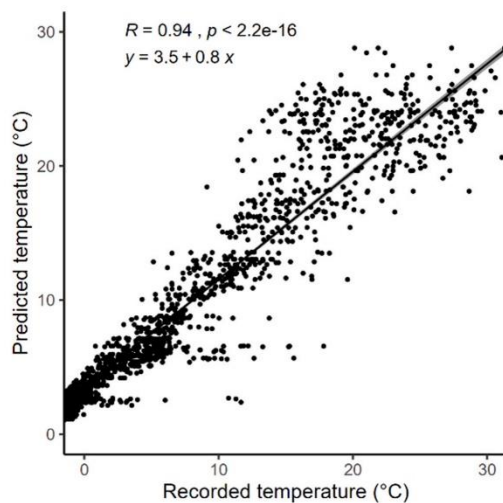


Fig. 4. Performance of the biophysical model when combining all nest types. Pearson's correlation between predicted nest temperature and recorded temperature at the lower part of the nest, for the week from February 20th to February 28th.

northern surface, upper part, and southern surface, respectively. Overall, the error of the model can be both positive (over-estimate) and negative (under-estimate), although there is a tendency to overestimate the nest temperature more often (Fig. 4).

3.4. Role of air temperature and global radiation: sensitivity analysis

Air temperature was the most influential variable on nest temperature predicted by the model. When air temperature increased from 5 to 30 °C, the nest temperature estimated by the model increased linearly from 16.2 to 42 °C at high global radiation of 750 W m^{-2} , and from 9.38 to 35.31 °C for a low global radiation level of 158.3 W m^{-2} (Fig. S3,

slope = 1.03 for both radiation levels). By contrast, when air temperature was fixed at 25 °C and the global radiation increased from 125 to 750 W m^{-2} , the predicted nest temperature increased linearly but more slowly from 29.73 to 36.82 °C (from 3.88 to 11.07 °C when air temperature was fixed at 0 °C) (Fig. S4, slope = 0.01 for both air temperatures).

3.5. Simulation of warming

The model was used to predict the nest temperature response to an increase in air temperature. With an increase of air temperature by 2 °C ($T_{\text{air}} + 2^\circ\text{C}$) and 5 °C ($T_{\text{air}} + 5^\circ\text{C}$) in the natural air temperature trace measured at our study site (T_{air}) from February 20th to February 28th, the mean temperature of the lower part predicted by the model was respectively 12.31 °C and 15.42 °C (Fig. 5a) for the period. The nest temperature excess during an increase of air temperature by 2 °C and 5 °C (4.47 and 4.57 °C, respectively) was similar to the actual temperature excess recording for the same period (4.40 °C) (Fig. 5b).

4. Discussion

Ectotherms live in microhabitats that often provide particular thermal environments (Willmer, 1982). The thermal heterogeneity at very fine spatial scale can be exploited by arthropods to increase their survival and fitness (e.g., Pike et al., 2012; Caillon et al., 2014). We quantified the microclimatic temperature of the winter nest of the PPM, an increasing forest and human health concern in the context of global changes. We show that during winter, temperature within the nest can be much higher than ambient air temperature, by 16 °C on average, when exposed to intense solar radiation on a cloudless day. Therefore, the winter nest may provide benefits in terms of development by exposing larvae to higher temperatures during the cold season that generally slows down development rates of insects (Sinclair et al., 2016), and by decreasing the frequency of experienced temperatures below developmental or feeding thresholds (Battisti et al., 2005; Robinet et al., 2007). Nevertheless, our results indicate that the hot nest of the PPM cannot help the caterpillars to overcome the cold challenge imposed by winter during night time, which is the daily period with lowest temperatures, for two reasons: metabolic heat production may be insignificant and the nest warms up only when exposed to radiation (combined with a low thermal inertia). In areas where the climate is not close to the limits of the species, the net advantage or disadvantage of living in a

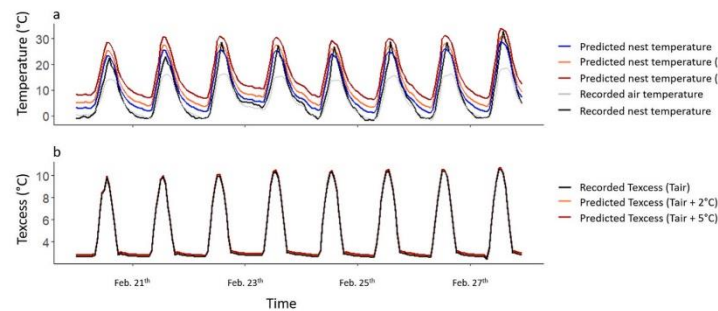


Fig. 5. Model simulations for temperature in the lower part of the nest during one week of the experiment (a). Predicted nest temperature excess based on actual air temperature recordings (T_{air}) for the same period and for air temperature + 2 °C and +5 °C (b).

warm nest during winter remains to be determined as it is unknown if the resulting phenological changes would be beneficial, maladaptive, or buffered in this univoltine species.

The temperature inside the silken nest differs from air temperature, thereby confirming a previous study in Mont Ventoux (Southeast of France) during which the temperature excess reached 21 °C in four nests taken in the wild (Martin, 2005). Breuer et al. (1989) measured temperature inside 28 nests in Greece according to their volume and thickness. The highest temperature excess was obtained at noon and was >15 °C (Breuer et al., 1989). This phenomenon is also observed in other lepidopteran species like in the small egg, *Eriogaster lanestris* (Ruf and Fiedler, 2000). Larvae inside the nest experience conditions warmer than surrounding temperature, mostly due to the production of collective metabolic heat in this particular case (Ruf and Fiedler, 2000). Indeed, the nests of the PPM and other tent caterpillars like *E. lanestris* differ in their main function. The nest of *E. lanestris* is made of silk that reflects incoming radiation so that the nest does not absorb much radiative energy, and the metabolic heat produced by larvae (Ruf and Fiedler, 2002) mainly adjusts the temperature excess inside the nest. By contrast, we showed that temperature in the PPM nest depends mostly on global radiation received. We found little support for the production of metabolic heat by larvae. This difference can be explained by the activity rhythms and the season: during summer, *E. lanestris* are active and exit the nest during the day, and they rely on metabolic heat during the night to keep it warm (Ruf and Fiedler, 2002). By contrast, the PPM remains in the winter nest during the day, even when temperatures inside the nest reach >40 °C (Breuer et al., 1989), and leaves it to feed during nighttime. This indicates that nest temperature may induce thermal stress during the winter due to elevated nest temperatures (e.g. we measured nest temperatures up to 40 °C), but the thermal biology of this species remained poorly documented. We report nest temperature excess of >10 °C relative to ambient air during day-time. Interestingly, this temperature excess is similar to that of a much smaller insect structure, such as leaf mines which also partly rely on incoming solar radiation that warms up the structure (Pincebourde and Casas, 2006). This temperature excess has profound influence on the development rate and survival of these leaf miners (Pincebourde et al., 2007). This demonstrates that the microclimate created by the nest during winter has to be considered to understand PPM larval development. PPM feeding activity was shown to occur if a daytime nest temperature exceeds 9 °C and air temperature exceeds 0 °C during the following night (Battisti et al., 2005). We hypothesize that the exposure to warmth during day-time in the winter nest optimizes assimilation rates, allocation of nutrients to somatic growth, and therefore overall growth rate.

Nest temperature is higher than ambient air, especially around noon when the global radiation is maximal. In dense forest stands, nest number is known to be much higher at south-orientated stand edges (Samalens and Rossi, 2011; Jactel et al., 2015). Moreover, a study on the

position of the PPM winter nest in a tree demonstrated that PPM larvae prefer building the nest at the top of trees where exposure to solar radiation is high (Breuer et al., 1989). As in this study, we found a positive correlation between the PPM nest temperature and the global radiation. In the eastern tent caterpillar (*Malacosoma americanum*), one of the mechanisms involved in the heat gain is also related to absorption of global radiation (solar radiation and radiation emitted by the nest) (Fitzgerald et al., 2012). Again, this absorption of incident global radiation is probably even more important for the PPM, whose larval development is slowed down by winter conditions. The silk of the PPM nest seems to absorb solar radiation. However, the properties of the silk nest to absorb visible and near infrared radiation remain to be detailed.

On average, the translocated nests reached higher temperatures than the wild nests. The greater mean of daily maximal temperature excess recorded in translocated nests may be due to their position in the trees. During the experiment, translocated nests with caterpillars were all at the top of the trees, whereas empty and wild nests were slightly lower in the canopy. Furthermore, empty nests were slightly warmer than wild nests, which refuted our hypothesis that larval metabolic heat could be involved in the heat excess of the nest. It is possible that empty nests were less exposed to wind than wild nests because they were in the middle of a pine nursery whereas wild nest were located at the periphery of the forest stand. The wind speed is known to influence the loss of heat by convection (Breuer et al., 1989; Joos et al., 1988; Ronnäs et al., 2010). The number of caterpillars within the nest can affect nest temperature (Joos et al., 1988; Ruf and Fiedler, 2002). Indeed, we found that the temperature excess in wild nests (20–100 individuals) was lower than in the translocated nests (200 individuals). The net increase in nest temperature during the day under solar radiation may be an alternative to heat up the nest without losing energy to produce metabolic heat.

Our model underestimated nest temperature for some of the nests we followed, indicating a potential effect of metabolic heat. However, we did not detect metabolic heat production from our temperature measurement in the nursery when comparing empty and occupied nests. Collective metabolic heat may exist in the PPM but its impact on the nest temperature is certainly buffered by the other components of the heat budget. Supportingly, a previous study indirectly inferred that the presence of larvae in the nest influences internal temperature by less than 1.5 °C (Breuer and Devkota, 1990), a different order of magnitude compared to the influence we found for other factors. Our model overestimated nest temperature for other nests we followed. This tendency could suggest an effect of evaporation, since our model simulated a dry nest. However, evaporation was shown to have a minimal influence compared to global radiation and convection (Breuer et al., 1989). Other factors like the thickness of the silk can influence the temperature pattern (Breuer et al., 1989; Fitzgerald et al., 2012). Thickness changes over winter as the larvae continuously develop the nest – a dynamics

that is not included into the biophysical model. In addition, the accumulation of faeces at the bottom of the nest may play a role in the nest temperature increase by capturing some of the incoming radiation and/or by favouring bacterial development and the production of heat (Battisti et al., 2005). Finally, winter precipitations may also interact on the nest heat budget by adding water to the structure, thereby permitting evapotranspiration following rain events, but this effect was never tested. Thus, to improve the predictions of nest temperature by the biophysical model, the effect of those factors should be considered. Our model should be seen as a simulator of an average and static nest, but nest properties are quite variable in the field and they may be adjusted in the field according to season and weather conditions.

A significant thermal gradient was found in the PPM nest, generally from the bottom to the top. Deviations of $>15^{\circ}\text{C}$ were often recorded among the different locations inside the same nest. This gradient can be explained by the major impact of solar radiation at the top of the nest and by the position of caterpillars (generally in the upper part of the nest) (Joos et al., 1988; Ruf and Fiedler, 2000). We found that translocated nests were less thermally heterogeneous than wild nests, probably because they were more exposed to direct solar radiation, thereby homogenizing somehow the temperature at the scale of the nest and they contained more larvae to maintain nest structure thereby limiting heat loss. Therefore, the caterpillars can potentially move across the nest to thermoregulate behaviourally, but we currently lack evidence of such behaviour at the scale of the nest. Behavioural thermoregulation across very fine spatial scales was demonstrated for spider mites moving across single leaf surfaces that display thermal range of up to 10°C (Caillon et al., 2014). A similar process was found for flat rock spiders in challenging environments in Australia, with the female and its offspring using a gradient of 15°C across only few centimeters (Pike et al., 2012). In other tent caterpillars, the larvae were observed to leave their nest and use the temperature heterogeneity of the silk surface to regulate their body temperature (Ruf and Fiedler, 2002). Some observations were made indicating that PPM larvae exit the nest during hot days, but more detailed observations of caterpillar behaviour are needed to test this hypothesis. We propose that the PPM larvae could benefit from this nest thermal heterogeneity by moving up (warmer spots) during cold periods and down (cooler spots) during heat wave events.

5. Conclusion

Environmental warming is expected to influence the PPM nest microclimate. Our simple approach using the biophysical model allows inferring that the amplitude of warming inside the nest will likely follow the amplitude of warming in the atmosphere, assuming that global radiation and the nest properties remain unchanged. This result contrasts with other studies reporting that the microhabitat of some species (e.g., leaf miners, mussels on rocky shores) allow them to buffer partially the amplitude of warming in the air – i.e., the temperature excess in the structure diminishes slightly with air temperature increasing (Pincebourde and Casas 2006; Gilman et al., 2006). This buffering is often linked to the evapotranspiration process, which was considered to be negligible in the PPM biophysical model, although we cannot exclude that evaporation can occur after precipitation events and also due to the presence of needles in the nest. Environmental warming will therefore be transferred into the PPM winter nest. The thermal tolerance thresholds of PPM caterpillars are not known, but given that they inhabit the permanent nest during the cold season, we propose that the microclimate warming will benefit to larval development rate and alleviate to some extent the cold stress constraint, especially near elevational and north range fronts. Many insect pest species build structures or develop inside particular microhabitats such as plant tissues (fruits, wood, and leaf tissues). The PPM nest creates a novel thermal niche, by producing a warm microclimate that could promote larval development during unusually cold years and facilitate survival in otherwise too challenging areas near the northern or altitude fronts of this range-expanding

species.

Our results can help to generalize on the functions of silk nests in gregarious Lepidopteran species. Most species of the Thaumetopoeinae subfamily build more or less structured nests (Battisti et al., 2017) despite varied phenologies and climates, and other species within the *Thaumetopoea* genus weave silken nests during the cold season, such as *Thaumetopoea wilkinsoni* (Roques, 2015). The potential functions of the nest range include protection against natural enemies and/or dislodgment and promoting the maintenance of gregarious behaviours which may be important in the ecology of the species (de Boer and Harvey, 2020), such as feeding activity or dispersal. In the PPM, several observations suggest that the microclimatic function of the winter nest can be plastic. First, silk density and PPM nest thickness tend to decrease from harsh bioclimatic regions (North, more continental) to less stringent bioclimatic regions (South, oceanic), despite higher enemy pressures in historic compared to neocolonized regions (Démolin, 1965; Martin, 2005; Georgiev et al., 2020). Second, in a unique Portuguese population of *T. pityocampa* known for its atypical summer development, larvae were found to invest less energy in silk production than larvae from surrounding typical winter populations, resulting in loose and unstitched nests (Démolin, 1965; Santos et al., 2007). Loose silk nests are also observed in other closely related species completing their larval development between spring and summer, such as *Thaumetopoea ispar-tensis*. Other species with larval development in spring do not build any silken nest, like *Thaumetopoea pinivora*. To avoid overheating, these spring larvae shuttle around the tree trunk between shade and sunny places (Roques, 2015). Although a correlation between climate and tendency to build a silk nest remains to be explored, we propose that the hot microclimate is a fundamental nest function in species with winter larval development to enhance development and survival. By contrast, other functions such as protection against parasitoids and some predators may be more likely for species with spring and summer larval development. Additional thermal ecology studies are needed to test this hypothesis.

As PPM nests can shelter other arthropod species, this novel thermal niche may also play a role for some of them (concept of ecosystem engineers), especially for some non-web-building spiders (Branco et al., 2008). A similar thermal mechanism may hold for all insects developing within fruits like *Drosophila suzukii* or the codling moth. The temperature within fruits can be higher than ambient air (Saudreau et al., 2009) and some pests on apple exploit this thermal heterogeneity. Nevertheless, insect pest management programs only rarely consider the thermal environment actually experienced by those insects in the field. Identifying the microclimatic temperature that insect pests actually experience would help resolving the influence of atmospheric temperature changes on their development rate, their phenology, and ultimately on their demography and distribution with climate change.

Authors' contributions

Conceptualization and experimental design: LP, ML, SP, CR, JR, CS. Sampling, experiments and monitoring: LP, SP. Data and statistical analyses: LP, SP. Original draft writing and preparation: LP, SP. Review and final editing: LP, ML, SP, CR, JR, CS. All authors have read and agreed to the final version of the manuscript.

Declaration of competing interest

The authors declare no conflicts of interest.

Acknowledgements

We greatly acknowledge Walter Lapertot for the authorization to use his pine plot and Patrick Pineau for his technical assistance. We thank Météo-France and the AgroClim unit from INRAE for providing hourly global radiation and wind speed data. The study was made possible

thanks to the financial support from the Centre Val de Loire Region (L. P.'s PhD grant), and the French National Research Agency in the frame of the project called PHENEC.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.102947>.

Funding

Centre Val de Loire Region for thesis funding and ANR PHENEC [grant number19-CE32-0007-04].

Availability of data and material

The datasets collected and used to build the biophysical model of the nest are available from the corresponding author on request.

Code availability

In supplemental materials.

References

- Abgrall, J.F., 2001. Le réseau surveillance processionnaire du pin en France 1969-1989 : Conception, historique, résultats. IRSTEA, p. 400.
- Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., 2007. PHENIPS—a comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For. Ecol. Manag.* 249, 171–186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.020>.
- Balçytis, A., Ryu, M., Wang, Xuewen, Novelli, F., Seniutinas, G., Du, S., Wang, X., Li, J., Davis, J., Appadoo, D., Morikawa, J., Juodkizis, S., 2017. Silk: optical properties over 12.6 octaves THz-IR-visible-UV range. *Materials* 10, 356. <https://doi.org/10.3390/ma10040356>.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., Larsson, S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.* 15, 2084–2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>.
- Battisti, A., Avci, M., Avtzi, D.N., Jamaa, M.L.B., Berardi, L., Berretima, W., Branco, M., Chakali, G., El Alaoui El Fels, M.A., Frérot, B., Hódar, J.A., Ionescu-Mălăncuș, I., Ipekdağ, K., Larsson, S., Manole, T., Mendel, Z., Meurisse, N., Mirchev, P., Nemer, N., Paiva, M.-R., Pino, J., Protasov, A., Rahim, N., Rousselet, J., Santos, H., Sauvard, D., Schopf, A., Simonato, M., Yart, A., Zamoun, M., 2015. Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): new insights in relation to climate change. In: Roques, A. (Ed.), *Processionary Moths and Climate Change: an Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 15–79. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_2.
- Battisti, A., Larsson, S., Roques, A., 2017. Processionary moths and associated urticaria risk: global change-driven effects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 323–342. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-034918>.
- Branco, M., Santos, M., Calvão, T., Telfer, G., Paiva, M.-R., 2008. Arthropod diversity sheltered in *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: notodontidae) larval nests: arthropod diversity in larval nests. *Insect Conservation and Diversity* 1, 215–221. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00028.x>.
- Breuer, M., Devkota, B., 1990. Studies on the importance of nest temperature of *Thaumetopoea pityocampa* (den. & schiff.) (lep., thaumetopoeidae). *J. Appl. Entomol.* 109, 331–335. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1990.tb00060.x>.
- Breuer, M., Devkota, B., Douma-Petridou, E., Koutsafikis, A., Schmidt, G.H., 1989. Studies on the exposition and temperature of nests of *Thaumetopoea pityocampa* (den. & schiff.) (lep., thaumetopoeidae) in Greece. *J. Appl. Entomol.* 107, 370–375. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1989.tb00271.x>.
- Cahon, T., Caillon, R., Pincebourde, S., 2018. Do aphids alter leaf surface temperature patterns during early infestation? *Insects* 9, 34. <https://doi.org/10.3390/insects9010034>.
- Caillon, R., Suppo, C., Casas, J., Woods, H.A., Pincebourde, S., 2014. Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: implications for behavioural thermoregulation by arthropods. *Funct. Ecol.* 28, 1449–1458. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12288>.
- Campbell, G.S., Norman, J.M., 1998. *An Introduction to Environmental Biophysics*. Springer Verlag, New-York.
- Carus, S., 2004. Impact of defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) on radial, height and volume growth of calabrian pine (*Pinus brutia*) trees in Turkey. *Phytoparasitica* 32, 459–469. <https://doi.org/10.1007/BF02980440>.
- Chown, S.L., Nicolson, S.W., 2004. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press, New York, USA.
- Colacci, M., Kavallieratos, N.G., Athanassiou, C.G., Boukouvala, M.C., Rumbos, C.I., Kontodimas, D.C., Pardo, D., Sancho, J., Benavent-Fernández, E., Gálvez-Settler, S., Sciarretta, A., Trematerra, P., 2018. Management of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: thaumetopoeidae), in urban and suburban areas: trials with trunk barrier and adhesive barrier trap devices. *J. Econ. Entomol.* 111, 227–238. <https://doi.org/10.1093/jeet/tox270>.
- Dawkins, R., 1982. *The Extended Phenotype: the Gene as the Unit of Selection*. Oxford University Press, p. 287.
- de Boer, J., Harvey, J., 2020. Range-expansion in processionary moths and biological control. *Insects* 11, 267. <https://doi.org/10.3390/insects11050267>.
- Démolin, G., 1965. Grégairisme et subsocialité chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Nid d'hiver – activité de tissage. *Compte Rendu du Ve congrès de l'union internationale pour l'étude des insectes sociaux*, pp. 69–77.
- Fitzgerald, T.D., Miller, S., Smith, M., 2012. Thermal properties of the tent of early instar colonies of the eastern tent caterpillar, *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: lasiocampidae). *J. Therm. Biol.* 37, 615–624. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.07.010>.
- Gates, D., Schmerl, R.B., 1980. *Perspectives of Biophysical Ecology*. Springer-Verlag.
- Hansell, M., 2007. *Built by Animals: the Natural History of Animal Architecture*. Oxford University Press, New York, USA.
- Heinrich, B., 1999. *The Thermal Warriors: Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Hódar, J.A., Castro, J., Zamora, R., 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biol. Conserv.* 110, 123–129. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00183-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00183-0).
- Hozumi, S., Mateus, S., Kudō, K., Kuwahara, T., Yamane, S., Zucchi, R., 2010. Nest thermoregulation in *Polybia scutellaris* (white) (hymenoptera: vespidae). *Neotrop. Entomol.* 39, 826–828. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000500024>.
- Huchon, H., Demolin, G., 1970. La bioécologie de la Processionnaire du pin : dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Rev. For. Fr. (Nancy)* 220. <https://doi.org/10.4267/2042/20421>.
- IPCC, 2015. *Changements climatiques 2014: rapport de synthèse : contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*. GIEC, Genève (Suisse).
- Jactel, H., Barbaro, L., Battisti, A., Bosc, A., Branco, M., Brockerhoff, E., Castagnérol, B., Dulaurent, A.-M., Hódar, J.A., Jacquet, J.-S., Mateus, E., Paiva, M.-R., Roques, A., Samalens, J.-C., Santos, H., Schlyter, F., 2015. Insect – tree interactions in *Thaumetopoea pityocampa*. In: Roques, A. (Ed.), *Processionary Moths and Climate Change: an Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 265–310. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_6.
- Joos, B., Casey, T.M., Fitzgerald, T.D., Buttemer, W.A., 1988. Roles of the tent in behavioral thermoregulation of eastern tent caterpillars. *Ecology* 69, 2004–2011. <https://doi.org/10.2307/1941178>.
- Joseph, G.S., Seymour, C.L., Coetzee, B.W.T., Ndlovu, M., De La Torre, A., Suttle, R., Hicks, N., Oxley, S., Foord, S.H., 2016. Microclimates mitigate against host temperatures in dryland ecosystems: termite mounds as an example. *Ecosphere* 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1509>.
- Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P., Kay, A., 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biol.* 21, 1092–1102. <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>.
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12, 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>.
- Knapp, R., Casey, T.M., 1986. Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars. *Ecology* 67, 598–608. <https://doi.org/10.2307/1937683>.
- Kührt, U., Samietz, J., Dorn, S., 2005. Thermoregulation behaviour in codling moth larvae. *Physiol. Entomol.* 30, 54–61. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6962.2005.00431.x>.
- Lembrechts, J.J., Aalto, J., Ashcroft, M.B., De Frenne, P., Kopecký, M., Lenoir, J., Luoto, M., Maclean, I.M.D., Rouspard, O., Fuentes-Lillo, E., García, R.A., Pellissier, L., Pitteloud, C., Alatalo, J.M., Smith, S.W., Björk, R.G., Muffler, L., Cesarz, S., Gottschall, F., Backes, A.R., Okello, J., Urban, J., Plichta, R., Svátek, M., Phartyal, S.S., Wipf, S., Eisenhauer, N., Puca, M., Dan Turtureanu, P., Varlagin, A., Dimarco, R.D., Jump, A.S., Randall, K., Dorrepaal, E., Larson, K., Walz, J., Vitale, L., Svoboda, M., Finger Higgins, R., Halbritter, A.H., Curasi, S.R., Klupar, I., Kootz, A., Pearse, W.D., Simpson, E., Stenkovski, M., Graae, B.J., Vedel Sørensen, M., Høye, T. T., Fernández Calzado, M.R., Lorite, J., Carbognani, M., Tomaselli, M., Forte, T.G.W., Petraglia, A., Haesen, S., Somers, B., Van Meerbeek, K., Björkman, M.P., Hylander, K., Merinero, S., Gharun, M., Buchmann, N., Dolezal, J., Matula, R., Thomas, A.D., Bailey, J.J., Ghosh, D., Kazakis, G., de Pablo, M.A., Kemppinen, J., Niittynen, P., Rew, L., Seipel, T., Larson, C., Speed, J.D.M., Ardö, J., Cannone, N., Guglielmin, M., Malfasi, F., Bader, M.Y., Canessa, R., Stanisci, A., Kreyling, J., Schmeddes, J., Teuber, L., Aschero, V., Giliak, M., Mális, F., De Smedt, P., Govaert, S., Mecusens, C., Vangansbeke, P., Gigaauri, K., Lamprecht, A., Pauli, H., Steinhauer, K., Winkler, M., Ueyama, M., Núñez, M.A., Ursu, T.-M., Haider, S., Wedegärtner, R.E.M., Smiljanic, M., Trouillier, M., Wilmking, M., Altman, J., Bruna, J., Hederová, L., Macek, M., Man, M., Wild, J., Vitroz, P., Pärtel, M., Barančok, P., Kanka, R., Kollár, J., Palaj, A., Barros, A., Mazzolari, A.C., Batters, M., Boeck, P., Benito Alonso, J.L., Zong, S., Di Cecco, V., Sitková, Z., Tielbörger, K., van den Brink, L., Weigel, R., Homeier, J., Dahlberg, C.J., Medinets, S., Medinets, V., De Boeck, H.J., Portillo-Estrada, M., Verryck, L.T., Milbau, A., Daskalova, G.N., Thomas, H.J.D., Myers-Smith, I.H., Blonder, B., Stepan, J.G., Descombes, P., Zellweger, F., Frei, E.R., Heinisch, B., Andrews, C., Dick, J., Sjödicke, I., Rocha, A., Senior, R.A., Rixen, C., Jimenez, J.J., Boike, J., Pauchard, A., Scholten, T., Scheffers, B., Klings, D., Basham, E.W., Zhang, J., Zhang, Z., Geron, C., Fazlioglu, F.,

- Candan, O., Sallo Bravo, J., Hrbacek, F., Laska, K., Cremonese, E., Haase, P., Moyano, F.E., Rossi, C., Nijls, I., 2020. SoilTemp: a global database of near-surface temperature. *Global Change Biol.* 26, 6616–6629. <https://doi.org/10.1111/gcb.15123>.
- Martin, J.-C., 2005. La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, biologie et protection des forêts. INRA.
- May, M.L., 1979. Insect thermoregulation. *Annu. Rev. Entomol.* 24, 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.24.010179.001525>.
- Menéndez, R., 2007. How are insects responding to global warming? *Tijdschr. Entomol.* 150, 12.
- Moneo, I., Battisti, A., Dufour, B., García-Ortiz, J., González-Muñoz, M., Moutou, P., Paolucci, P., Petrucci Toffolo, E., Rivière, J., Rodríguez-Mahillo, A.-I., Roques, A., Roques, L., Vega, Jose, Vega, Jackeline, 2015. Medical and veterinary impact of the urticating processionary larvae. *Processionary Moths and Climate Change: Update* 359–410. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_8.
- Monteith, L., J.F. Reifsnnyder, W., 2008. *Principles of Environmental Physics*, third ed. Elsevier. <https://doi.org/10.1063/1.3128494>.
- Parlak, S., Özçankaya, İ.M., Batur, M., Akkas, M.E., Boza, Z., Toprak, Ö., 2019. Determining the edge effect of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in its horizontal distribution in the stand. *J. For. Res.* 30, 347–352. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0634-5>.
- Pike, D.A., Webb, J.K., Shine, R., 2012. Hot mothers, cool eggs: nest-site selection by egg-guarding spiders accommodates conflicting thermal optima. *Funct. Ecol.* 26, 469–475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01946.x>.
- Pimentel, C., Ferreira, C., Nilsson, J.-Å., 2010. Latitudinal gradients and the shaping of life-history traits in a gregarious caterpillar. *Biol. J. Linn. Soc.* 100, 224–236. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01413.x>.
- Pincebourde, S., Casas, J., 2006. Multitrophic biophysical budgets: thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction. *Ecol. Monogr.* 76, 175–194. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0175:MBBTEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0175:MBBTEO]2.0.CO;2).
- Pincebourde, S., Casas, J., 2015. Warming tolerance across insect ontogeny: influence of joint shifts in microclimates and thermal limits. *Ecology* 96, 986–997. <https://doi.org/10.1890/14-0744.1>.
- Pincebourde, S., Casas, J., 2016. Hypoxia and hypercarbia in endophagous insects: larval position in the plant gas exchange network is key. *J. Insect Physiol.* 84, 137–153. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.07.006>.
- Pincebourde, S., Sallé, A., 2020. On the importance of getting fine-scale temperature records near any surface. *Global Change Biol.* 26, 6025–6027.
- Pincebourde, S., Woods, H.A., 2020. There is plenty of room at the bottom: microclimates drive insect vulnerability to climate change. *Current Opinion in Insect Science* 41, 63–70. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.001>.
- Pincebourde, S., Sinoquet, H., Combes, D., Casas, J., 2007. Regional climate modulates the canopy mosaic of favourable and risky microclimates for insects. *J. Anim. Ecol.* 76, 424–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01231.x>.
- Pincebourde, S., Murdock, C.C., Vickers, M., Sears, M.W., 2016. Fine-scale microclimatic variation can shape the responses of organisms to global change in both natural and urban environments. *Integr. Comp. Biol.* 56, 45–61. <https://doi.org/10.1093/icb/icw016>.
- Potter, K.A., Woods, H.A., Pincebourde, S., 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biol.* 19, 2932–2939. <https://doi.org/10.1111/gcb.12257>.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at: <https://www.R-project.org/> (n.d.).
- Rehnberg, B.G., 2002. Heat retention by webs of the fall webworm *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: arctidae): infrared warming and forced convective cooling. *J. Therm. Biol.* 27, 525–530. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00026-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00026-8).
- Robinet, C., Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., Roques, A., 2007. Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 460–471. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00302.x>.
- Ronnäs, C., Larsson, S., Pitacco, A., Battisti, A., 2010. Effects of colony size on larval performance in a processionary moth. *Ecol. Entomol.* 35, 436–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01199.x>.
- Roques, A., 2015. *Processionary Moths and Climate Change: an Update*. Springer, New York.
- Ruf, C., Fiedler, K., 2000. Thermal gains through collective metabolic heat production in social caterpillars of *Priogaster lanestris*. *Naturwissenschaften* 87, 193–196. <https://doi.org/10.1007/s001140050702>.
- Ruf, C., Fiedler, K., 2002. Tent-based thermoregulation in social caterpillars of *Priogaster lanestris* (Lepidoptera: lasiocampidae): behavioral mechanisms and physical features of the tent. *J. Therm. Biol.* 27, 493–501. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00022-0](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00022-0).
- Samalens, J.-C., Rossi, J.-P., 2011. Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine processionary moth in a pine plantation forest? *Popul. Ecol.* 53, 287–296. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0227-4>.
- Santos, H., Rousselet, J., Magnoux, E., Paiva, M.-R., Branco, M., Kerdelhué, C., 2007. Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proc. Biol. Sci.* 274, 935–941. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3767>.
- Saudreau, M., Marquier, A., Adam, B., Monney, P., Sinoquet, H., 2009. Experimental study of fruit temperature dynamics within apple tree crowns. *Agric. For. Meteorol.* 149, 362–372. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.09.001>.
- Saudreau, M., Ezanic, A., Adam, B., Caillon, R., Walser, P., Pincebourde, S., 2017. Temperature heterogeneity over leaf surfaces: the contribution of the lamina microtopography. *Plant Cell Environ.* 40, 2174–2188. <https://doi.org/10.1111/pce.13026>.
- Sinclair, B.J., Marshall, K.E., Sewell, M.A., Levesque, D.L., Willett, C.S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C.D.G., Marshall, D.J., Helmuth, B.S., Huey, R.B., 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecol. Lett.* 19, 1372–1385. <https://doi.org/10.1111/ele.12686>.
- Stabentheiner, A., Kovac, H., Brodschneider, R., 2010. Honeybee colony thermoregulation – regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. *PLoS One* 5, e8967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008967>.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Willmer, P.G., 1982. Microclimate and the environmental physiology of insects. In: *Advances in Insect Physiology*. Elsevier, pp. 1–57. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60151-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60151-4).
- Woods, H.A., Dillon, M.E., Pincebourde, S., 2015. The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *J. Therm. Biol.* 54, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.002>.

Supplemental materials

When insect pests build their own thermal niche: the hot nest of the pine processionary moth

Laura Poitou¹, Christelle Robinet¹, Christelle Suppo², Jérôme Rousselet¹, Mathieu Laparie¹, Sylvain Pincebourde^{2*}

¹INRAE, URZF, 45075, Orléans, France

²Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte, UMR 7261, CNRS - Université de Tours, 37200 Tours, France.

***Corresponding author:** Sylvain Pincebourde (sylvain.pincebourde@univ-tours.fr)

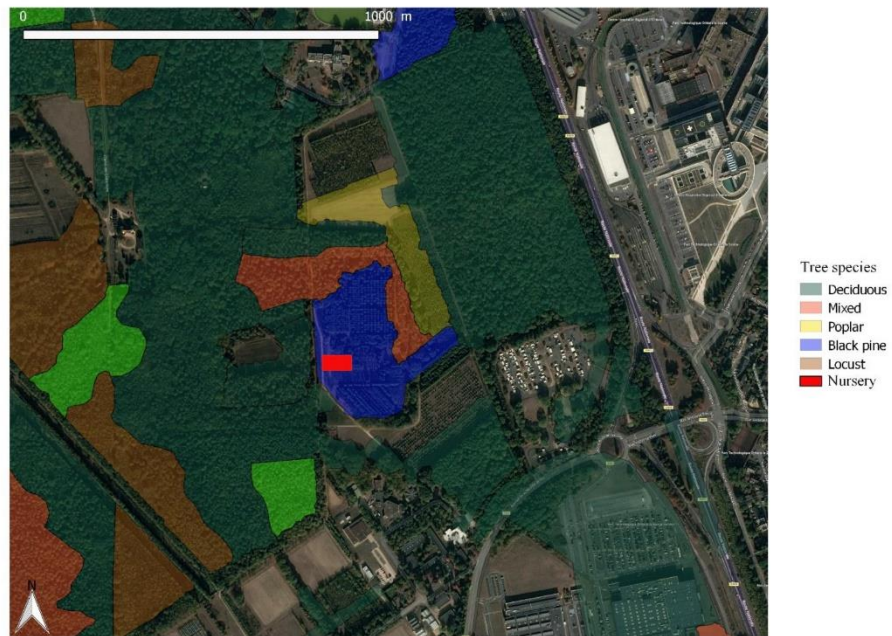


Figure S1: Localisation of the black pine nursery (red area), showing its position relative to the forested areas around.

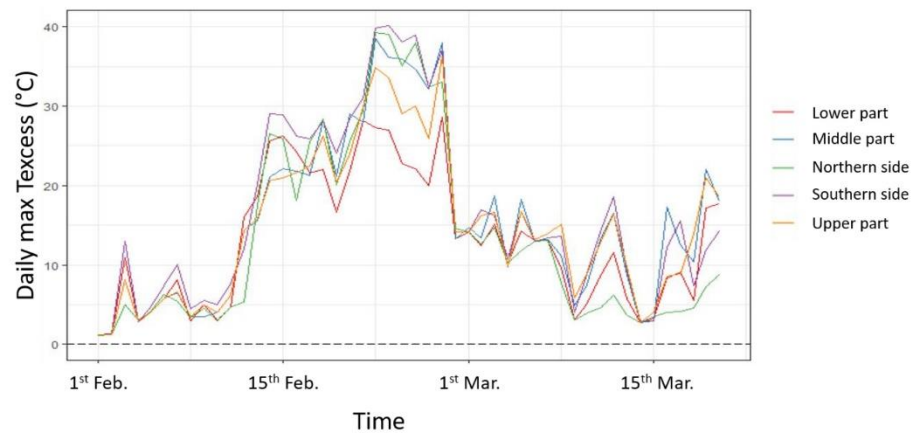


Figure S2. Daily maximal Texcess (°C) for each thermocouple position in empty nests.

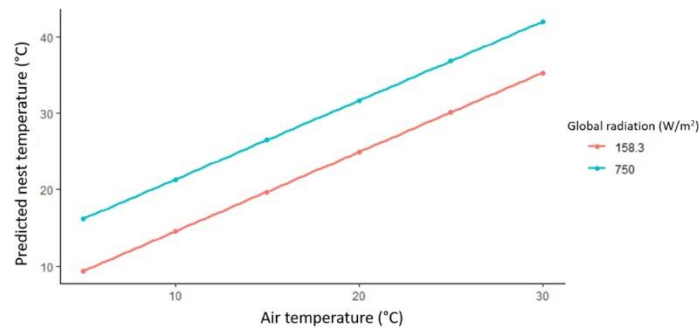


Figure S3. Predicted nest temperature (°C) by the model with increasing air temperature from 5 to 30°C and fixed global radiation: 158.3 W/m² (red) and 750 W/m² (blue).

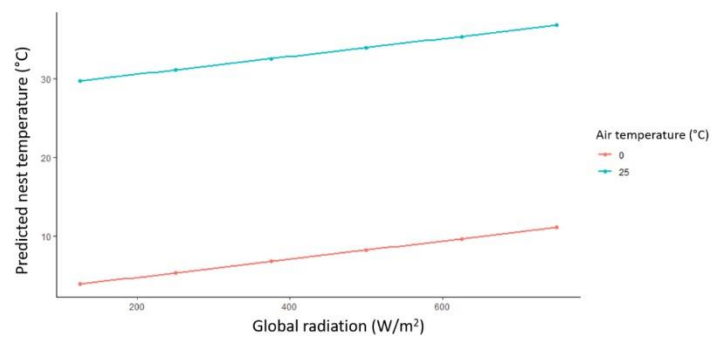


Figure S4. Predicted nest temperature ($^{\circ}\text{C}$) by the model with increasing global radiation from 125 to 750 W/m^2 and fixed air temperature: 0°C (red) and 25°C (blue).

Supplemental material S1. The R script used to simulate the nest temperature

```
#####  
# R script to simulate the temperature of pine processionary nest  
# Funded by the French Region Centre Val de Loire and ANR PHENEC  
# Authors: Laura Poitou, Christelle Robinet (INRAE, URZF, Orleans, France)  
# Christelle Suppo and Sylvain Pincebourde (IRBI, University of Tours, Tours,  
France)  
# 29/09/2020  
#####  
  
#### Initial values ####  
  
#### Function Data_Tair ####  
# This function has two arguments: Tair, the air temperature recorded in  
Celsius  
# and RG_Wm2 the global radiation in Watt per square meter  
  
Data_Tair = function (Tair, RG_Wm2) {  
  
#### Parameters ####  
  En = 0.5 # Nest emissivity  
  Ea = 0.77 # Atmosphere emissivity  
  Eg = 0.96 # Vegetation emissivity  
  u = 4.317437 # Wind velocity (m/s)  
  dl = (8.55*0.7)*0.01 # Characteristic dimension (m)  
  aVIS = 0.60 #nest absorptivity in visible  
  aNIR = 0.25 # nest absorptivity in Near Infra Red  
  vf = 139.166 #view factor  
  Rad = RG_Wm2 # Global radiation W/m^2  
  Stefan_Boltzmann_cst = 5.673*10^-8 # Stefan Boltzmann constant  
(w/m^20/K^4)  
  Proportionnal_cst_2 = 0.135 # proportionnal constant  
  cp = 29.3 # specific heat of the air  
  
#### Conversion ####  
  Ta = 273.15 + Tair # transformation from °C to K  
#### Calculation ####
```

```

Rabs = aVIS*(0.48*Rad)+(aNIR*(0.52*Rad))-(Ea*Stefan_Boltzmann_cst*Ta^4) #
absorbed radiation

Gh = Proportionnal_cst_2*sqrt(u/dl) # the nest boundary layer conductance

ea = 0.611*exp(17.502*Ta/(240.97+Ta)) # water vapor pressure at saturation
for air temperature

#### Iterative program ####

x0 = (-5) + 273.15 # temperature initial of the nest
CG0 = cp*Gh*(x0-Ta) # Convection & conduction
IR0 = En*Stefan_Boltzmann_cst*x0^4 # radiation emitted by nest
f0 = Rabs - IR0 - CG0 # energetic budget

if (is.na(Tair)) {
  x=NULL
} else {

  if (f0 <= 0) {
    x = x0
    CG = CG0
    IR = IR0
    f = f0
    while (f < 0 & x < 350) {
      x= x + 0.01
      CG = cp*Gh*(x-Ta)
      IR = En*Stefan_Boltzmann_cst*x^4
      f= Rabs - IR - CG
    }

    if (f > 0 & x < 350) {
      racine = x -0.005
    } else if (f < 0 & x == 350) {
      print("pas de solution f>0")
    }
  }

  if (f0 >= 0) {
    x= x0

```

```

CG = CG0
IR = IR0
f = f0
while (f > 0 & x < 350) {
    x = abs(x) + 0.01
    CG = cp*Gh*(x-Ta)
    IR = En*Stefan_Boltzmann_cst*x^4
    f= Rabs - IR - CG
}
}
x = round(x,2)
}
return(x)
}

```

2. Tolérance à la chaleur

Dans cette partie, je présente les expériences effectuées pour essayer de caractériser la tolérance à la chaleur des œufs et des larves.

2.1 Approches utilisées

2.1.1 Œufs

Trois semaines après le début de l'expérimentation 2019-2020 visant à estimer le taux de développement des différents stades (*cf* Chapitre 2 §1), des pontes acclimatées à 14/24, 25/35 et 30/40 °C ont été prélevées aléatoirement pour déterminer la température létale haute (*ULT* pour *Upper Thermal Limit*) des œufs. Chaque ponte a été placée individuellement dans un tube à essai pour être exposée à une augmentation de température de 0,3 °C/min dans un bain marie. Les tubes issus de chaque traitement d'acclimation ont été immergés successivement dès que la température du bain marie a atteint la température minimale de leur traitement d'origine (*i.e.* 14, 25 et 30 °C respectivement). Huit niveaux de stress thermique ont alors été testés : lorsque le bain marie a atteint 36, 38, 40, 42, 44, 46, 48 et 50 °C, trois pontes (une issue de chaque traitement d'acclimation) ont été retirées et placées immédiatement pendant 6 heures dans une étuve paramétrée à la température de stress considérée. Après cette phase de stress, toutes les pontes ont été placées à température ambiante (23 °C) pendant un jour puis à 18/24 °C. Les éclosions ont alors été comptées tous les jours jusqu'à ce qu'aucune nouvelle éclosion ne soit observée pendant 7 jours consécutifs. Le microclimat des œufs est négligeable lorsque les œufs sont exposés en l'absence de radiation solaire, comme dans les étuves ventilées de cette expérience. De ce fait, c'est bien la survie des œufs aux températures réellement subies qui a été mesurée. Les écailles recouvrant les pontes ont ensuite été retirées de manière à observer les œufs (3715 au total) et les phénotyper selon plusieurs catégories définies chez cette espèce par Imbert (2012) et Bourougaaoui *et al.* (*in prep.*) : stérile (œuf sans trou de sortie et vide), avorté (fermé et chorion d'aspect jaune), non éclos (morte dans l'œuf), et éclos (trou de sortie de la larve et correspondance avec le nombre total de néonates dénombrées lors de suivis quotidiens) (Imbert, 2012; Bourougaaoui *et al.*, 2021b). Les œufs ayant été produits en conditions semi-naturelles à partir d'adultes accouplés en cages, leur phénotype et leur survie n'ont pas été influencés par les parasitoïdes oophages.

2.1.2 Larves

Afin d'estimer la tolérance des larves à la chaleur, nous avons déterminé leur température critique maximale (CT_{max}). Ce seuil thermique peut être déterminé par deux méthodes principales : la méthode comportementale (observation de la température à laquelle les individus ne produisent plus de mouvements coordonnés) et la méthode physiologique (identification de la température d'arrêt de l'activité métabolique) (Cowles & Bogert, 1945; Lighton & Turner, 2004). Bien que la comparaison de valeurs absolues collectées selon l'une ou l'autre de ces deux méthodes soit difficile, leur intérêt réside dans la comparaison relative de lots d'individus tous mesurés dans des conditions expérimentales semblables. Nous avons choisi l'estimation par étude du comportement qui plus largement utilisée. Au cours de

l'expérimentation 2019-2020 visant à estimer le taux de développement des différents stades issus de pontes produites en conditions semi-naturelles (Chapitre 2, §1), nous avons prélevé des individus dans le traitement 14/24 °C (44 L1, 18 L2 et 6 L3). L'effort d'échantillonnage diminue du premier au troisième stade larvaire du fait de la mortalité dans le traitement et de la nécessité de préserver des individus pour l'expérience principale visant à établir les courbes de performance thermique. En 2020-2021, une expérimentation semblable complémentaire a été réalisée, mais démarrée à partir d'individus de stade L2 collectés sur le terrain puis placés dans les mêmes traitements thermiques que l'année précédente. Après deux semaines dans le traitement 14/24 °C, 23 L3 puis 11 L4 ont été prélevées pour estimer la tolérance thermique de ces stades. Pour ces deux sessions d'expérimentation, les larves prélevées ont été individualisées dans des tubes avec des aiguilles de pin noir pendant trois jours. Les larves ont alors été transférées dans des puits de plaque de culture cellulaire puis placées dans une chambre climatique paramétrée pour produire une rampe thermique de +0,3 °C/min à partir de 20 °C. Durant l'augmentation, la plaque de culture a été filmée à l'aide d'une micro caméra (1920×1080 pixels et 10 images par seconde) pour permettre une analyse rétrospective (Hazell *et al.*, 2008). La température a été enregistrée toutes les minutes (sonde iButton de 0,06 °C de résolution) et la linéarité du gradient thermique a été vérifiée sur l'ensemble de la durée des essais. Les vidéos ont été synchronisées aux enregistrements de température et les températures auxquelles ont cessé les mouvements coordonnés (locomotion) et les mouvements non-coordonnés (spasmes) ont été déterminées (CT_{max} et $T_{spasmes}$, respectivement).

Le CT_{max} a été comparé entre stades par des tests de Kruskal-Wallis. Les comparaisons deux à deux ont été testées par des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney.

Toutes les analyses ont été effectuées sur R (version 3.5.0).

2.2 Résultats

2.2.1 ULT des œufs

En raison de la difficulté à obtenir des pontes en conditions expérimentales pour exclure les parasitoïdes, les conditions croisées acclimatation × stress n'ont pas pu être répliquées sur plusieurs pontes. Ces résultats doivent donc être interprétés avec grande précaution en raison de possibles différences de viabilité entre les pontes qui ne sont pas imputables aux facteurs testés.

Des éclosions ont été observées après exposition aux températures de 36 à 44 °C avec cependant une grande variabilité du taux d'éclosion de 0 à 100% toutes acclimations confondues (**Figure 47**). Des éclosions ont été observées jusqu'à 44 °C pour les pontes acclimatées à 14/24 et 30/40 °C. Les pontes acclimatées à 25/35 °C montrent un taux d'éclosion nul à toutes les températures de stress sauf 40°C, principalement en raison d'un taux d'avortement fort, ce qui soulève la question de la viabilité des œufs utilisés dans cette condition puisqu'il s'agit d'une température d'acclimatation intermédiaire (**Figure 47 & 48**). La chute du taux d'éclosion à 0% aux températures ≥ 44 °C pour les deux traitements d'acclimatation 14/24 et 30/40 °C suggère une ULT supérieure à 44 °C (**Figure 47**). Le taux d'éclosion est globalement moins important après acclimatation à 30/40 qu'à 14/24°C, avec une grande variabilité entre conditions de stress pour les pontes acclimatées à 30/40°C.

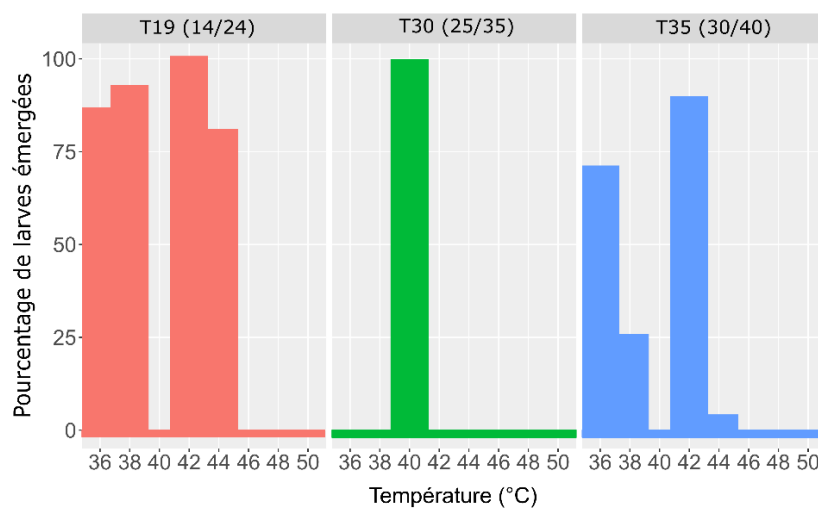


Figure 47 : Taux d'éclosion en fonction de l'acclimation et de la température de stress.

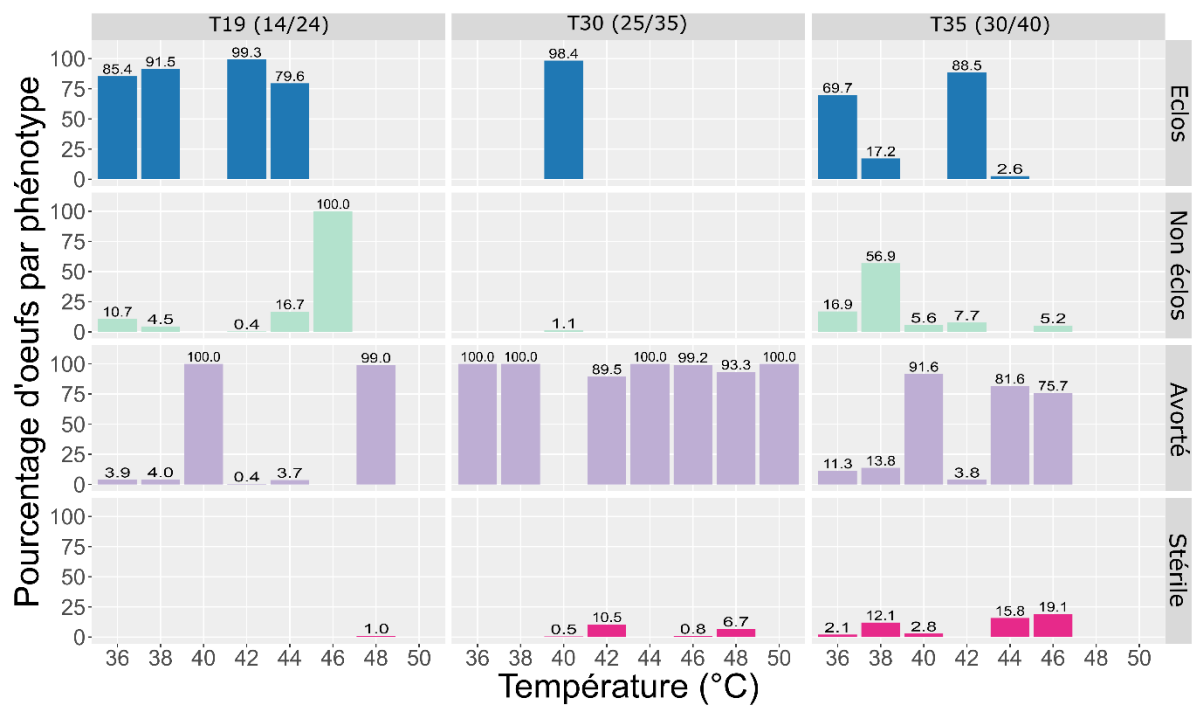


Figure 48 : Proportion des œufs dans chaque catégorie phénotypique en fonction de l'acclimation et de la température de stress.

2.2.2 CT_{max} des larves

Les CT_{max} moyens des individus de la session 2019-2020 ont été estimés à 51,40 °C (L1), 51,52 °C (L2) et 51,52 °C (L3) (**Figure 49**). En 2020-2021, les CT_{max} moyens des L3 et L4 ont été déterminés à 55,57 et 52,43 °C, respectivement (**Figure 49**), soit un écart de 4,05 °C chez les L3 entre les deux sessions. Lorsque que le CT_{max} des L3 n'est calculé que sur les individus de la session 2019-2020, aucun effet du stade n'apparaît (Kruskal-Wallis : p -value = 0.034, ddl = 3, $\chi^2 = 13,6$). En revanche, le CT_{max} des L3 apparaît significativement plus élevé que celui de tous les autres stades lorsque les individus de L3 de 2020-2021 sont inclus au calcul (Kruskal-Wallis : p -value = $7,4e^{-11}$, ddl = 3, $\chi^2 = 61,4$).

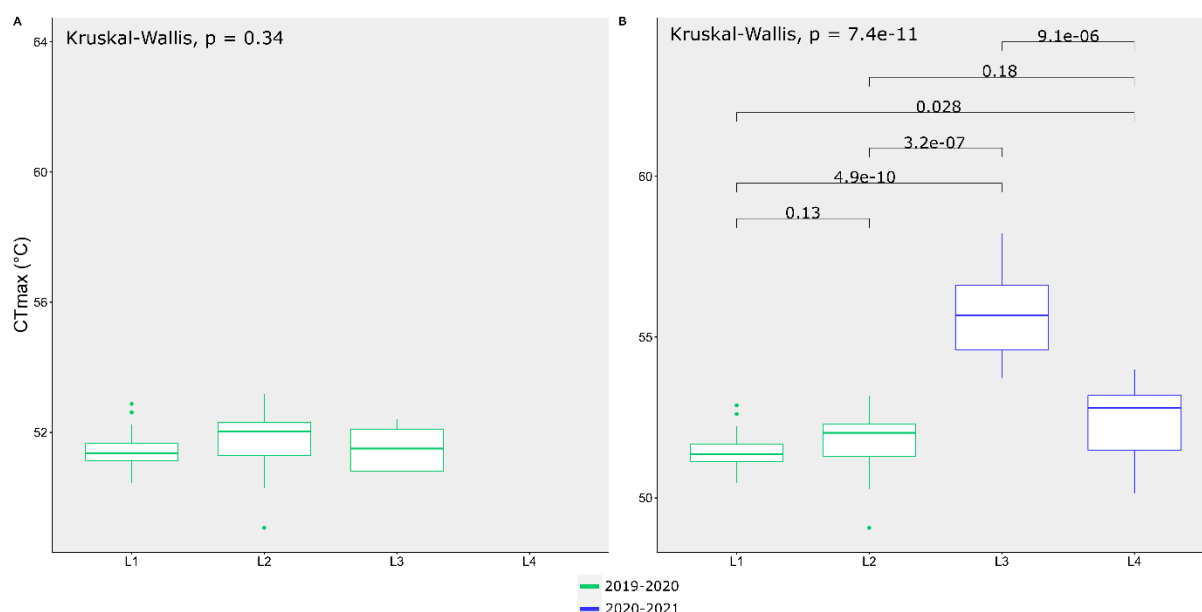


Figure 49 : Comparaison du CT_{max} des différents stades suivant la saison de mesure
Comparaison deux à deux: tests de Wilcoxon-Mann-Whitney.

La variation interindividuelle a été explorée en représentant au cours de la rampe thermique la proportion d'individus n'ayant pas encore atteint leur CT_{max} ou leur $T_{spasmes}$ (**Figure 50**). La cinétique est apparue linéaire, sans sous-groupes identifiables ni individus extrêmes au sein de chaque stade, pour les deux mesures. L'écart moyen entre CT_{max} et $T_{spasmes}$ est de 3,6 °C pour les L1 et les L4 et de 3,2 °C pour les L2 (**Figure 50**). Chez les L3, il est de 5,94 °C en 2019 et de 6,13°C en 2020 (**Figure 50**).

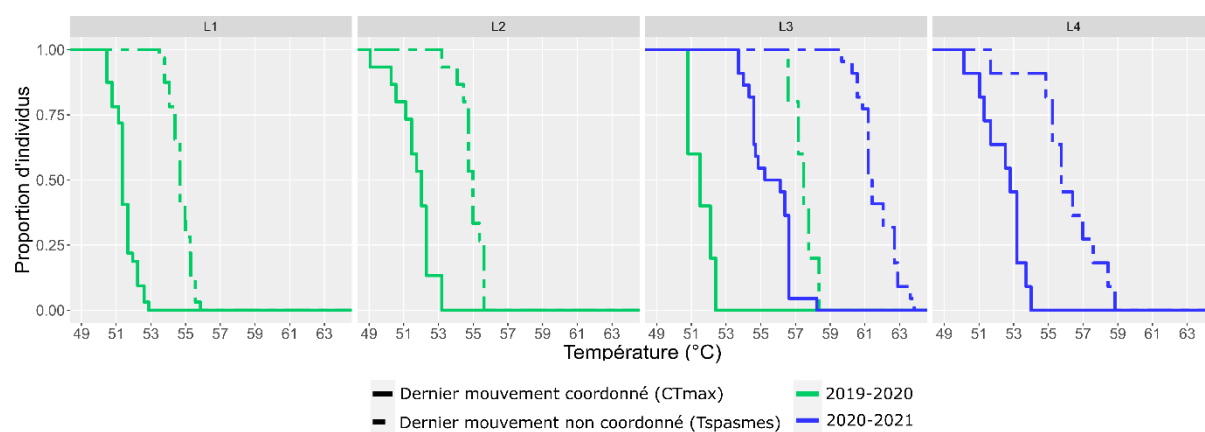


Figure 50 : Évolution au cours de l'augmentation de température (0,3°C/min) de la proportion d'individus n'ayant pas encore atteint le CT_{max} (trait plein) et le $T_{spasmes}$ (pointillés).

Discussion du chapitre

Tolérance thermique des œufs

Contrairement à nos attendus, la survie des œufs n'est pas apparue maximale dans les conditions de stress que nous estimions être les plus modérées pour ce stade. Dans toutes les conditions d'acclimatation et de stress, des pontes montrant 0 % d'éclosion ont été observées, ce qui soulève la question de la viabilité des pontes indépendamment des stress testés. La plupart des pontes acclimatées à 25/35 °C ont abouti à des taux d'éclosion nuls quel que soit le stress appliqué. Cette température d'acclimatation étant intermédiaire, ce résultat est difficile à expliquer compte tenu des meilleurs succès d'éclosion observés sur les œufs acclimatés à 14/24 et 30/40 °C. Les phénotypes des œufs ont été déterminés et un nombre conséquent d'œufs avortés a été observé chez les pontes acclimatées à 25/35 °C. L'unité d'échantillonnage prévue était les œufs. Cependant du fait que les œufs avaient des phénotypes différents, ils n'ont pas pu être considérés comme unité d'échantillonnage. Par conséquent, aucun test statistique n'a pu être effectué car les résultats du traitement d'acclimatation 25/35 °C étaient inexploitable et le nombre de réplicas n'était pas assez important (une ponte par traitement croisé c'est-à-dire par acclimatation et température de stress testées). Toutefois, malgré des données peu répliquées, des tendances ont été observées. Une chute de la survie a été observé à 44°C dans les deux traitements d'acclimatation considérés (14/24 °C et 30/40 °C). La chute était plus importante en 30/40 °C or du fait d'une acclimatation à des températures plus chaudes, un ULT plus élevé dans ce traitement était attendu. Il est possible que celui-ci ait constitué un stress et donc qu'il ait impacté la valeur de l'ULT. Ceci semble se confirmer avec le pourcentage d'œufs non éclos qui était plus conséquent dans le traitement d'acclimatation 14/24 °C que 30/40 °C.

Afin de confirmer les tendances observées, une expérimentation avec au minimum 10 pontes par traitement croisé devrait être réalisée. Ainsi le nombre moyen d'œufs éclos pour chaque traitement croisé peut être calculé. Cependant obtenir des pontes en condition contrôlé constitue un défi. De plus, le phénotypage des œufs et le comptage des larves émergentes nécessite un temps de manipulation conséquent. Dans le but de limiter ces contraintes, les pontes pourraient être partitionnées en lot d'une dizaine d'œufs répartis dans tous les traitements pour éliminer l'effet de la mère.

La température létale vraisemblable (44 °C) pour les œufs acclimatés à 14/24 et 30/40°C est supérieure à celle de 42°C déterminée par Rocha *et al.* (2017) chez des œufs provenant d'une population hivernale portugaise dont la survie était nulle dans un traitement fluctuant de 24°C (pendant 10h) à 44 °C (pendant 4h) avec une phase d'augmentation de 6h et de diminution de 4h (Rocha *et al.*, 2017). La répétition du stress sur plusieurs jours dans cette expérience ainsi que l'acclimatation préalable peuvent contribuer à expliquer la différence avec nos résultats, mais des adaptations physiologiques locales pourraient également intervenir. Des pontes provenant de la région orléanaise ont été exposées à des stress répétés sur une période plus prolongée (6h de stress et 18h à 20°C par jour pendant 12 jours consécutifs,) et aucun effet sur la survie des œufs n'a été démontré à la température de stress de 40 °C (Robinet *et al.*, 2013). Lors de mesures en conditions contrôlées de la température au sein de pontes, l'excès de température maximal était de 14 °C avec un rayonnement global de 946 w/m² et une température de l'air de 24,6 °C (Milani, 1990). Par conséquent, le microclimat de la ponte peut

atteindre des températures potentiellement délétères, au moins sur une courte période, notamment si la température est aux alentours de 30 °C.

Tolérance thermique des larves

Les valeurs de CT_{max} supérieures à 50 °C obtenues pour tous les stades mesurés démontrent une tolérance des larves à des températures relativement élevées au regard des conditions d'acclimatation de 14/24 °C. Chez les insectes, les plus hautes valeurs de CT_{max} sont retrouvées chez des espèces thermophiles telles que les fourmis *Melophorus bagoti* (56,7 °C), *Cataglyphis bombycinus* (53,6 °C) et *Ocymyrmex velox* (54,1°C) (Hoffmann *et al.*, 2013). Chez la processionnaire du pin, ces valeurs élevées de CT_{max} sont cohérentes avec l'origine circumméditerranéenne de l'espèce.

Nous n'avons pas observé de variations significatives de CT_{max} entre les différents stades en 2019-2020. Les conclusions sont basées sur cette session de mesures car les individus étaient plus comparables (même historique thermique) que lors de la session 2020-2021. Les stades L3 et L4 sont généralement exposés à des températures plus faibles que les autres stades car ils interviennent en automne et en hiver selon les régions, sauf dans le cas de cycles atypiques précoces. Nous attendions donc chez ces stades un CT_{max} plus faible que chez les autres. Toutefois, il est important de rappeler que les chenilles testées ici se sont toutes développées dans des conditions thermiques identiques depuis le stade œuf, ce qui ne reflète pas les variations saisonnières que les stades successifs subissent dans la nature, et pourrait bloquer les ajustements plastiques de la tolérance thermique associés à l'expérience des larves.

La différence de CT_{max} des L3 entre les deux sessions de mesure (2019-2020 et 2020-2021) pourrait être causée par des différences d'acclimatation thermique entre les L3 issues d'œufs et de jeunes larves s'étant développés en conditions contrôlées lors de la première session, et en conditions naturelles lors de la seconde. Le régime d'acclimatation des L3 de 2020-2021, qui sont issues de L2 prélevées dans la nature, pourrait avoir modulé leur tolérance thermique malgré une phase de deux semaines à 14/24°C avant nos expérimentations. La valeur de CT_{max} des L4 lors de la deuxième session d'expérimentation s'est approchée à nouveau de celles des stades L1 et L2 de la première session, suggérant une réduction progressive de l'écart observé au stade précédent. Ce résultat supporte l'hypothèse d'un effet réversible tel que l'acclimatation thermique préalable.

Le régime alimentaire est une autre cause susceptible d'influencer le CT_{max} , comme démontré chez plusieurs organismes (Salvucci, 2000; Nyamukondiwa & Terblanche, 2009; Bujan & Kaspari, 2017). Chez la mouche *Drosophila melanogaster*, les larves élevées dans un milieu riche en protéine ont une résistance à la chaleur plus élevée comparées aux larves élevées dans un milieu riche en carbohydrates (Andersen *et al.*, 2010). Cependant, toutes les chenilles comparées dans l'expérimentation se sont alimentées sur des aiguilles de la même essence, ce qui minimise l'impact éventuel du régime préalable par rapport aux observations faites chez des espèces plus polyphages. Dans l'expérimentation, les larves L3 issues de L2 collectées dans la nature ont néanmoins pu s'alimenter sur des aiguilles de meilleure qualité (non détachées des branches), à l'inverse des larves ayant réalisé l'ensemble de leur développement dans les conditions expérimentales. Ces larves de 2019-2020 étaient, de plus, élevées en colonies de 15 chenilles, une densité faible par rapport à celle de colonies naturelles, ce qui en addition avec

les conditions artificielles a pu limiter l'activité d'alimentation et la prise alimentaire, la facilitation alimentaire étant un bénéfice connu de l'agrégation (Ronnås *et al.*, 2010). Notre expérimentation ne permet pas de tester cet effet ni de le dissocier d'un éventuel effet de l'acclimatation entre les deux sessions d'expérimentation pour les L3, et il semble vraisemblable que l'écart de CT_{max} observé soit multifactoriel. Indépendamment des causes intrinsèques, l'ampleur du différentiel de CT_{max} observé à l'échelle locale au cours des deux années témoigne chez la processionnaire du pin d'une tolérance thermique au chaud fortement influencée par des mécanismes plastiques.

Les effets négatifs d'un stress chaud peuvent être réversibles lorsqu'il est interrompu avant que le seuil critique maximal soit atteint (O'Sullivan *et al.*, 2017; Jørgensen *et al.*, 2020). Chez les différents stades larvaires de la processionnaire du pin, nous avons observé un écart de 3 à 4 °C entre le CT_{max} , qui correspond à l'entrée dans un état dit de *heat coma*, et la disparition des derniers spasmes (*Tspasmes*), qui pourrait indiquer un niveau de dégâts physiologiques plus prononcé que la seule perte des mouvements coordonnés. La réparation au moins partielle a posteriori de ces dommages est également possible lors de phases transitoires de récupération après exposition au stress. Les régimes de fluctuations thermiques, notamment, facilitent la récupération en stimulant l'expression de transcrits impliqués dans la réparation des dommages membranaires, la modification de la composition des membranes, la production de protéines antigel, la restauration de l'homéostasie ou encore la réponse au stress oxydatif (Colinet *et al.*, 2015, 2018; Melicher *et al.*, 2019). Pour quantifier la capacité des larves de processionnaire du pin à récupérer de stress chauds aigus, des expérimentations de plus grande ampleur et hors des objectifs initiaux de ce travail sont nécessaires. Un échantillonnage plus important permettrait ainsi d'explorer l'influence de plusieurs régimes d'acclimatation, et une phase de récupération après exposition au CT_{max} vs *Tspasmes* serait nécessaire pour déterminer les conditions éventuelles de retour à des mouvements contrôlés. Un suivi prolongé de la capacité des survivants à s'alimenter et reprendre leur développement apparaît enfin indispensable pour confirmer un retour durable à état physiologique viable.

Conséquences des conditions microclimatiques de la ponte et du nid

À l'intérieur du nid de soie, la température peut être supérieure à celle de l'air et atteindre jusqu'à 45 °C selon les conditions climatiques enregistrées en 2018-2019 (Poitou *et al.*, 2021). Cette température est proche de celle du CT_{max} des L1 et L2 mais indépendante du nid puisque ces stades larvaires ne tissent qu'un nid très lâche dans lequel l'excès de température a été estimé à seulement 0,5°C (Breuer *et al.*, 1989). Compte tenu de leur phénologie et de l'existence de vagues de chaleur automnales (Chapitre 1 § 3.1.2, Chapitre 2 §1), le risque de températures proches du CT_{max} reste sensible pour les L3, et plus probablement influencé par le microclimat du nid qui devient plus dense à ce stade. Au stade L4, et hors cycles atypiques, la probabilité d'un stress chaud est vraisemblablement faible du fait du développement de ce stade au cœur de l'hiver (Chapitre 1 § 3.1.2). Il devient en revanche de nouveau plus important au stade L5 puisque ce stade est parfois toujours présent dans les arbres au printemps, lorsque les températures et l'exposition du nid au soleil augmentent de nouveau (Chapitre 1 § 3.1.2). Par ailleurs, les simulations d'augmentation de la température globale sur la température à l'intérieure du nid indiquent que le nid se réchauffe au même rythme que la température de l'air (Poitou *et al.*, 2021). Ainsi, la température du nid est amenée à augmenter

avec le changement climatique, impactant par conséquent le risque d'exposition des larves à des températures microclimatiques délétères.

Des réponses comportementales de thermorégulation voire d'évitement du stress peuvent compléter les réponses physiologiques chez de nombreuses espèces d'insectes (Ma *et al.*, 2021). Nous avons mis en évidence une hétérogénéité thermique à l'intérieur du nid de la processionnaire du pin qui offre aux larves la possibilité de naviguer entre différentes zones microclimatiques pour réguler leur température et éviter l'exposition à des températures délétères. Ce comportement d'échappement à plus petite échelle a été observé chez d'autres espèces comme l'acarien *Tetranychus urticae* sur les feuilles du pommier domestique (Caillon *et al.*, 2014). Les chenilles ont été observées sortir du nid de manière transitoire lors des journées particulièrement chaudes et ensoleillées (Jérôme Rousselet, Com. Pers.), à l'instar du bombyx laineux *Eriogaster lanestris* (Ruf & Fiedler, 2002), voire se déplacer vers un côté ombragé de l'arbre ou descendre au pied du tronc (Jérôme Rousselet, Com. Pers.).

Le tissage du nid, enfin, diffère entre régions climatiques et influence le gain de température (Démolin, 1965; Huchon & Démolin, 1970; Géri, 1980a; Breuer *et al.*, 1989; Abgrall, 2001; Martin, 2005). Les nids sont en moyenne plus lâches en régions chaudes, ce qui implique un gain de chaleur par rapport à l'air ambiant plus marginal qu'en régions froides où les parois du nid tendent à se densifier. (Breuer *et al.*, 1989).

Conclusion

Les résultats ne mettent pas en évidence de structuration claire de la tolérance au chaud entre stades, cependant la comparaison de résultats fortement contrastés pour un même stade entre deux années suggèrent une influence en partie environnementale (notamment acclimatation) qui pourrait altérer la tolérance thermique selon les conditions météorologiques préalables. De la même manière, les écarts climatiques et phénologiques entre régions sont susceptibles d'induire des niveaux de tolérance distincts entre populations, à la fois selon des effets plastiques et d'éventuelles adaptations locales. Conformément à cette hypothèse, au laboratoire, dans un traitement fluctuant imitant trois jours de chaud consécutif (4h à la température de stress), la survie des L1 est impactée par une exposition à la température de stress de 42 °C pour la population d'été de Leiria (Portugal) contre 36 °C pour la population d'hiver, et 38 °C pour celle de Bordeaux (France) (Santos *et al.*, 2011). Conformément à cette observation, en Tunisie, le CT_{max} des L1 est plus faible dans les populations provenant des régions les plus froides (e.g., 47,28 °C à Kasserine) que dans les populations de régions plus chaudes (53,50 °C à Zaghouane et 54,28 °C à Tunis) (Bourougaaoui, A. (*in prep*)).

La mise en relation de la tolérance thermique des différents stades avec les conditions microclimatiques associées aux écailles protectrices des œufs et au nid de soie permet de mieux comprendre l'influence complexe et parfois contrastée de ces structures sur la survie et le développement des colonies. Ces structures apparaissent en effet favoriser le développement et l'alimentation en conditions froides, mais au contraire augmenter le risque de stress aigus dans les régions aux climats plus chauds (Démolin, 1965; Breuer *et al.*, 1989; Milani, 1990). Nous n'avons pas observé de modulation de la tolérance thermique entre stades chez les chenilles maintenues dans des conditions thermiques identiques tout au long du développement. Cela

suggère que leurs capacités physiologiques intrinsèques de tolérance au chaud sont relativement fixes en dépit de risques d'exposition contrastés aux différents types de stress au cours des saisons. En revanche, dans la nature, ces stades ont le plus souvent une expérience préalable distincte en raison de l'évolution saisonnière des conditions environnementales. L'état physiologique des larves et leur tolérance thermique peuvent donc être modulés par les mécanismes plastiques de l'acclimatation thermique, dans une gamme de variation qui devra être déterminée dans de prochaines études. L'estimation de la température du nid peut être utilisée non seulement pour estimer la cinétique de développement des larves, mais aussi la probabilité d'exposition à des conditions favorables (capacité à s'alimenter en hiver lorsque la température externe est inférieure au seuil diurne d'activation de l'alimentation) ou stressantes.

DISCUSSION GENERALE

1. Synthèse des travaux : bilan et avancées

L'objectif principal de la thèse était d'appréhender la réponse phénologique de la processionnaire du pin face au changement climatique.

1.1 Compatibilité des hypothèses énoncées en 1970 sur la variabilité de la phénologie suivant les régions bioclimatiques avec la phénologie actuelle

Les suivis de la phénologie réalisés durant cette étude rendent compte de la compatibilité des hypothèses de G. Démolin énoncées en 1970 avec la variabilité spatiale de la phénologie actuelle (Chapitre 1 §3). En effet, dans les régions où il y a seulement la contrainte chaude (été chaud), le vol est tardif, le développement larvaire rapide et les processions sont plus précoces que dans les régions où il y a les contraintes froides (premiers gels au début de l'automne et hiver froid). Dans celles-ci, le vol est plus précoce, le développement larvaire est long et les processions sont tardives. Sous climat océanique et océanique dégradé (plus permissif), les contraintes sont atténuées. De ce fait, le vol est plutôt précoce, le développement larvaire plus ou moins long et les processions peuvent s'étaler de novembre à mars. Un modèle mathématique décrivant la phénologie de l'espèce a été développé. Les simulations de celui-ci pour des sites situés dans des régions bioclimatiques différentes retranscrivent aussi cette variabilité spatiale de la phénologie de la processionnaire du pin (Chapitre 2 §2).

1.2 Changement climatique et phénologie

En plus de la variabilité spatiale, une variabilité temporelle de la phénologie due au changement climatique a été conjecturée. Sur chaque site, une augmentation de la température minimale journalière d'octobre à mars et de la température maximale journalière de juillet et août a été observée. Cependant, le taux d'augmentation était différent suivant le site considéré. Malgré ces augmentations de température, la comparaison des données de suivis passés et actuels n'a pas permis de mettre en évidence de grand changement de la phénologie. Toutefois, une tendance vers un vol plus précoce à l'île de Ré et un vol plus étalé à Erquy a été mise en évidence. Des individus émergents très précocement et au contraire, des individus émergents très tardivement ont été observés (Chapitre 1 §3). Ces individus seront nommés par la suite individus extrêmes. D'après l'hypothèse de Danks énoncée en 1983, les individus extrêmes permettraient d'assurer la survie de la population face à un événement aléatoire qui peut tuer la majorité des individus (ceux du pic d'émergence dans notre cas) (Danks, 1983). Nous pouvons émettre l'hypothèse que les individus extrêmes observés lors des suivis traduiraient une forme d'adaptation face aux événements extrêmes plus fréquents du fait du changement climatique. Cependant, dans le cas où la majorité des individus meurent, la petite population restante peut subir un effet d'Allee (Drake & Kramer, 2011). De plus, les individus extrêmes ont peut-être plus de risque d'être exposés aux contraintes thermiques au cours de leur développement. Cette tendance de période de vol plus longue doit être vérifiée en continuant de suivre le vol pendant plusieurs années. La période de procession dépend du vol et du développement larvaire. Une période moins longue a été observée à l'île de Ré. Ceci peut être dû à l'augmentation de la température minimale journalière d'octobre à mars et au vol qui a tendance à être plus précoce.

Durant les saisons d'observation de 2018-2019 à 2020-2021, aucune procession pré-hivernale n'a été observée à Erquy alors qu'il y en a eu entre les saisons 2014-2015 et 2017-2018. Cela semble confirmer la variabilité interannuelle et la rareté de ce phénomène.

1.3 Identification des mécanismes responsables des processions précoces

Dans le but d'identifier les mécanismes responsables de ces processions précoces, un modèle mathématique a été développé. L'hypothèse qu'une augmentation globale de la température peut entraîner une accélération du développement conduisant à des processions précoces a été émise. Les simulations du modèle (augmentation de 1, 2 et 3°C de la température enregistrée à Orléans ; en supposant aucun changement pour la courbe de vol) suggèrent qu'une augmentation de la température moyenne journalière de trois degrés entraînerait effectivement des processions pré hivernales. Celles-ci devraient être plus fréquentes dans les années à venir du fait du réchauffement global. Cette phénologie peut être délétère et entraîner une maladaptation, cependant quelques arguments amènent à penser qu'elle peut être viable. Premièrement, des processions précoces sont observées à l'île de Ré depuis les années 1970. Deuxièmement, la *summer population* du Portugal dont les larves sont exposées à des températures élevées prouve que la processionnaire du pin est capable de modifier sa phénologie durablement (Robinet *et al.*, 2015), ou au moins jusqu'à un certain seuil de réchauffement climatique (Godefroid *et al.*, 2016). Un tel changement de phénologie est mis en évidence, en moindre mesure, lors de nos suivis de terrain dans les différentes régions bioclimatiques. De plus, il semblerait que la phase de diapause au stade chrysalide permettrait de synchroniser l'émergence des adultes (Salman *et al.*, 2018). Ainsi, même si la période de procession s'étend de décembre à février/mars, la diapause synchroniserait l'émergence des adultes durant l'été et permettrait d'éviter l'exposition des différents stades aux contraintes thermiques. Cependant, même si l'émergence a toujours lieu durant la période estivale, un vol plus étalé a été observé. L'impact du changement climatique sur la diapause et son potentiel effet de synchronisation serait-il responsable de la variabilité de l'émergence des adultes ?

1.4 Effet de cascade entre les différents stades larvaires

Des études montrent que l'historique thermique d'un stade peut influencer les traits d'histoire de vie de stades ultérieurs (Stevens, 2004; Helle *et al.*, 2012; Potter *et al.*, 2011; Arambourou *et al.*, 2017; Klockmann *et al.*, 2017). Serait-il possible qu'un effet en cascade entre stades influence la phénologie ? Afin de déterminer si un effet en cascade existe entre les différents stades de la processionnaire du pin, un automne chaud a été simulé (augmentation de 10°C de la température enregistrée pendant 3 semaines en octobre à Orléans). Cet effet en cascade entraînerait des modifications de la date de procession plus importantes que si un seul stade était impacté. Les simulations du modèle ont montré un effet direct sur le développement du stade présent lors de la période durant laquelle une augmentation a été simulée. Ce stade se termine de ce fait plus rapidement. Cet effet à lui seul avance déjà la date de procession. S'ajoute à l'effet direct un effet indirect sur les stades suivants qui vont commencer plus tôt et être exposés à des températures plus élevées. Ils vont à leur tour accélérer leur développement. Par conséquent, chez la processionnaire du pin, l'historique thermique des différents stades larvaires impacterait d'autant plus la période de procession.

Le développement des différents stades de vie dépend de la température de leur environnement. Or les larves de processionnaire du pin, contrairement aux adultes se trouvent dans un microhabitat, le nid de soie. Les larves se trouvent dans le nid la journée et en sortent la nuit pour s'alimenter sur les aiguilles de pin. La prise alimentaire a lieu seulement si la température extérieure pendant la nuit est supérieure à 0°C et si celle du nid la journée précédente est supérieure à 9°C (Battisti *et al.*, 2005). D'après certaines études, la température du nid dépasse celle de l'air en journée, avec un excès maximal observé à midi (Breuer *et al.*, 1989). De ce fait, il semblait très important de pouvoir estimer la température à l'intérieur du nid et savoir à quelles températures les larves étaient exposées durant la journée. Pour quantifier l'excès de température à l'intérieur du nid de la processionnaire du pin, différentes mesures à l'intérieur et à l'extérieur des nids avec ou sans larves ont été réalisées (Chapitre 3 §1). Un microclimat chaud et hétérogène pouvant excéder la température de l'air de 11,2 à 16,5°C a été mis en évidence (Poitou *et al.*, 2021).

1.5 Microclimat du nid et tolérance thermique à la chaleur des larves

Un modèle statistique (régression linéaire) avait été précédemment développé pour estimer la température du nid en fonction de la température minimale et maximale journalière de l'air ainsi que la somme des radiations solaires journalières (Robinet *et al.*, 2007). Nous avons développé un modèle biophysique permettant de simuler la température du nid en fonction de la température de l'air, du rayonnement global et de la vitesse du vent par heure. Un des objectifs était de déterminer si le nid, comme beaucoup de microhabitats, permettait de diminuer l'effet du réchauffement climatique. Pour cela, une augmentation de la température de l'air de 2 et 5 °C a été simulée. Les simulations ont suggéré que l'augmentation de la température à l'intérieur du nid suivait celle de l'air (Poitou *et al.*, 2021). Cela veut dire qu'avec le changement climatique, la température du nid serait plus chaude et les larves seraient potentiellement exposées à des températures délétères. La tolérance thermique des larves pourrait en effet être dépassée. Afin de tester cette hypothèse, des larves des quatre premiers stades, provenant du traitement le moins stressant de notre expérimentation pour obtenir les courbes de performance thermique, ont été exposées à une augmentation de température (taux d'augmentation de 0.3°C/min) (Chapitre 3 §2.1.2 et 2.2.2). Des caméras ont enregistré le comportement des larves durant l'augmentation. Ceci nous a permis de déterminer a posteriori le CT_{max} , proxy de la tolérance thermique haute des larves. Nous avons trouvé des valeurs comprises entre 51,4 et 55,6 °C. D'après les données de température moyenne journalière enregistrées à Orléans, il semble peu probable que la température du nid dépasse ce seuil (température maximale enregistrée dans le nid de novembre 2018 à mai 2019 environ égale à 45°C (Poitou *et al.*, 2021). De plus, entre octobre et mars, la température du nid maximale simulée par le modèle était de 32,17 °C pour la saison 2018-2019, 30,41 °C pour 2019-2020 et 30,77 °C pour 2020-2021 (respectivement atteint le 14 octobre 2018, 13 octobre 2019 et 31 mars 2021).

2. Discussion sur la méthodologie et sur les limites des approches expérimentales et de modélisation

2.1 Discussion sur la méthodologie

2.1.1 Le choix du type de modèle

Pour modéliser la phénologie d'une espèce il existe deux types de modèle : linéaires et non linéaires. Afin de déterminer quel type de modèle donnait les meilleures prédictions concernant le phénologie de la processionnaire du pin, un modèle linéaire de type degré-jours, et deux modèles non linéaires calibrés sur les courbes de performances thermiques des œufs et des larves obtenues en conditions contrôlées (traitements correspondant à une variation de $\pm 5^{\circ}\text{C}$ autour d'une température moyenne et photopériode fixée à 14:10 L:D) ont été testés (Chapitre 2, Webinaire ModStatSAP du 6 juillet 2021, https://informatique-mia.inrae.fr/reseau-modstatsap/webinaire_juillet_2021). La résolution des données de températures qui donnent les meilleures prédictions n'est pas toujours la même (températures moyennes journalières (Khelifa *et al.*, 2019) ou moyennes horaires (Mirhosseini *et al.*, 2017)). Ainsi, le premier modèle non linéaire intègre des données de température moyenne journalière et le second, des données de température moyenne horaire. Après avoir comparé les prédictions de chaque modèle avec les données de la littérature et les observations, le modèle non linéaire avec les données de température moyenne journalière a été sélectionné.

Un modèle simulant la phénologie et la distribution spatiale de la processionnaire du pin a été précédemment développé (modèle INSTAR) (Suárez-Muñoz *et al.*, 2019). Ce modèle intègre trois sous-modèles : un de développement, un de mortalité et un de mouvement. Dans INSTAR, les L1 et L2 d'une part, puis les L3, L4 et L5 d'autre part, sont regroupés en deux groupes distincts mais les différents stades d'un groupe ne sont pas différenciés. Dans le sous modèle de développement, la température maximale journalière est considérée ainsi qu'un seuil de développement pour chaque groupe déterminé par des données de la littérature (données de Huchon et Démolin 1970). Ce modèle donne de bonnes prédictions mais du fait que certains stades sont regroupés, il ne permet pas de prédire l'effet du changement climatique sur chaque stade ainsi que de mettre en évidence un effet potentiel en cascade entre les différents stades. C'est dans cette optique-là que nous avons décidé d'adopter une démarche stade par stade et de réactualiser et affiner les données de développement collectées dans les années 1970.

2.1.2 Le choix de la méthode pour obtenir les courbes de performance thermique

Par conséquent, le modèle phénologique développé est basé sur des courbes de performances thermiques de différents stades obtenues en conditions contrôlées. Il existe deux méthodologies pour évaluer le développement en fonction de la température. La première consiste à exposer les individus à des températures constantes. Dans le modèle linéaire à effet mixte développé pour décrire la phénologie de la processionnaire du chêne, les œufs et les larves ont été exposés à 3 traitements de températures fixes (Halbig, 2021). Deux seuils thermiques ont ainsi été déterminé pour chaque stade : le seuil de développement bas (intercepte entre la droite de régression et l'axe des températures) et la somme des températures effectives (réciproque de la pente de la régression) (Halbig, 2021). La seconde méthode consiste à exposer les individus à des températures fluctuantes. Cette méthode est considérée comme plus représentative de la réalité car elle rend compte du rythme circadien auquel sont exposées les

espèces (Economos & Lints, 1986; Taylor & Shields, 1990; Bergant & Trdan, 2006). De ce fait, cette méthode a été sélectionnée pour obtenir les courbes de performance thermique des œufs et des différents stades larvaires de la processionnaire du pin. Celles-ci ainsi que les seuils associés étaient différents suivant le stade. Ceci confirme l'intérêt de développer un modèle stade par stade pour l'étude de la phénologie des espèces.

2.2 Discussion sur les limites et biais des approches expérimentales et de modélisation

Plusieurs limites et biais ont été mis en évidence concernant les suivis de la phénologie, les expérimentations et les modèles réalisés durant l'étude. Il y a des limites liées à l'espèce de par son cycle annuel, sa production de soie et de soie urticante, sa grégarité et par la fin du stade larvaire marqué par un comportement particulier de procession.

2.2.1 Le choix de la taille de la colonie

Dans l'expérimentation pour obtenir les courbes de performances thermiques, le biais principal était la diminution de la taille de la colonie au cours du temps due à la mortalité et le fait que celle-ci ne soit pas identique dans toutes les colonies. Les colonies testées étaient constituées de 15 larves. La mortalité a varié de 25 à 94% en L1, de 11 à 100% en L2, de 14 à 71% en L3 et de 48 à 100% en L4. Ainsi, dès le premier stade, la quasi-totalité des individus étaient morts dans certains traitements. Chez les thaumetopoeidae, la taille de la colonie impacte la survie des larves (Pérez-Contreras *et al.*, 2003; Ronnås *et al.*, 2010). Pérez-Contreras *et al.* ont mis en évidence que le taux de mortalité était inférieur à 50% lorsque la colonie était constituée de 75 larves. Une expérience dans notre laboratoire avec des colonies de 50 larves a mis en évidence une survie mais aussi un tissage plus important. De ce fait, la manipulation des larves est plus difficile et dure plus longtemps, ce qui peut perturber la survie et le développement de celles-ci. Il a donc fallu trouver un compromis pour choisir le nombre de larves à considérer.

2.2.2 La détermination de la fin du développement et de la courbe de performance des L5

Une courbe de développement a été obtenue pour chacun des stades, des œufs jusqu'au quatrième stade larvaire (L4). Il restait trop peu d'individus pour poursuivre l'expérience jusqu'à la fin des L5. De plus, la fin de ce stade est marquée par un comportement particulier, la procession de nymphose. La détermination de la fin de ce stade en conditions contrôlées est donc très complexe. Dans les expérimentations sur la processionnaire du chêne, la fin de la prise alimentaire est considérée comme un signe marquant la fin du dernier stade larvaire (Halbig, 2021). Nous avons prévu de peser individuellement les larves et de déterminer le moment où leur poids atteint un plateau signifiant l'arrêt de la prise alimentaire. En raison de la trop forte mortalité cumulée sur les stades précédents, les paramètres de ce stade ont été fixés dans le modèle aux mêmes valeurs que celles obtenues pour les L4 puisque les données de la

littérature tendent à montrer que ces deux stades ont le même temps de développement (Devkota & Schmidt, 1990; Martin, 2005; Berardi *et al.*, 2015a).

2.2.3 La courbe de vol en entrée du modèle et verrou scientifique à lever pour prédire le cycle complet

Les courbes de vol mesurées sur le terrain ont été utilisées dans l'étape d'initialisation du modèle phénologique. Cela a l'avantage de prendre en compte les individus extrêmes qui semblent plus présents ces dernières années et de déterminer leur devenir. Cependant, les biais de mesures liés à la méthode de suivi sont de ce fait intégrés dans le modèle. De plus, pour simuler l'effet du changement climatique sur le développement des œufs et des larves via le modèle, il faudrait prendre en compte son effet sur la période de vol. Il est donc important de continuer à suivre le vol sur le terrain pour valider les tendances observées dans cette étude. L'idéal aurait été de modéliser le cycle de vie en entier en initialisant le modèle pour une année donnée et en simulant le vol pour les autres années. Néanmoins, ceci constitue un défi de par le manque de connaissance concernant les mécanismes impliqués dans la phase de diapause au stade chrysalide (à la fois obligatoire et prolongée). L'amélioration de la compréhension de celle-ci permettrait *in fine* de prédire l'ensemble du cycle et donc de simuler également la courbe de vol.

2.2.4 La validation du modèle sur d'autres populations

L'étape de validation renseigne sur la confiance qui peut être accordée aux résultats du modèle. Il existe plusieurs méthodes pour réaliser cette étape. Dans le modèle phénologique de la processionnaire du chêne, les seuils calculés lors de l'expérimentation ont été déterminés pour des populations naturelles puis une comparaison visuelle a été effectuée (Halbig, 2021). Concernant le modèle phénologique développé pour la processionnaire du pin, des données d'observation sur population naturelle ont été utilisées pour réaliser cette étape de validation. Ces données étaient indépendantes du jeu de données utilisé pour calibrer le modèle et correspondaient aux suivis de développement larvaire réalisés durant la thèse. Deux métriques (la RMSE et la MAE) ont été utilisées pour évaluer la précision du modèle. Pour le site d'Orléans, en considérant tous les stades, la RMSE et la MAE moyennes étaient de 15,33 et 11,17% respectivement. Les derniers stades étant les moins bien prédits avec une RMSE et une MAE de 30 et 26% pour les L4 et 23 et 17% pour les L5. Des écarts entre les observations et les prédictions équivalents à ceux observés pour Orléans ont été obtenus pour les sites de Erquy, Beaune et Serre-Ponçon et des écarts plus faibles pour le site d'Avignon. Au contraire, des écarts plus importants ont été mis en évidence pour le site de l'île de Ré pour lequel le modèle phénologique est donc moins performant. Les populations de l'île de Ré ont une phénologie particulière avec des processions précoces observées chaque année. Un effet de la génétique et/ou de la plasticité phénotypique pourrait expliquer les mauvaises prédictions du modèle. Il est nécessaire de tester expérimentalement cette population en conditions contrôlées pour déterminer si les courbes de performances thermiques des différents stades se distinguent de celles des autres populations.

2.2.5 Besoin de nouveaux outils pour les observations : outils automatisés et sciences participatives

Dans l'étape d'initialisation et de validation du modèle phénologique, les données de suivis réalisés durant la thèse ont été utilisées. Lors de ces suivis, des pièges à phéromones automatiques pour les adultes ont été utilisés. Ceci a permis de diminuer le coût et le temps de manipulation (comptage journalier avec seulement un déplacement pour l'installation et le retrait du piège), contrairement au piège à interception et aux prélèvements de nids qui ont nécessité des besoins financiers et humains conséquents durant plusieurs mois (une à deux fois par mois de septembre à fin mai/début juin). Il y a une nécessité de développer de nouveaux pièges automatiques afin de limiter ces coûts pour la suite de ces recherches. Ainsi, deux prototypes de détecteur automatique de procession est en cours de développement (comptage des larves lors du passage dans le tuyau menant au sac du piège à interception). Un prototype est développé par Cap2020 en association avec La Mésange Verte dans le but de l'adapter au piège à interception qu'ils ont développé (Ecopiège®). Celui-ci est testé sur le terrain par l'Unité de Recherche de Zoologie. Un autre prototype est développé conjointement par l'Université d'Orléans et l'Unité de Recherche de Zoologie. L'utilisation des sciences participatives peut aussi être une alternative. Une application (AGIIR®) a été développée pour signaler la présence d'insectes invasifs et/ou ravageurs tels que la processionnaire du pin. Les personnes peuvent l'utiliser pour identifier l'espèce et signaler sa présence via une photo et un lieu géoréférencé. Pour le moment, cette application ne permet pas de signaler des événements phénologiques, mais il est prévu qu'une autre version de cette application puisse permettre prochainement de les signaler. Par exemple, il serait intéressant de pouvoir signaler l'observation de pontes, de premiers dégâts et de nids lâches caractéristiques des premiers stades larvaires, de nids denses marquant la présence des derniers stades larvaires et enfin de processions. Les données des sciences participatives sont plus sujettes à des erreurs d'observation. Cependant, un nombre plus important de données peut être récolté ce qui tamponne l'effet de ces erreurs et permet souvent de couvrir une plus large zone géographique (Fitchett *et al.*, 2015).

3. Perspectives d'évolution des modèles : prise en compte de l'effet des microclimats

Le modèle phénologique intègre des données de température de l'air mesurées à partir de stations climatiques situées plus ou moins loin des sites de suivi de phénologie. Or le microclimat influence la phénologie de la processionnaire du pin. Il a été démontré que les zones urbaines constituaient des îlots de chaleur où la phénologie de l'espèce est plus avancée (Backe *et al.*, 2021). De plus, le nid de la processionnaire du pin confère un microclimat avec une température pouvant excéder celle de l'air (Poitou *et al.*, 2021). Par conséquent, au regard du modèle PHENIPS qui intègre la température du microclimat du microhabitat (sous l'écorce) pour prédire la phénologie du scolyte typographe (Baier *et al.*, 2007), nous pourrions prendre en compte l'effet du microclimat où se trouve chaque stade dans le modèle phénologique.

3.1 Le microclimat du nid

Tout d'abord, nous pourrions intégrer le modèle biophysique du nid au modèle phénologique. Pour calculer le développement des larves, il faudrait distinguer :

- la période où les larves sont en dehors du nid :
 - cette période correspond au moment où les larves se nourrissent la nuit, et peut être définie par les conditions thermiques nécessaires à leur alimentation (Battisti *et al.*, 2005)
 - durant cette période, la température à injecter dans le modèle phénologique est la température de l'air ;
- la période où les larves sont dans le nid :
 - cette période correspond soit au moment où les larves se trouvent dans le nid durant le jour, soit au moment où les larves se trouvent dans le nid durant la nuit car les conditions thermiques ne leur permettent pas de sortir pour s'alimenter
 - durant cette période, la température à injecter dans le modèle phénologique est la température estimée à l'intérieur du nid par le modèle biophysique.

Toutefois, la combinaison des deux modèles, phénologique et biophysique, ne peut pas se faire directement. En effet, dans le modèle biophysique, les données de température moyenne horaire sont utilisées alors que dans le modèle phénologique il s'agit de données de température moyenne journalière. Ainsi, le couplage des deux modèles nécessite la modification d'un des modèles. L'utilisation de données de température moyenne horaire a été testée dans le modèle phénologique. Les prédictions étaient moins bonnes des œufs aux L3 mais meilleures pour les derniers stades par rapport au modèle avec les données de température moyenne journalière. Comme le nid d'hiver est tissé à partir du troisième stade larvaire, et le modèle biophysique a été développé à partir de mesures réalisées dans des nids d'hiver, la combinaison du modèle phénologique avec les données horaires et du modèle biophysique pourrait se faire à partir des L3 seulement. Des œufs aux L2, le modèle phénologique avec les données de températures moyennes journalières pourrait être utilisé car ce modèle est plus performant pour ces stades. Ainsi, les prédictions de l'occurrence des derniers stades devraient être meilleures par rapport à celles obtenues avec le modèle phénologique développé dans l'étude. Des gains de température étant observés même dans des nids lâches où les larves sont visibles (gain de 0,5°C) (Breuer *et al.*, 1989), le modèle biophysique pourrait être appliqué à tous les stades larvaires si l'intensité du tissage et son évolution y étaient intégrées. Ceci augmenterait probablement la justesse des prédictions des différents stades larvaires.

3.2 Le microclimat des pontes

A l'image des larves, les œufs sont dans un microhabitat puisqu'ils sont recouverts d'écailles. La fonction principale identifiée de ces écailles est la protection contre les ennemis naturels (Huchon & Démolin, 1970; Lamy *et al.*, 1982). Cependant, une ancienne étude démontre que la température des pontes peut être supérieure à celle de l'air lorsqu'elles sont bien exposées au rayonnement solaire (Milani, 1990). La ponte est chauffée par les

rayonnements solaires ce qui induit une température sous les écailles plus élevée que celle de l'air. En France, les écailles recouvrant les pontes sont bien organisées et se recouvrent partiellement ce qui forme une structure lisse. Au Portugal, des observations de pontes avec des écailles ébouriffées (ne se chevauchant pas) ont été faites (Carole Kerdelhue Com. Pers.). Cette organisation des écailles permettrait d'éviter l'exposition des individus à des températures trop élevées. De ce fait, l'organisation des écailles peut varier suivant les régions bioclimatiques (comme le tissage du nid). Pour quantifier le microclimat potentiellement créé par les écailles, des mesures sur des pontes naturelles ont été réalisées mais, la difficulté à faire tenir les thermocouples sous les écailles et la présence de prédateurs a rendu les résultats inexploitable. De nouvelles mesures devraient être réalisées prochainement en conditions contrôlées (au laboratoire à l'aide d'une caméra thermique). Un modèle biophysique du microclimat des pontes, comme celui développé par Milani (1990), pourrait être intégré au modèle phénologique pour décrire le développement des œufs.

3.3 Le microclimat du sol

Les chrysalides sont aussi dans un microhabitat puisqu'elle se trouvent dans le sol à environ 20 cm de profondeur. De ce fait, si le cycle de vie entier était modélisé, il faudrait prendre en compte la température du sol pour calculer le développement des chrysalides afin de maximiser la justesse des prédictions.

3.4 Le microclimat des villes

Il a été démontré que la phénologie de la processionnaire du pin était impactée par le microclimat chaud que confèrent les villes (Backe *et al.*, 2021). La différence de température de surface entre une zone urbaine et la zone rurale environnante peut être de 5 à 9 °C (Diamond *et al.*, 2014). Backe *et al.* (2021) ont déterminé un écart de 3,09 °C entre un site forestier et un site urbain dans la région orléanaise (Backe *et al.*, 2021). Par conséquent, afin d'améliorer les prédictions de la phénologie de l'espèce, il faudrait distinguer la température de l'air dans les zones urbaines et celle dans les zones non urbaines. Les cartes thermiques du programme Landsat peuvent aider à déterminer la différence de température. Une correction des températures enregistrées avec une attribution de température plus élevées en zone urbaine pourrait être réalisée.

4. Optimiser les méthodes de lutte et alerter des risques d'urtication grâce à ce modèle phénologique

Le modèle phénologique a été développé à partir d'individus de populations orléanaises. Il a cependant été testé pour des populations de sites se trouvant dans des régions bioclimatiques différentes. Les prédictions avaient une marge d'erreur semblable à celle obtenue pour le site d'Orléans sauf pour les populations de l'île de Ré. Le modèle rend donc relativement bien compte de la variabilité spatiale de la phénologie et peut donc être utilisé comme aide à la décision pour la mise en place des moyens de lutte dans les différentes régions françaises.

Même si le modèle phénologique ne prend pas en compte le stade chrysalide, il peut être utilisé d'un point de vue appliqué. En effet, des données de prévisions de la température moyenne des jours à venir peuvent servir d'entrée au modèle. Ainsi, celui-ci peut prédire à l'avance la proportion d'individus présents par stade et par jour. Concernant la courbe de vol, deuxième variable d'entrée du modèle, le mieux serait de récupérer les données de pièges automatiques installée sur le site souhaité. La période de vol pourrait sinon être extrapolée suivant les données d'années précédentes ou d'un site à proximité de celui considéré.

La plupart des moyens de lutte étant dépendants du stade, le modèle phénologique peut être utilisé pour aider à les planifier au cours du temps et les déployer au moment où ils sont le plus efficaces. Cependant, il faut prendre en compte l'incertitude du modèle. Les pulvérisations de Bacille de Thuringe visent les premiers stades larvaires et notamment le second (*cf* Introduction générale, §3.5.1) Le modèle a une marge d'erreur plus importante sur ces stades (lorsque l'on compare la durée moyenne). Ainsi, il faudra être prudent sur les prédictions et prévoir des prospections à l'approche des dates prédites de début de stades afin de réaliser les pulvérisations dès l'apparition des jeunes larves et lorsque les conditions météorologiques le permettent. Pour les pièges à interception, la fin du dernier stade larvaire est prédite avec une plus faible marge d'erreur et l'important est d'installer ce piège avant le début des processions. L'enjeu est de ne pas rater les processions précoces. Par conséquent, les pièges peuvent être installés quelques jours avant la date prédite de fin du stade L5. Des cartes d'alertes concernant la mise en place des moyens de lutte devraient être développées prochainement à partir du modèle phénologique dans le cadre du projet PHENEC. Le modèle phénologique nous fournit comme indication la proportion d'individus présents par stade et par jour. En fonction du pourcentage prédit, des niveaux de recommandation de mise en place du moyen de lutte considéré pourront être calculés. Par exemple, pour les pulvérisations de Bacille de Thuringe, nous pourrions avoir les recommandations suivantes : traitement pas recommandé lorsque le modèle ne prédit pas de L2, traitement possible lorsque le modèle prédit entre 25 et 50% de L2, et traitement recommandé lorsque le modèle prédit plus de 50% de L2 (les pourcentages seuils indiqués ici ne sont que des exemples). A partir d'un pourcentage critique, un message d'alerte concernant la nécessité de mettre en place le moyen de lutte considéré pourrait être affiché.

Pour diminuer l'impact sanitaire, il est important d'informer et d'alerter la population concernant le risque d'urtication. Un modèle de dispersion des poils urticants a été développé pour la processionnaire du chêne (Halbig, 2021). Chez la processionnaire du pin, le logiciel URTIRISK permet de suivre l'évolution du risque allergique dû aux soies urticantes en France, en fonction du temps (Moneo *et al.*, 2015). Une carte de risque est générée par le logiciel. Celle-ci est basée sur le front de colonisation de la processionnaire du pin en 2010-2011 pour le front nord et 2005-2006 pour le front au Massif Central, les cartes IGN (Institut Nationale de l'Information géographique et forestière) de présence des pins et la variation du cycle de vie entre le sud et le nord (basée sur les hypothèses de Huchon et Démolin (1970)) (Moneo *et al.*, 2015). Aujourd'hui, nous savons que la phénologie a évolué depuis les années 1970, ainsi une nouvelle carte de risque intégrant le modèle phénologique pourrait être développée. Pour pouvoir alerter la population sur le risque d'urtication en temps réel et à l'échelle de la France, nous pourrions utiliser en entrée du modèle des prévisions de température moyenne journalière et estimer l'occurrence des stades L3 aux L5 (stades urticants) dans toute l'aire de distribution de l'espèce. A l'image des cartes de risque d'infestation par des tiques, puces, moustiques et phlébotomes (FleaTickRisk, <https://www.fleatickrisk.com/fr>) (Beugnet *et al.*, 2009) et des cartes d'alerte des risques allergiques au pollen (<https://www.pollens.fr/>), des cartes de risque

d'urtication pourraient être développées. Les niveaux de risque seraient définis en fonction de la proportion d'individus prédits par le modèle et notamment les individus ayant terminé le dernier stade larvaire puisque c'est lors des processions que le risque d'urtication est le plus élevé. Généralement, les habitants connaissent les périodes de processions dans leur région mais il a été démontré que l'augmentation de la température globale devrait entraîner l'apparition de processions de plus en plus précoces (cf Chapitre 2 §1). Il y a donc un grand intérêt à prédire et alerter les habitants sur ces processions.

5. Perspectives d'application des modèles à d'autres populations et d'autres espèces

Le modèle phénologique a été testé sur 5 populations en France (en plus de la population d'Orléans utilisée pour calibrer le modèle). Il serait intéressant de le tester plus largement à travers toute l'aire de distribution de la processionnaire du pin. En particulier, des tests sur des populations particulières telles que celles de Bulgarie ou de Corse (cf Introduction générale, § 3.3.2) devraient être réalisés pour vérifier la robustesse du modèle. Au Portugal, la *summer population* a une phénologie inversée avec un développement larvaire pendant la période chaude (cf Introduction générale, § 3.3.2). Il serait donc intéressant de voir si le modèle peut décrire une phénologie aussi contrastée. Le cycle de vie étant inversé, les différents stades sont exposés à des contraintes thermiques différentes. Les seuils thermiques des stades se distinguent sans doute de ceux des populations hivernales ce qui entraînerait de mauvaises prédictions du modèle phénologique basé sur les courbes de performance thermique de populations hivernales, mais il serait intéressant de quantifier ce biais.

Le modèle phénologique pourrait aussi être utilisé pour d'autres espèces relativement proches. Une étude a démontré que des espèces apparentées pouvaient avoir des exigences thermiques similaires (Jarošík *et al.*, 2011). *Thaumetopoea wilkinsoni* se trouve à l'est de la Méditerranée (de l'ouest de la Turquie à l'Israël) et a un cycle de développement semblable à celui de la processionnaire du pin (Battisti *et al.*, 2015). L'émergence des adultes se fait en été. Le développement larvaire a lieu durant la période froide et les larves tissent des nids lâches lors des deux premiers stades puis un nid plus dense à partir du troisième. La période de procession a lieu entre le début du printemps et début mai (Battisti *et al.*, 2015). Par conséquent, nous pouvons supposer que le modèle phénologique en état ou couplé avec le modèle biophysique peut être testé pour simuler la phénologie de cette espèce de par la ressemblance de son cycle et l'apparenté avec *Thaumetopoea pityocampa*.

Le modèle pourrait aussi être testé pour une autre espèce de la famille des Notodontidae, *Ochrogaster lunifer*, qui a un fort impact sanitaire sur les Hommes et les animaux du fait de ses soies urticantes (Perkins *et al.*, 2019). L'ingestion des larves par les chevaux est connue pour entraîner une infection du liquide amniotique et la perte du fœtus (Cawdell-Smith *et al.*, 2013; Perkins *et al.*, 2016). Cette espèce se trouve en Australie et son développement larvaire a lieu durant le printemps et l'été (septembre à février) (Floater, 1996; Perkins *et al.*, 2019). Comme la processionnaire du pin cette espèce réalise une procession de nymphose durant les mois de mars et avril (automne en Australie) (Floater, 1996; Uemura *et al.*, 2020). C'est durant cette période que le risque d'urtication est le plus important. Ainsi, si le modèle donne de bonnes prédictions il pourra être utilisé pour faire des alertes concernant la période à risque d'urtication.

Le modèle biophysique pourrait lui aussi être testé sur d'autres populations, notamment les populations du sud qui ont un nid plus lâche. De moins bonnes prédictions pourraient s'expliquer par l'effet de la densité du tissage qui n'est pas prise en compte dans le modèle. Celui-ci pourrait aussi être testé sur d'autres espèces tissant un nid de soie comme le bombyx laineux (*Eriogaster lanestris*) mais sachant que la production de chaleur par les larves suffit à chauffer le nid chez cette espèce, il faudrait la prendre en compte dans le modèle (Fitzgerald *et al.*, 2012).

6. La phénologie comme indicateur du changement climatique

6.1 Cas de la processionnaire du pin

La processionnaire du pin est considérée comme un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique sur la distribution des espèces. En effet, le lien de cause à effet a clairement été établi entre son expansion vers le nord et en altitude en Europe et le changement climatique (Battisti *et al.*, 2005), et est reconnu par les experts du GIEC (Rosenzweig *et al.*, 2007; IPCC, 2015). Par ailleurs, le front Nord de colonisation de la processionnaire du pin en France figure parmi les 29 indicateurs du changement climatique en France (Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique ; <https://www.ecologie.gouv.fr/impacts-du-changement-climatique-eau-et-biodiversite>). Parmi ces indicateurs, seulement deux (front Nord de la processionnaire du pin, et évolution de la date de migration de certains oiseaux) traitent de l'impact du changement du climatique sur les espèces animales. Toutefois, l'avancée du front Nord de la processionnaire du pin est la résultante d'un processus complexe d'expansion. Celui-ci inclut non seulement la survie dans une aire devenue favorable grâce au changement climatique, mais aussi le transport accidentel par l'homme qui a été mis en évidence depuis les années 2000 (Robinet *et al.* 2012). Ces transports à longue distance lui permettent de se disperser et de s'implanter relativement loin de son aire de distribution principale si les conditions climatiques le permettent. Cet indicateur du changement climatique est donc devenu plus difficile à interpréter.

L'étude de l'évolution de la phénologie de l'espèce dans le temps, ainsi que des mécanismes impliqués, ont permis de mettre en évidence un effet potentiel de l'augmentation globale de la température et de l'occurrence d'automnes plus chauds sur sa phénologie (Chapitre 1 & 2). Une tendance vers un étalement de la période de vol et une période de procession raccourcie sur certains sites ont été observées. D'après les simulations du modèle, des modifications de la période de procession (plus longue et précoce). Ce type de modifications de la phénologie a été rapporté chez plusieurs espèces de papillons (Roy *et al.*, 2015) et la phénologie des oiseaux (date de migration) constitue déjà un indicateur du changement climatique de l'ONERC. De ce fait, la processionnaire du pin pourrait être utilisée comme modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique sur la phénologie des espèces.

Face au changement climatique, la détection des modifications de distribution est relativement lente par rapport aux changements de la phénologie. En effet, ces derniers peuvent être causés par une réponse à court terme dite plastique (et/ou une réponse à long terme dite d'évolution) (Bradshaw & Holzapfel, 2006) alors que les changements de distribution ne

s'observent clairement que sur le long terme. En effet, il a été estimé une remontée des espèces terrestres de 1,69 km/an vers le nord et 1,1 m/an en altitude (Chen *et al.*, 2011). Les phénomènes de contraction de l'aire de distribution en basse altitude et latitude sont peu étudiés car il est difficile de déterminer les extinctions à large échelle et les absences (Franco *et al.*, 2006; Bourougaaoui *et al.*, 2021b). De plus, un délai intervient entre le moment où les conditions deviennent favorables (ou défavorables) et la colonisation (ou l'extinction) de l'espèce dans la zone considérée (Franco *et al.*, 2006). Ainsi, l'étude de la distribution d'une espèce nécessite un intervalle de temps de plusieurs années entre chaque campagne d'observations. Par exemple, en France, l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière à INRAE réalise tous les cinq ans depuis 2005 une cartographie de l'aire de distribution de la processionnaire du pin à l'échelle de la France sur un maillage de 8 km × 8 km, ce qui permet d'évaluer son évolution tous les 5 ans. De plus, d'autres organismes tel que le Département de la Santé des Forêts font des signalements spontanés qui permettent d'avoir des indications sur l'évolution entre les 5 ans et de réajuster les mailles à prospecter en cas de nécessité. Cette méthode standardisée est relativement lourde mais a l'avantage de renseigner non seulement la présence mais aussi l'absence de l'espèce dans les différentes mailles (observation d'au moins un nid ou non) (Roques *et al.*, 2015), une donnée qui est rarement disponible dans la plupart des autres études. Une analyse des images de *Google Street View* a montré qu'il était possible de faire cette cartographie sur ordinateur, sans faire de déplacement sur le terrain, mais celle-ci est moins fiable à fine échelle spatiale et dépend des dates de mise à jour des photographies fournies par Google (Rousselet *et al.*, 2013). L'intérêt de proposer la phénologie comme indicateur du changement climatique en plus de l'avancée de son front Nord de colonisation est d'avoir un indicateur qui peut être mis à jour tous les ans, qui rende compte de la variabilité interannuelle des températures, et qui soit plus facilement observable sur le terrain par les scientifiques comme par le grand public (notamment pour les processions précoces).

6.2 La phénologie des espèces comme indicateur du changement climatique

La phénologie pourrait être un meilleur indicateur du changement climatique que la distribution. Toutefois, l'étude de la phénologie est complexe. Il existe plusieurs méthodes pour l'étudier mais aucune ne fait consensus (Parmesan, 2007; Fitchett *et al.*, 2015). La phénologie dépend de plusieurs facteurs tels que la température, les précipitations, l'humidité et la durée du jour. La plupart des études prennent en compte un seul de ces facteurs, la température. De plus, la phénologie varie dans le temps mais aussi dans l'espace (Parmesan, 2007). Ainsi, la phénologie à un point donné n'est pas forcément représentative de la phénologie de l'espèce en tout point de sa distribution (Ibáñez *et al.*, 2010; Hodgson *et al.*, 2011).

Comprendre les changements de phénologie qui sont causés par des adaptations comportementales ou physiologiques est complexe puisque les espèces changent d'environnement selon le stade de vie (Briscoe *et al.*, 2012). Chez les espèces qui ont un cycle de développement long, comme la processionnaire du pin, la différence de physiologie thermique entre les stades est plus importante du fait que ceux-ci sont exposés à des conditions environnementales plus contrastées (différentes saisons). Briscoe *et al.* (2012) ont mis en évidence l'importance de la biologie thermique des différents stades de vie sur la réponse phénologique de l'espèce au changement climatique (Briscoe *et al.*, 2012). L'utilisation d'un modèle phénologique intégrant les exigences thermiques de chaque stade permet de mieux

appréhender l'effet du changement climatique sur la phénologie de l'espèce puisque le modèle rend compte des réponses spécifiques des différents stades. Cela permet aussi de mettre en évidence la présence d'un effet de l'historique thermique sur un événement phénologique particulier (effet en cascade entre les stades).

Le changement de distribution des espèces peut difficilement être suivi via les sciences participatives ou de manière automatisée contrairement à la phénologie. De plus, l'avantage de la phénologie c'est qu'elle peut être suivie d'une année à l'autre et qu'il existe un grand nombre de données phénologiques du fait des activités agricoles (date de plantation, récolte et premier gel) et des pays enregistrant le changement des saisons depuis des années (premières feuillaisons, floraisons et vols) (Parmesan, 2006). De ce fait, la grande majorité des observations de l'impact du changement climatique sur les espèces concerne des modifications de leur phénologie (Parmesan, 2006). Ceci permet de suivre l'évolution de la phénologie au cours du temps et dans l'espace chez plusieurs taxa. Par conséquent, l'étude des changements de la phénologie d'une espèce semble plus rapide que l'étude de la distribution puisqu'il existe déjà un grand nombre de données pouvant servir de référence et que les changements phénologiques peuvent être observés à court terme. De manière générale, dans un premier temps, une recherche de données historiques de références puis dans un second temps une étude préliminaire de la phénologie peut être effectuée pour déterminer si le changement climatique affecte l'espèce.

7. Lien entre phénologie et distribution dans les effets du changement climatique

La phénologie et la distribution des espèces sont étroitement liées. La distribution d'une espèce dépend de la possibilité d'exposer les stades de vie à des conditions favorables. Elle dépend donc de la phénologie (Chuine, 2010; Yurk & Powell, 2010). D'après Macgregor *et al.*, l'avancée de la phénologie facilite l'expansion vers le nord des espèces qui présentent une plasticité de leur phénologie et du voltinisme (Macgregor *et al.*, 2019). En effet, chez les espèces qui réalisent plusieurs générations par an, une émergence précoce des adultes cause une augmentation de la croissance de la population au sein d'une même année et entre années, ainsi qu'une expansion de la distribution (Macgregor *et al.*, 2019). Au contraire, pour les espèces univoltines, une émergence précoce n'a pas d'effet clair pour les généralistes et un effet délétère sur la population chez les spécialistes avec une rétraction de l'aire de distribution (de l'habitat) (Macgregor *et al.*, 2019). De ce fait, l'étude de la phénologie peut être utilisée pour estimer les changements de distribution potentiels (Chuine & Beaubien, 2001; Morin *et al.*, 2007; Bishop *et al.*, 2013; Chapman *et al.*, 2014). Pour bien comprendre l'effet du changement climatique sur une espèce, il est donc nécessaire d'étudier la résultante de différents processus tels que le changement de distribution et de phénologie puisqu'ils sont liés.

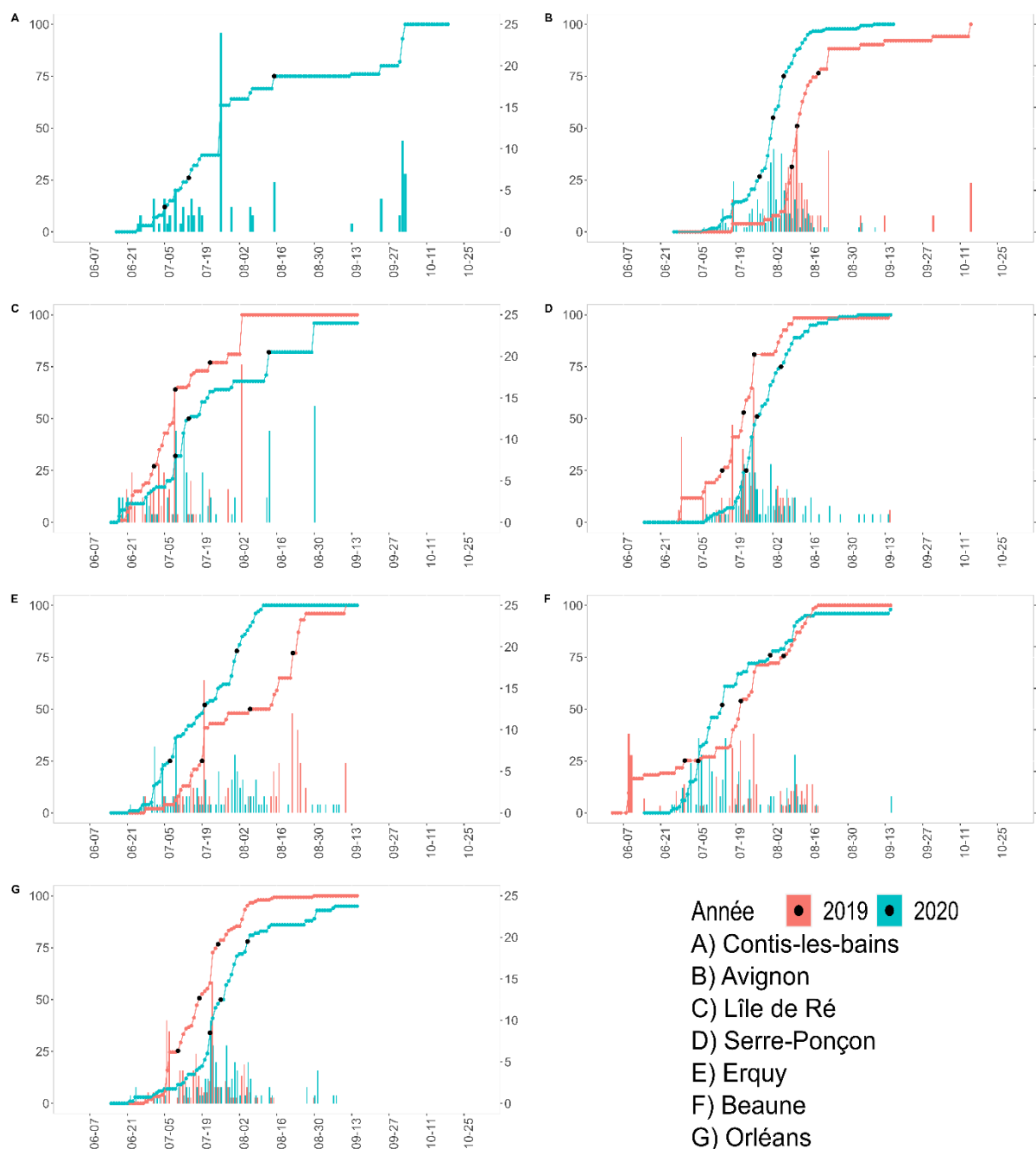
8. Extension de cette problématique aux espèces invasives

Une espèce invasive est une espèce exotique qui a été introduit par l'Homme (volontairement ou accidentellement) dans une zone au-delà de son aire de répartition actuelle, qui s'est établie et qui a le potentiel d'étendre sa distribution. Le plus souvent elle a un impact écologique, économique et/ou sanitaire (Sakai *et al.*, 2001). La processionnaire du pin est une espèce native en expansion, de ce fait elle peut être qualifiée d'espèce envahissante. De par les

transports par l'Homme et de l'apparition de foyers isolés (Robinet *et al.*, 2012), elle peut être aussi considérée comme espèce invasive. Les invasions biologiques augmentent de manière exponentielle à travers le monde (Pysek *et al.*, 2010; Roques *et al.*, 2016; Seebens *et al.*, 2018) et engendrent des coûts écologiques et économiques conséquents (Sakai *et al.*, 2001; Allendorf & Lundquist, 2003; Zenni *et al.*, 2021). Entre 1993 et 2018, les invasions biologiques en France, auraient engendré des coûts entre 1280 et 11 535 millions de dollars américains au minimum (Renault *et al.*, 2021). Pour les espèces natives, les modifications de phénologie et de distribution causées par le changement climatique peuvent favoriser la survie et entraîner une augmentation du risque de pullulation dans des zones où les populations étaient de faible densité. Ceci implique des pertes économiques, en terme de productions agricoles/forestières et d'autres services écosystémiques (Grab & Craparo, 2011; Fitchett *et al.*, 2019), et écologiques de par des désynchronisations et extinctions (Visser & Holleman, 2001; Primack *et al.*, 2009). Améliorer les connaissances concernant l'impact du changement climatique sur la phénologie et la distribution des espèces, notamment des espèces natives en expansion ou des espèces exotiques envahissantes, permettrait de mieux assurer leur gestion et de diminuer les coûts écologiques et économiques.

Annexes

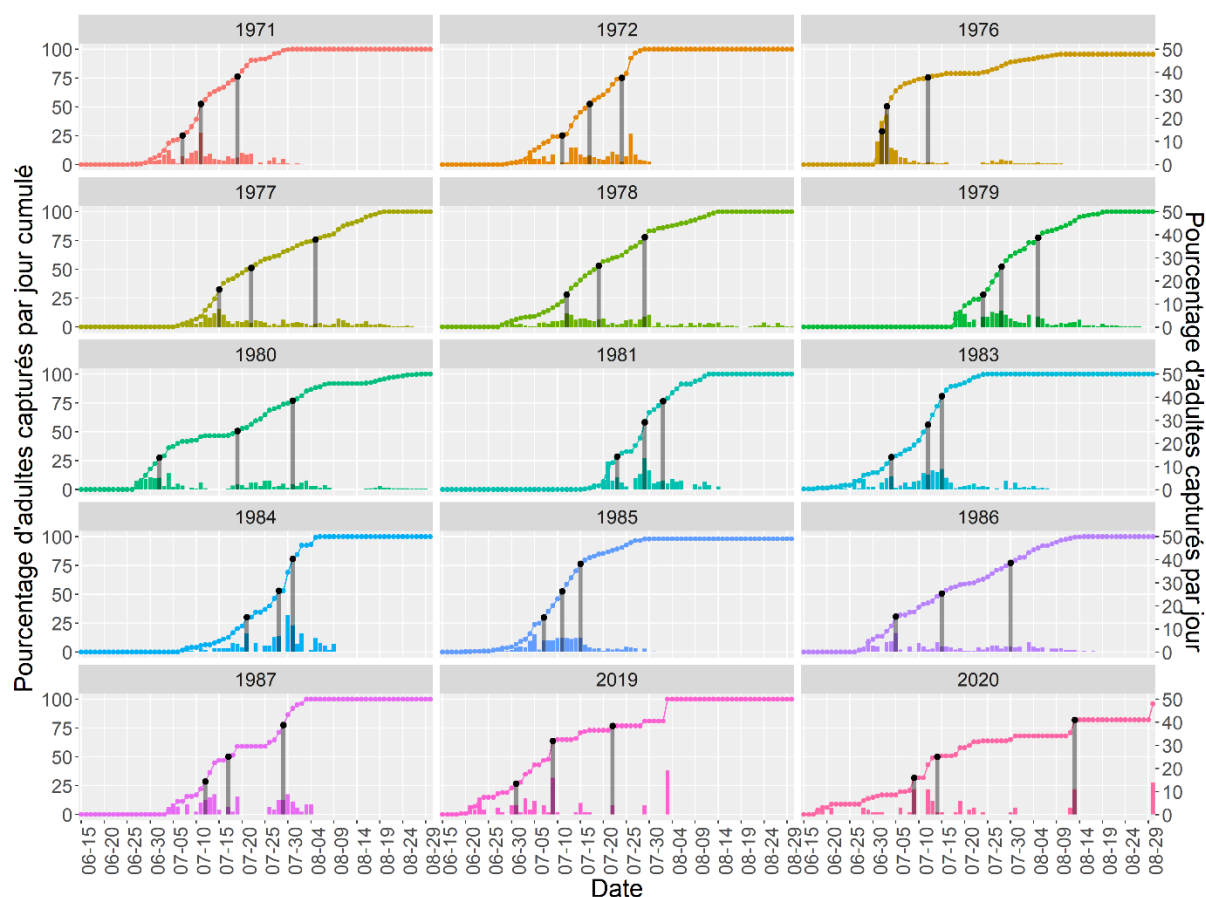
Pourcentage d'adultes capturés par jour cumulé



Pourcentage d'adultes capturés par jour

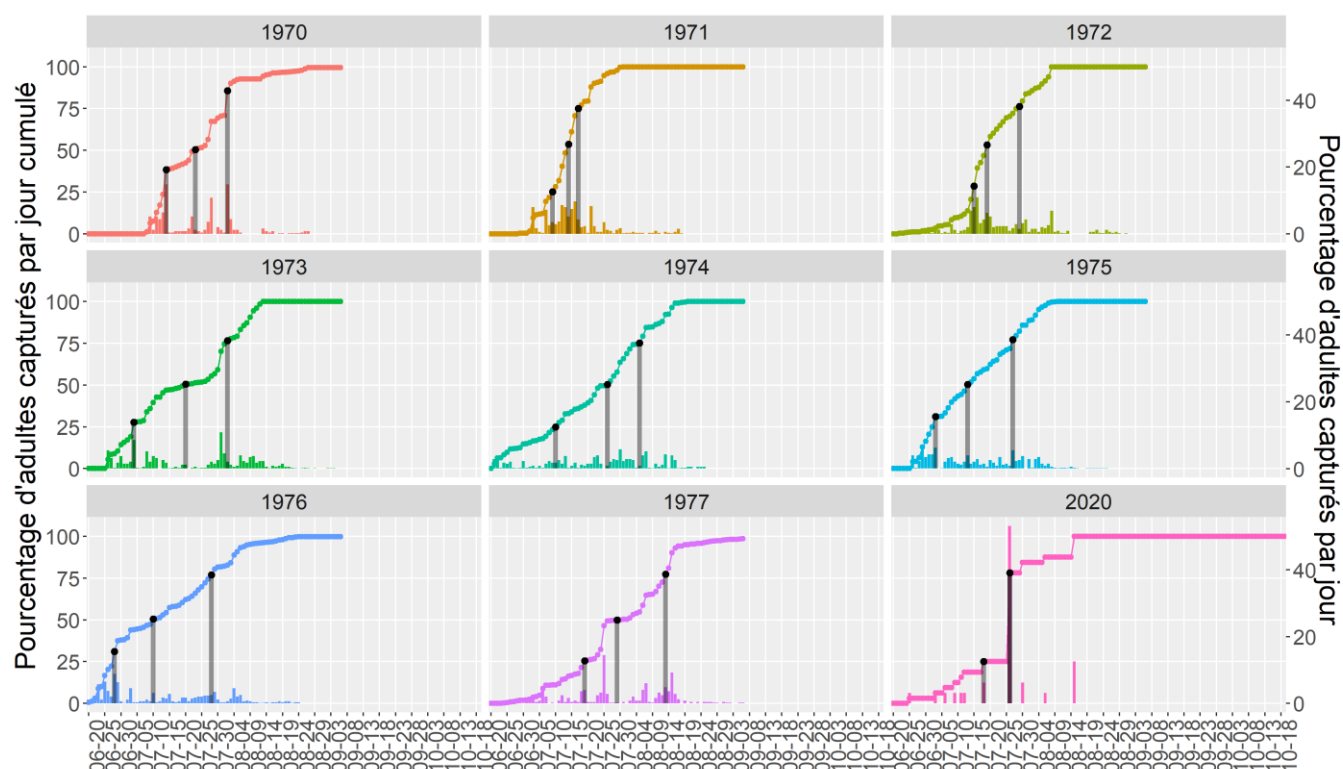
Annexe 1 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site et la saison d'observation.

Les premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était égal ou supérieur à 25, 50 et 75% sont représentées par des points noirs.



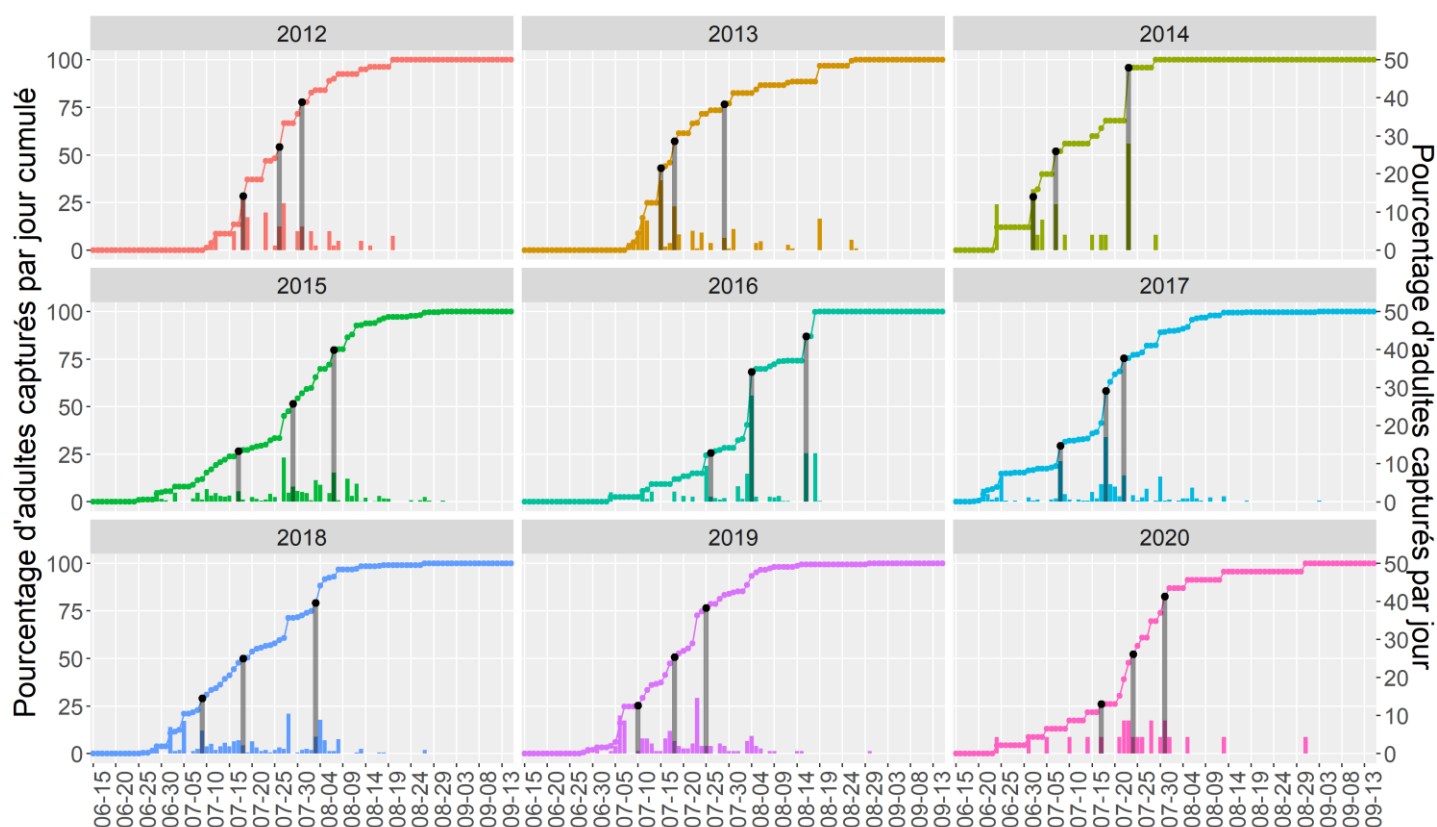
Annexe 2 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à l'île de Ré dans les années 1970-1980 et au cours des observations récentes menées dans le cadre de cette thèse.

Les premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était égal ou supérieur à 25, 50 et 75% sont représentées par des points noirs.



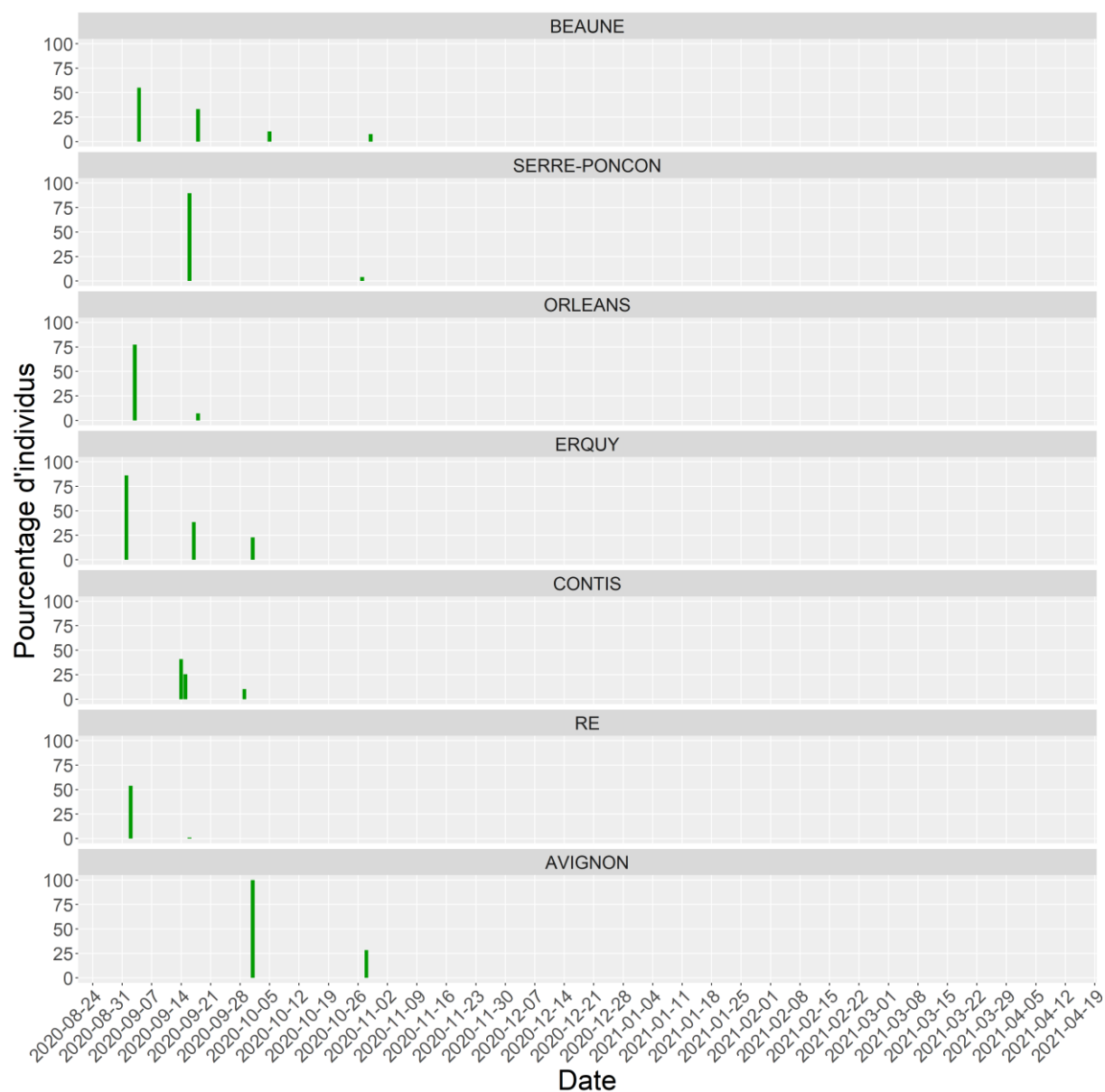
Annexe 3 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à Contis-les-bains dans les années 1970 et au cours des observations récentes menées dans le cadre de cette thèse.

Les premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était égal ou supérieur à 25, 50 et 75% sont représentées par des points noirs.

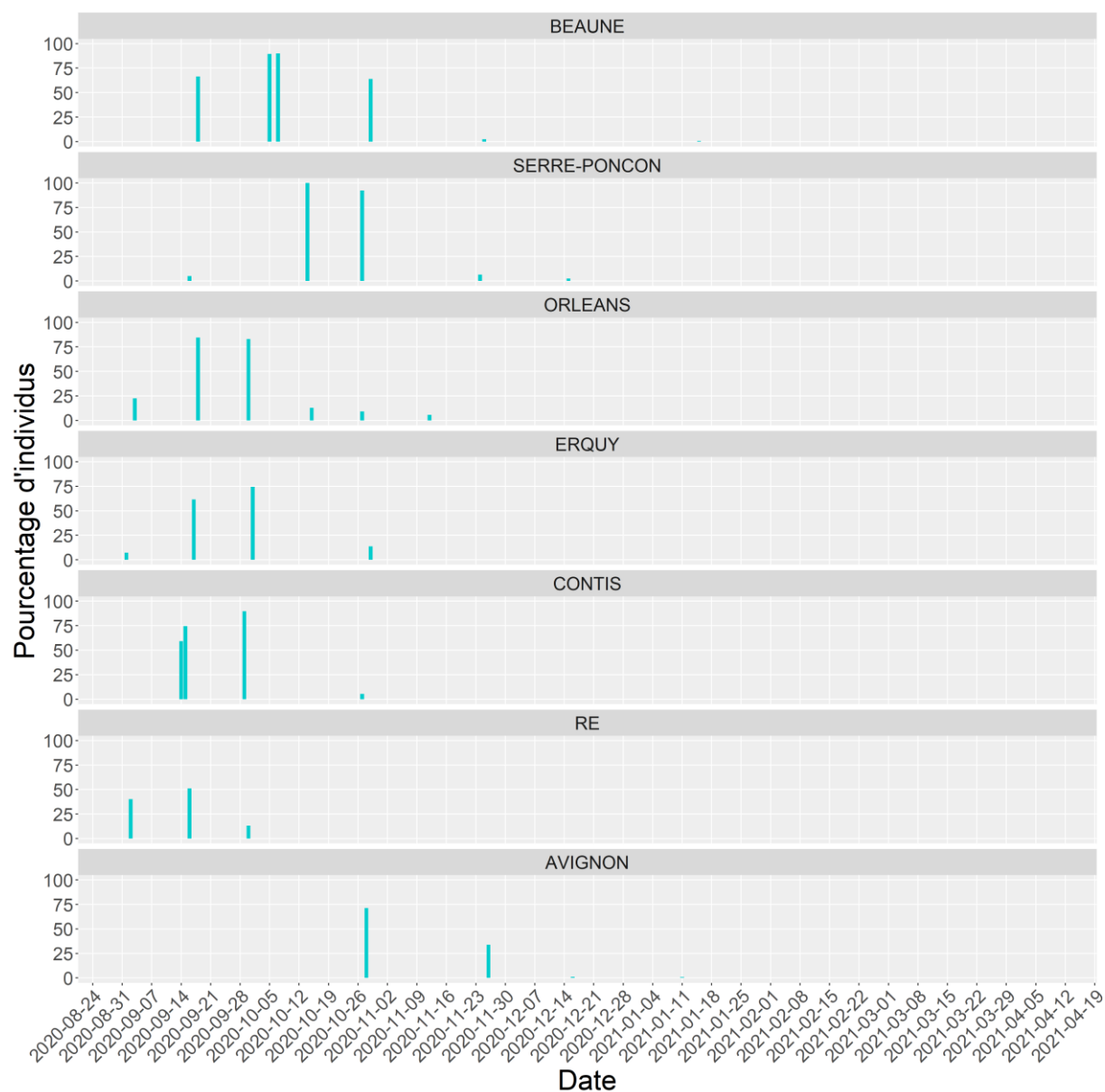


Annexe 4 : Captures journalières d'adultes en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant la saison d'observation à Orléans d'après la série continue de données obtenue depuis 2012 par l'URZF.

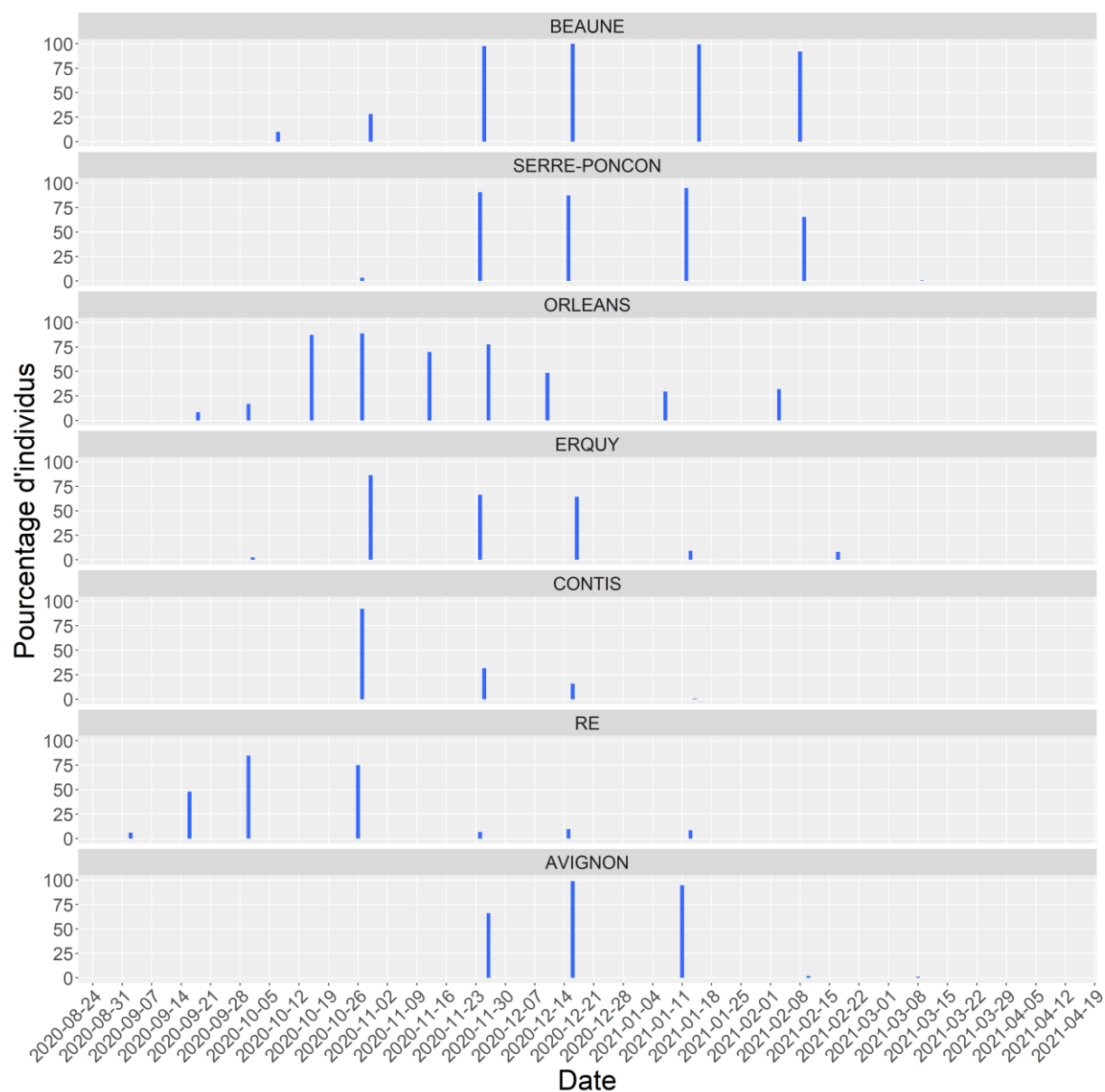
Les premières dates où le pourcentage de capture d'adultes mâles était égal ou supérieur à 25, 50 et 75% sont représentées par des points noirs.



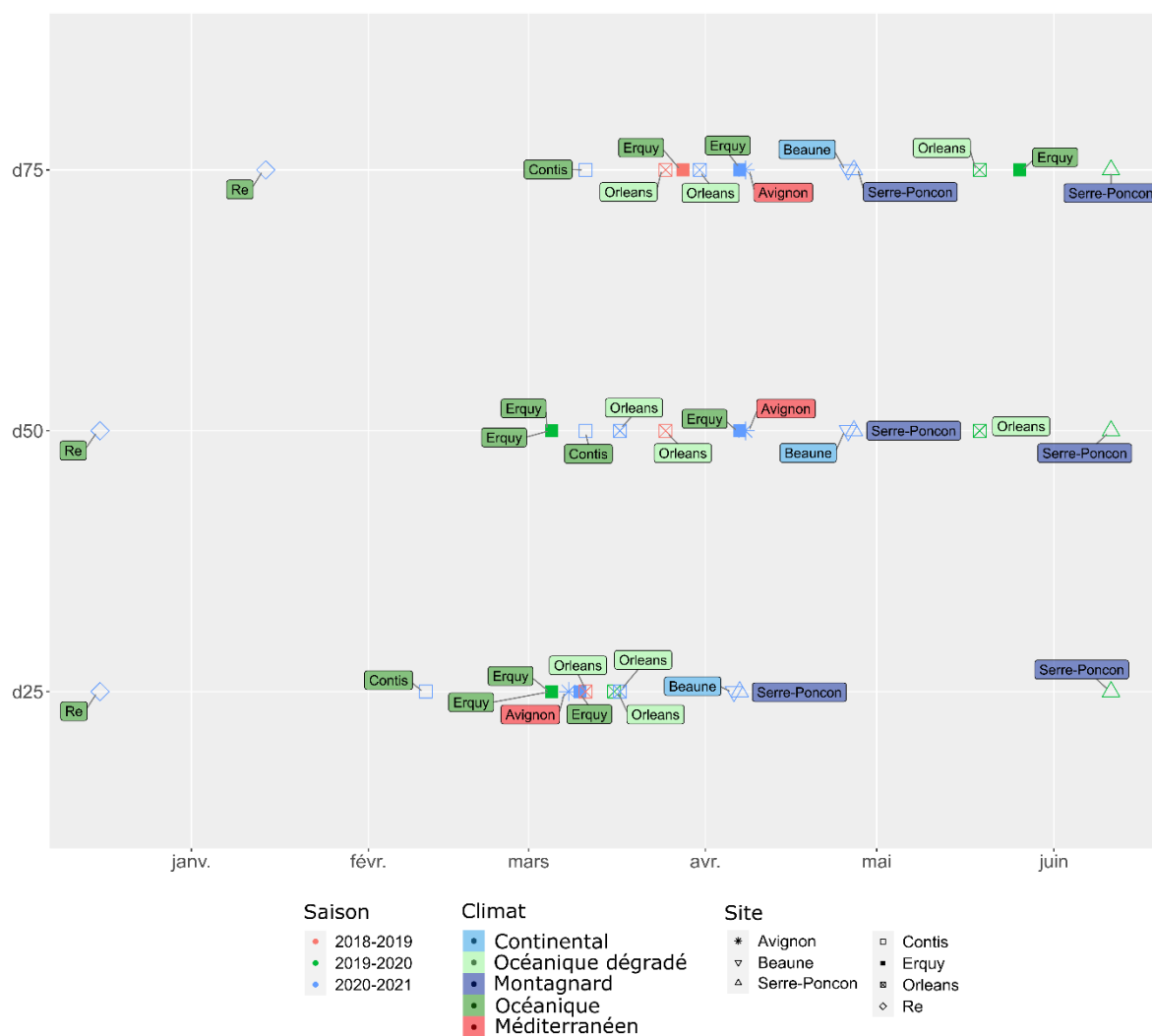
Annexe 5 : Pourcentage d'individus au stade L2 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.



Annexe 6 : Pourcentage d'individus au stade L3 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.

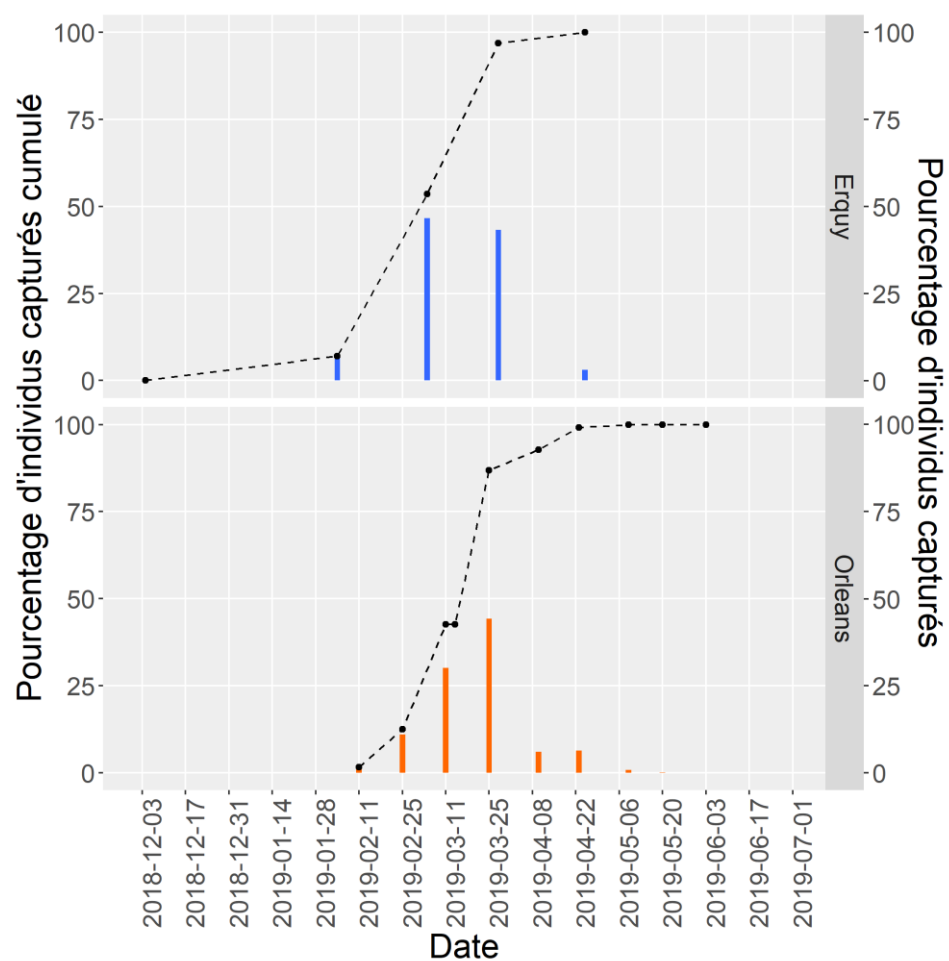


Annexe 7 : Pourcentage d'individus au stade L4 suivant la date de relevé et le site lors de la saison 2020-2021.

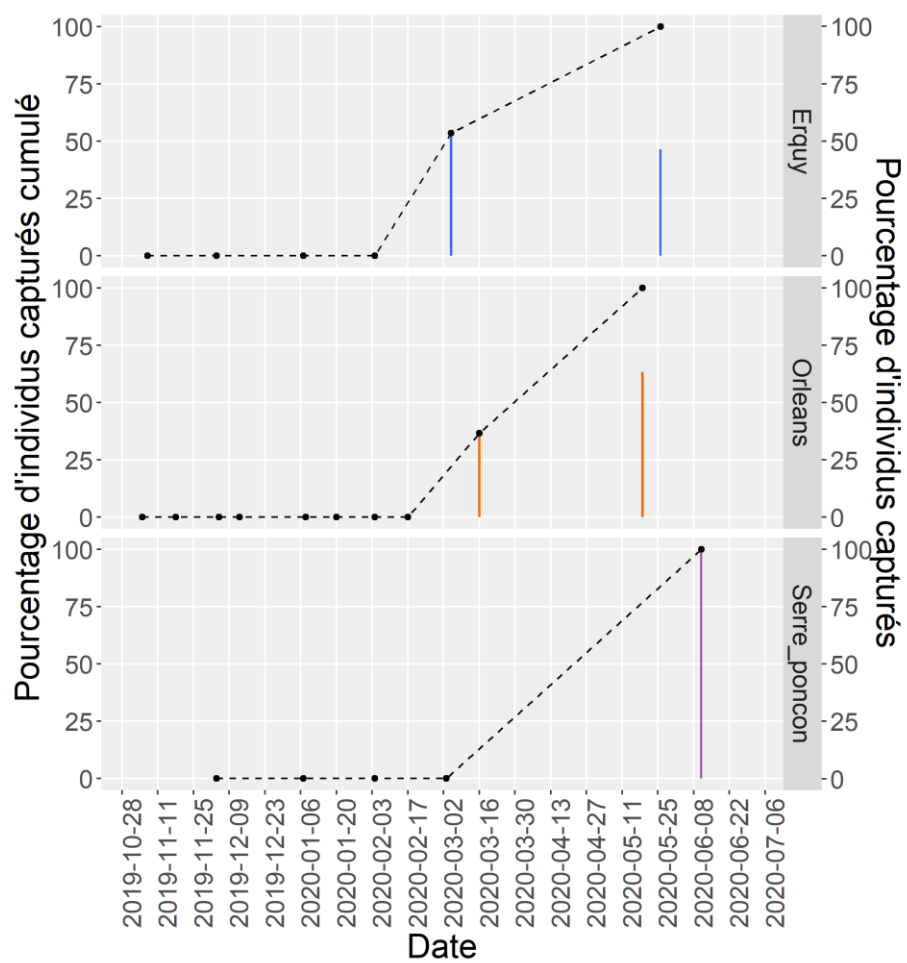


Annexe 8 : Représentation résumée de la distribution des captures au cours de la saison de piégeage (2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021) pour tous les sites.

Lors de la saison 2020-2021, pour le site d'Avignon, des captures ont été obtenues dès le premier relevé ainsi les estimations des d_{25} , d_{50} et d_{75} sont biaisées.

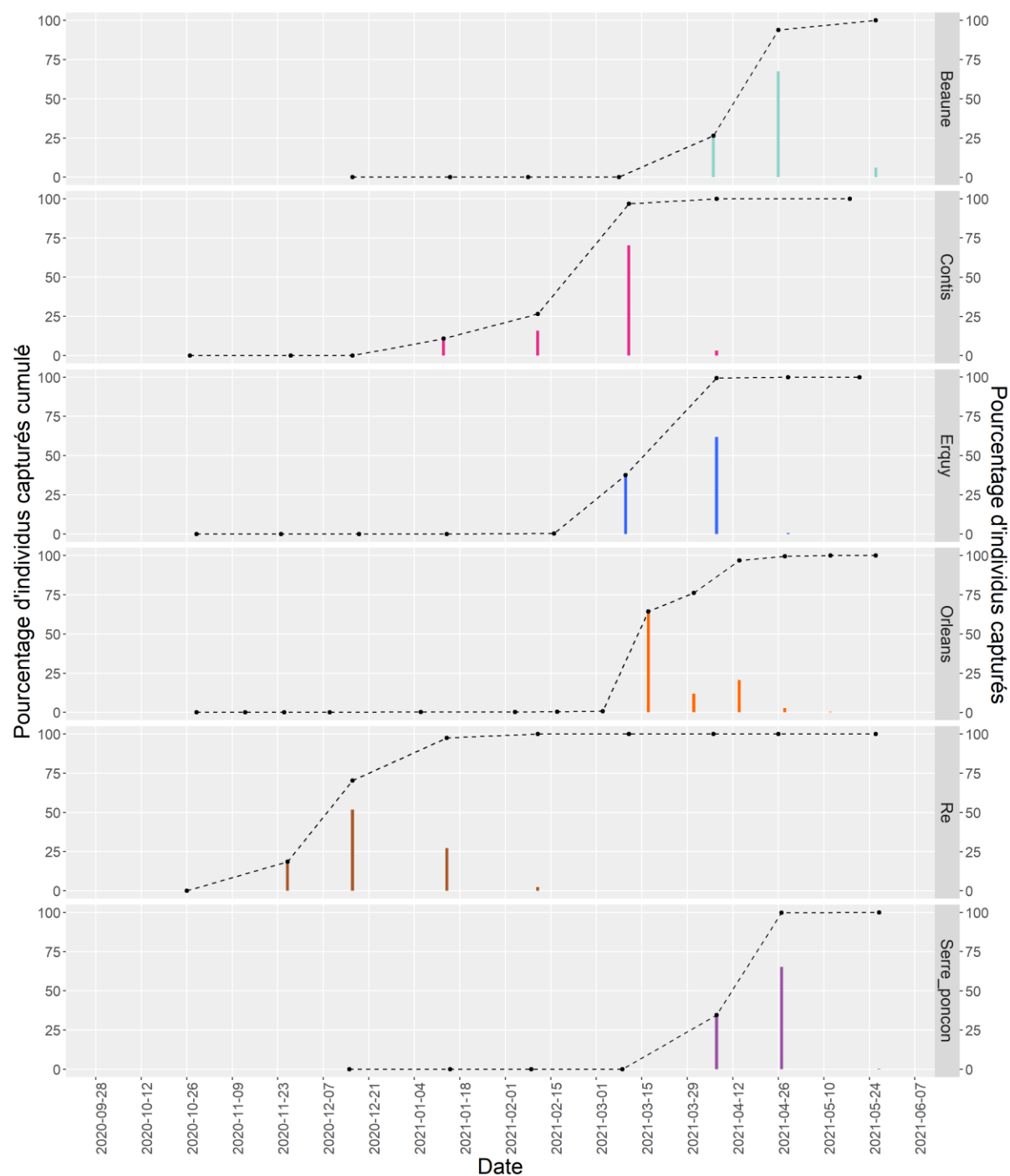


Annexe 9 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2018-2019.



Annexe 10 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2019-2020.

Suivis impactés par la crise sanitaire.



Annexe 11 : Captures d'individus dans les pièges à procession en pourcentage du total sur la saison (histogramme) et son cumul journalier en pourcentage (courbe) suivant le site durant la saison d'observation 2020-2021.

Annexe 12 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température minimale journalière d'octobre à mars entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.

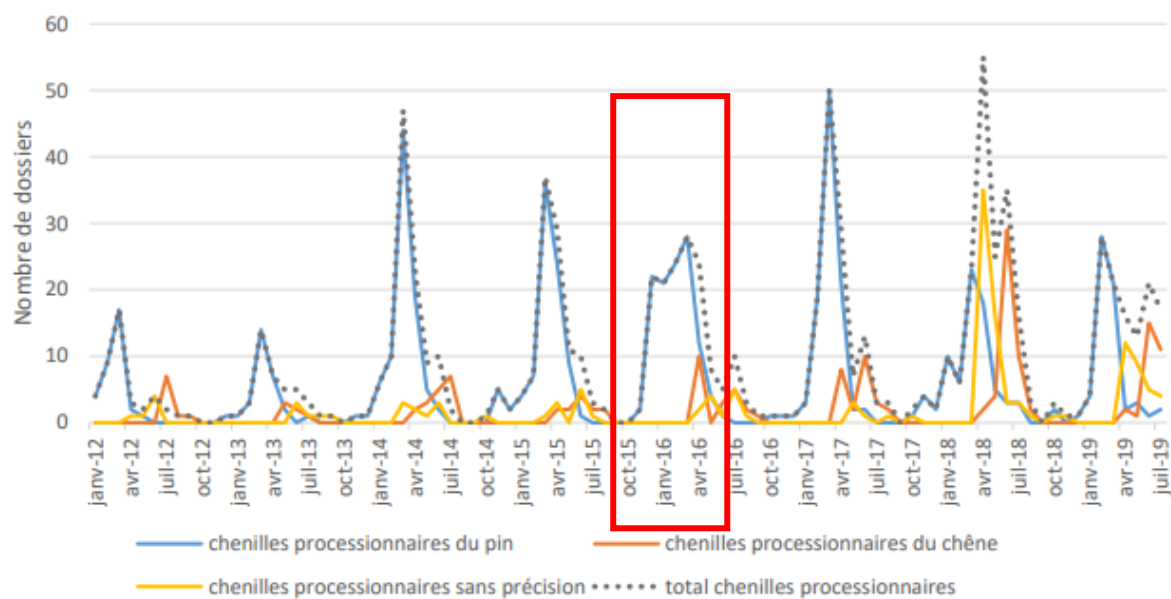
SITE	TEST	DDL	F	P VALUE	MOYENNE 1970-1990	MOYENNE 1991-2020	DIFFÉRENCE ENTRE LES MOYENNES
RÉ	ANOVA	1	6.285	1.55E-02	4.57	5.35	0.78
ERQUY	ANOVA	1	21.090	3.09E-05	6.41	7.29	0.88
ORLÉANS	ANOVA	1	7.915	7.04E-03	2.77	3.63	0.86
AVIGNON	ANOVA	1	9.960	2.74E-03	4.49	5.28	0.79
SERRE- PONÇON	ANOVA	1	8.290	5.89E-03	-0.22	0.51	0.73
BEAUNE	ANOVA	1	6.883	1.16E-02	1.74	2.50	0.76

Annexe 13 : Comparaison de la moyenne annuelle de la température maximale journalière de juillet et août entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.

SITE	TEST	DDL	F	P VALUE	MOYENNE 1970-1990	MOYENNE 1991-2020	DIFFÉRENCE ENTRE LES MOYENNES
RÉ	ANOVA	1	6.017	1.78E-02	24.27	25.21	0.94
ERQUY	ANOVA	1	14.930	3.29E-04	19.41	20.35	0.94
ORLÉANS	ANOVA	1	9.000	4.24E-03	24.48	25.82	1.34
AVIGNON	ANOVA	1	42.930	3.28E-08	28.68	31.05	2.37
SERRE- PONÇON	ANOVA	1	17.220	1.32E-04	26.1	27.71	1.61
BEAUNE	ANOVA	1	5.5240	2.29E-02	25.3	26.39	1.09

Annexe 14 : Comparaison du nombre de jours dont la température est supérieure à 35 °C et du nombre de jour dont la température est inférieure à 0 °C entre les périodes 1970-1990 et 1991-2020.

SITE	1970-1990		1991-2020	
	Nombre de jour avec une température > 35°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température < 0°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température > 35°C (pourcentage)	Nombre de jour avec une température < 0°C (pourcentage)
RÉ	17 (0,22%)	789 (10,29%)	37 (0,34%)	848 (7,74%)
ERQUY	0 (0,00%)	126 (1,64%)	1 (0,01%)	112 (1,02%)
ORLÉANS	4 (0,05%)	1324 (17,26%)	48 (0,44%)	1551 (14,15%)
AVIGNON	24 (0,31%)	699 (9,11%)	258 (2,35%)	839 (7,66%)
SERRE-PONÇON	4 (0,05%)	2107 (28,84%)	21 (0,19%)	2771 (25,29%)
BEAUNE	3 (0,04%)	1373 (17,90%)	59 (0,54%)	1980 (18,07%)



Annexe 15 : Nombre de dossier symptomatiques associés aux chenilles processionnaires entre janvier 2012 et juillet 2019 d'après ANSES (2020).

L'encadré rouge cible la saison 2015-2016 marquée par un nombre de dossier qui a commencé à augmenter en octobre et a diminué en avril alors que les autres années le pic était autour des mois de mars et avril.

Annexe 16 : Température minimale, moyenne et maximale d'exposition des stades L5 et L4 suivant les simulations de hausse et de baisse de la température moyenne journalière enregistrée à Orléans en 2019-2020 (T)

Simulated change in Orléans daily mean temperature	Minimal temperature (°C) at which L5 were exposed	Mean temperature (°C) at which L5 were exposed	Maximal temperature (°C) at which L5 were exposed	Minimal temperature (°C) at which L4 were exposed	Mean temperature (°C) at which L4 were exposed	Maximal temperature (°C) at which L4 were exposed
- 3 °C	0.4	9.85	23	-5	6.8	17.1
- 2 °C	-1.9	9.13	24	-4	7.46	18.1
- 1 °C	-3	8.84	19.1	-3	7.87	17.8
T	-2	9.05	20.1	-2	8.57	18.8
+ 1 °C	-1	9.42	18.6	-1	9.33	19.8
+ 2 °C	0	9.9	19.6	0	10.42	20.8
+ 3 °C	1	10.66	17.8	1	11.44	21.8

Bibliographie

- Abgrall J.F. (2001). Le réseau surveillance processionnaire du pin en France 1969-1989. Conception, historique, résultats. IRSTAE. <https://hal.inrae.fr/hal-02579986>.
- Addo-Bediako A., Chown S.L. & Gaston K.J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1445): 739-745. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1065>.
- Aimi A., Zocca A., Minerbi S., Hellrigl K., Gatto P. & Battisti A. (2006). The outbreak of the pine processionary moth in Venosta/Vinschgau: ecological and economic aspects. *Forest Observer* 2: 69-80.
- Allendorf F.W. & Lundquist L.L. (2003). Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology* 17 (1): 24-30.
- Altermatt F. (2010). Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1685): 1281-1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Anderegg W.R.L., Hicke J.A., Fisher R.A., Allen C.D., Aukema J., Bentz B., Hood S., Lichstein J.W., Macalady A.K., McDowell N., Pan Y., Raffa K., Sala A., Shaw J.D., Stephenson N.L., Tague C. & Zeppel M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208 (3): 674-683. <https://doi.org/10.1111/nph.13477>.
- Andersen L.H., Kristensen T.N., Loeschcke V., Toft S. & Mayntz D. (2010). Protein and carbohydrate composition of larval food affects tolerance to thermal stress and desiccation in adult *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology* 56 (4): 336-340. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.11.006>.
- Angilletta M.J. (2009). Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis* 1-302. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>.
- ANSES (2020). Expositions humaines à des chenilles émettant des poils urticants. Cas enregistrés par les Centres antipoison de janvier 2012 à juillet 2019. Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, Maisons-Alfort. <https://www.anses.fr/fr/system/files/Toxicovigilance2020SA0005Ra.pdf>.
- Arambourou H., Sanmartín-Villar I. & Stoks R. (2017). Wing shape-mediated carry-over effects of a heat wave during the larval stage on post-metamorphic locomotor ability. *Oecologia* 184 (1): 279-291. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3846-z>.
- Archaux F. (2003). Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps: Breeding upwards when climate is becoming warmer. *Ibis* 146 (1): 138-144. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00246.x>.
- Arnaldo P., Chacim S. & Lopes D. (2010). Effects of defoliation by the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* on biomass growth of young stands of *Pinus pinaster* in northern Portugal. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 3 (6): 159-162. <https://doi.org/10.3832/for0553-003>.
- Arnaldo P.S. & Torres L.M. (2006). Effect of different hosts on *Thaumetopoea pityocampa* populations in northeast Portugal. *Phytoparasitica* 34 (5): 523-530. <https://doi.org/10.1007/BF02981209>.
- Atkinson D. (1994). Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms? In: *Advances in Ecological Research*, Vol. 25. Elsevier, p. 1-58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3).
- Auger-Rozenberg M.-A., Denux O. & Kerdelhue C. (2013). Les parasites oophages de la processionnaire du pin. INRA.
- Avtzis N. (1986). Development of *Thaumetopoea pityocampa* schiff. (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) in relation to food consumption. *Forest Ecology and Management* 15 (1): 65-68. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(86\)90090-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(86)90090-3).

- Aydın T., Branco M., Güven Ö., Gonçalves H., Lima A., Karaca İ. & Butt T. (2018). Significant mortality of eggs and young larvae of two pine processionary moth species due to the entomopathogenic fungus *Metarhizium brunneum*. *Biocontrol Science and Technology* 28 (4): 317-331. <https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1447084>.
- Ayres M.P. & Lombardero M.J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of The Total Environment* 262 (3): 263-286. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00528-3).
- Backe K., Rousselet J., Bernard A., Frank S. & Roques A. (2021). Human health risks of invasive caterpillars increase with urban warming. *Landscape Ecology* 36 (5): 1475-1487. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01214-w>.
- Baier P., Pennerstorfer J. & Schopf A. (2007). PHENIPS—A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management* 249 (3): 171-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.020>.
- Barbaro L., Dulaurent A.-M., Payet K., Blache S., Vetillard F. & Battisti A. (2013). Winter bird numerical responses to a key defoliator in mountain pine forests. *Forest Ecology and Management* 296: 90-97. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.010>.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2006). Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (16): 6248-6251. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510397103>.
- Barton M.G., Terblanche J.S. & Sinclair B.J. (2019). Incorporating temperature and precipitation extremes into process-based models of African lepidoptera changes the predicted distribution under climate change. *Ecological Modelling* 394: 53-65. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.12.017>.
- Basso A., Negrisolo E., Zilli A., Battisti A. & Cerretti P. (2017). A total evidence phylogeny for the processionary moths of the genus *Thaumetopoea* (Lepidoptera: Notodontidae: Thaumetopoeinae). *Cladistics* 33 (6): 557-573. <https://doi.org/10.1111/cla.12181>.
- Basso A., Simonato M., Cerretti P., Paolucci P. & Battisti A. (2016). A review of the “summer” *Thaumetopoea* spp. (Lepidoptera: Notodontidae, Thaumetopoeinae) associated with *Cedrus* and *Pinus*. *Turkish Journal of Forestry* (17): 31-39.
- Battisti A. (1988). Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermuller). *Journal of Applied Entomology* 105 (1-5): 393-402. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1988.tb00202.x>.
- Battisti A., Avci M., Avtzi D.N., Jamaa M.L.B., Berardi L., Berretima W., Branco M., Chakali G., El Alaoui El Fels M.A., Frérot B., Hódar J.A., Ionescu-Mălăncuș I., İpekdağ K., Larsson S., Manole T., Mendel Z., Meurisse N., Mirchev P., Nemer N., Paiva M.-R., Pino J., Protasov A., Rahim N., Rousselet J., Santos H., Sauvard D., Schopf A., Simonato M., Yart A. & Zamoum M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In: Roques A. (éd.). *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 15-79. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_2.
- Battisti A., Holm G., Fagrell B. & Larsson S. (2011). Urticating Hairs in Arthropods: Their Nature and Medical Significance. *Annual Review of Entomology* 56 (1): 203-220. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144844>.
- Battisti A., Larsson S. & Roques A. (2017). Processionary Moths and Associated Urtication Risk: Global Change–Driven Effects. *Annual Review of Entomology* 62 (1): 323-342. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-034918>.
- Battisti A., Longo S., Tiberi R. & Triggiani O. (1998). Results and perspectives in the use of *Bacillus thuringiensis* Berl. var. *kurstaki* and other pathogens against *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) in Italy (Lep., Thaumetopoeidae). *Anzeiger für Schädlingkunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 71 (4): 72-76. <https://doi.org/10.1007/BF02767109>.

- Battisti A., Stastny M., Buffo E. & Larsson S. (2006). A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12 (4): 662-671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01124.x>.
- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques A. & Larsson S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15 (6): 2084-2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>.
- Baur B. & Baur A. (1993). Climatic Warming Due to Thermal Radiation from an Urban Area as Possible Cause for the Local Extinction of a Land Snail. *Journal of Applied Ecology* 30 (2): 333-340. <https://doi.org/10.2307/2404635>.
- Beebee T.J.C. (1995). Amphibian breeding and climate. *Nature* 374 (6519): 219-220. <https://doi.org/10.1038/374219a0>.
- Beever E.A., Hall L.E., Varner J., Loosen A.E., Dunham J.B., Gahl M.K., Smith F.A. & Lawler J.J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15 (6): 299-308. <https://doi.org/10.1002/fee.1502>.
- Berardi L., Branco M., Paiva M.R., Santos H. & Battisti A. (2015). Development time plasticity of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) populations under laboratory conditions. *Entomologia* 3:273: 19-24. <https://doi.org/10.4081/entomologia.2015.273>.
- Bergant K. & Trdan S. (2006). How reliable are thermal constants for insect development when estimated from laboratory experiments? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 120 (3): 251-256. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00433.x>.
- Bernhardt J.R., Sunday J.M., Thompson P.L. & O'Connor M.I. (2018). Nonlinear averaging of thermal experience predicts population growth rates in a thermally variable environment. *The Royal Society* 285: 1-10.
- Beugnet F., Chalvet-Monfray K. & Loukos H. (2009). FleaTickRisk: a meteorological model developed to monitor and predict the activity and density of three tick species and the cat flea in Europe. *Geospatial health* 4 (1): 97. <https://doi.org/10.4081/gh.2009.213>.
- Biliotti E. (1958). Les parasites et prédateurs de *Thaumetopoea Pityocampa* Schiff. (Lepidoptera). *Entomophaga* 3 (1): 23-34. <https://doi.org/10.1007/BF02372196>.
- Bishop T.R., Botham M.S., Fox R., Leather S.R., Chapman D.S. & Oliver T.H. (2013). The utility of distribution data in predicting phenology. *Methods in Ecology and Evolution* 4 (11): 1024-1032. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12112>.
- Boardman L., Grout T.G. & Terblanche J.S. (2012). False codling moth *Thaumatotibia leucotreta* (Lepidoptera, Tortricidae) larvae are chill-susceptible. *Insect Science* 19 (3): 315-328. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2011.01464.x>.
- Bonnet C. (1779). Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie: Observations diverses sur les insectes. Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. chez Samuel Fauche, Libraire du Roi., Neushatel, 444 p. <https://books.google.bj/books?id=c2sGAAAAQAAJ>.
- Bonsignore C.P., Manti F., Castiglione E. & Battisti A. (2019). Pupal traits and adult emergence in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae) are affected by pupal density. *European Journal of Entomology* 116: 320-329. <https://doi.org/10.14411/eje.2019.035>.
- Bouhot-Delduc L. (2005a). Dynamique des populations de la processionnaire du pin et extension de son aire de colonisation de 1981 à 2004 en France. DSF.
- Bouhot-Delduc L. (2005b). La gradation de la chenille processionnaire du pin a culminé sur la façade atlantique lors de l'hiver 2003-2004. DSF.
- Bourougaaoui A., Ben Jamâa M.L. & Robinet C. (2021a). Has North Africa turned too warm for a Mediterranean forest pest because of climate change? *Climatic Change* 165 (3-4): 46. <https://doi.org/10.1007/s10584-021-03077-1>.
- Bourougaaoui A., Robinet C., Jamaa M.L.B. & Laparie M. (2021b). Effects of climate warming on the pine processionary moth at the southern edge of its range: a retrospective analysis on egg survival in Tunisia. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.08.17.456665v2>.
- Boutte B. (2012). Bilan de la surveillance de la processionnaire du pin en forêt en 2011 et 2012. DSF.

- Boutte B. (2014). Bilan de la surveillance de la chenille processionnaire du pin en forêt. Cycle biologique 2013-2014. DSF.
- Bradshaw W.E. & Holzapfel C.M. (2006). Climate change: Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science* 312 (5779): 1477-1478. <https://doi.org/10.1126/science.1127000>.
- Branco M., Esquivel M.G., Cortez M. & Figueiredo E. (2019). Heat shock proteins expression and survival at fluctuating high temperature in the larvae of two moth species, *Helicoverpa armigera* and *Thaumetopoea pityocampa*. *Bulletin of Insectology* 72: 61-68.
- Bréda, Granier & Aussenac (2004). La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* (2): 109. <https://doi.org/10.4267/2042/5081>.
- Breshears D.D., Huxman T.E., Adams H.D., Zou C.B. & Davison J.E. (2008). Vegetation synchronously leans upslope as climate warms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (33): 11591-11592. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806579105>.
- Breuer M. & Devkota B. (1990). Studies on the importance of nest temperature of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Journal of Applied Entomology* 109 (1-5): 331-335. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1990.tb00060.x>.
- Breuer M., Devkota B., Douma-Petridou E., Koutsaftikis A. & Schmidt G.H. (1989). Studies on the exposition and temperature of nests of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) in Greece. *Journal of Applied Entomology* 107 (1-5): 370-375. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1989.tb00271.x>.
- Brinquin A.S. & Martin J.C. (2017). Les clés pour lutter contre la processionnaire du pin.
- Brinquin A.-S., Muller L. & GUÉRIN M. (2020). Face à la progression de la chenille urticante *Thaumetopoea pityocampa*, comment les gestionnaires d'espaces verts ont-ils modifié leurs techniques usage privé de lutte ? Quatre campagnes d'enquêtes ont été menées entre 2009 et 2019. *Phytoma* (735): 39-44.
- Briscoe N.J., Porter W.P., Sunnucks P. & Kearney M.R. (2012). Stage-dependent physiological responses in a butterfly cause non-additive effects on phenology. *Oikos* 121 (9): 1464-1472. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20049.x>.
- Broecker W.S. (1975). Climatic Change: Are We on the Brink of a Pronounced Global Warming? *Science* 189 (4201): 460-463. <https://doi.org/10.1126/science.189.4201.460>.
- Bujan J. & Kaspari M. (2017). Nutrition modifies critical thermal maximum of a dominant canopy ant. *Journal of Insect Physiology* 102: 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.08.007>.
- Bujan J., Roeder K.A., Yanoviak S.P. & Kaspari M. (2020). Seasonal plasticity of thermal tolerance in ants. *Ecology* 101 (6): e03051. <https://doi.org/10.1002/ecy.3051>.
- Buradino M. (2019). AUTOPPheno –Etude de technologies automatisées de monitoring des adultes lépidoptères ravageurs afin d'optimiser les périodes d'utilisation des stratégies de lutte en alternative aux produits phytopharmaceutiques. Etude conduite sur la processionnaire du pin, INRAE.
- Burban C., Rocha S., Leblois R., Rossi J.-P., Sauné L., Branco M. & Kerdelhué C. (2020). From sympatry to parapatry: a rapid change in the spatial context of incipient allochronic speciation. *Evolutionary Ecology* 34 (1): 101-121. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-10021-4>.
- Butin E., Porter A.H. & Elkinton J. (2005). Adaptation during biological invasions and the case of *Adelges tsugae*. *Evolutionary Ecology Research* 7: 887-900.
- Cahill A.E., Aiello-Lammens M.E., Fisher-Reid M.C., Hua X., Karanewsky C.J., Yeong Ryu H., Sbeglia G.C., Spagnolo F., Waldron J.B., Warsi O. & Wiens J.J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280 (1750): 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1890>.
- Caillon R., Suppo C., Casas J., Woods H.A. & Pincebourde S. (2014). Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: implications for behavioural thermoregulation by arthropods. *Functional Ecology* 28: 1449-1458. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12288>.

- Cariboni J., Gatelli D., Liska R. & Saltelli A. (2007). The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling* 203 (1-2): 167-182. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.10.045>.
- Carrington L.B., Armijos M.V., Lambrechts L., Barker C.M. & Scott T.W. (2013). Effects of Fluctuating Daily Temperatures at Critical Thermal Extremes on *Aedes aegypti* Life-History Traits. *PLoS ONE* 8 (3): 1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058824>.
- Carus S. (2004). Impact of defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) on radial, height and volume growth of calabrian pine (*Pinus brutia*) trees in Turkey. *Phytoparasitica* 32 (5): 459-469. <https://doi.org/10.1007/BF02980440>.
- Castagneyrol B., Damestoy T. & Jactel H. (2019). La chenille processionnaire du pin : une menace ? *Forêt-entreprise* (241): 51-57.
- Castagneyrol B., Jactel H., Charbonnier Y., Barbaro L. & Dulaurent-Mercadal A.-M. (2014a). Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects: Egg mortality in *Thaumetopoea pityocampa*. *Agricultural and Forest Entomology* 16 (3): 284-292. <https://doi.org/10.1111/afe.12056>.
- Castagneyrol B., Régolini M. & Jactel H. (2014b). Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth. *Basic and Applied Ecology* 15 (6): 516-523. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.06.008>.
- Cawdell-Smith A.J., Todhunter K.H., Perkins N.R. & Bryden W.L. (2013). Exposure of mares to processionary caterpillars (*Ochrogaster lunifer*) in early pregnancy: An additional dimension to equine amnionitis and fetal loss. *Equine Veterinary Journal* 45 (6): 755-760. <https://doi.org/10.1111/evj.12044>.
- Chapman D.S., Haynes T., Beal S., Essl F. & Bullock J.M. (2014). Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Global Change Biology* 20 (1): 192-202. <https://doi.org/10.1111/gcb.12380>.
- Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemuller R., Roy D.B. & Thomas C.D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333 (6045): 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>.
- Chown S., Hoffmann A., Kristensen T., Angilletta M., Stenseth N. & Pertoldi C. (2010). Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43 (1): 3-15. <https://doi.org/10.3354/cr00879>.
- Chaine I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1555): 3149-3160. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>.
- Chaine I. & Beaubien E.G. (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4 (5): 500-510. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x>.
- Chaine I., Kramer K. & Hänninen H. (2003). Plant Development Models. In: Schwartz M.D. (éd.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*, Vol. 39. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 217-235. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3_14.
- Cohen J.M., Lajeunesse M.J. & Rohr J.R. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change* 8 (3): 224-228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>.
- Cohet Y., Voudibio J. & David J.R. (1980). Thermal tolerance and geographic distribution: A comparison of cosmopolitan and tropical endemic *Drosophila* species. *Journal of Thermal Biology* 5 (2): 69-74. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(80\)90002-9](https://doi.org/10.1016/0306-4565(80)90002-9).
- Colinet H., Larmor V., Laparie M. & Renault D. (2012). Exploring the plastic response to cold acclimation through metabolomics. *Functional Ecology* 26 (3): 711-722. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01985.x>.
- Colinet H., Renault D., Hance T. & Vernon P. (2006). The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. *Physiological Entomology* 31 (3): 234-240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00511.x>.

- Colinet H., Rinehart J.P., Yocum G.D. & Greenlee K.J. (2018). Mechanisms underpinning the beneficial effects of fluctuating thermal regimes in insect cold tolerance. *The Journal of Experimental Biology* 221: jeb164806. <https://doi.org/10.1242/jeb.164806>.
- Colinet H., Sinclair B.J., Vernon P. & Renault D. (2015). Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annual Review of Entomology* 60 (1): 123-140. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>.
- Comte L. & Grenouillet G. (2013). Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography* 36 (11): 1236-1246. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00282.x>.
- Cowles R.B. & Bogert C.M. (1945). A Preliminary Study of the Thermal Requirements of Desert Reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Volume 83: Article 5. Raymond Bridgman Cowles, Charles Mitchell Bogert. *The Quarterly Review of Biology* 20 (2): 170-170. <https://doi.org/10.1086/394795>.
- Crick H.Q.P., Dudley C., Glue D.E. & Thomson D.L. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388 (6642): 526-526. <https://doi.org/10.1038/41453>.
- Crozier L. (2004). Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology* 85 (1): 231-241. <https://doi.org/10.1890/02-0607>.
- Damos P. & Savopoulou-Soultani M. (2012). Temperature-Driven Models for Insect Development and Vital Thermal Requirements. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012: 1-13. <https://doi.org/10.1155/2012/123405>.
- Danks H.V. (1983). Extreme Individuals in Natural Populations. *Bulletin of the Entomological Society of America* 29 (1): 41-48. <https://doi.org/10.1093/besa/29.1.41>.
- de Boer J. & Harvey J. (2020). Range-Expansion in Processionary Moths and Biological Control. *Insects* 11 (5): 1-15. <https://doi.org/10.3390/insects11050267>.
- De Frenne P., Zellweger F., Rodríguez-Sánchez F., Scheffers B.R., Hylander K., Luoto M., Vellend M., Verheyen K. & Lenoir J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution* 3 (5): 744-749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>.
- Delava E., Allemand R., Léger L., Fleury F. & Gibert P. (2014). The rapid northward shift of the range margin of a Mediterranean parasitoid insect (Hymenoptera) associated with regional climate warming. *Journal of Biogeography* 41 (7): 1379-1389. <https://doi.org/10.1111/jbi.12314>.
- DeLucia E.H., Casteel C.L., Nabity P.D. & O'Neill B.F. (2008). Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (6): 1781-1782. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712056105>.
- Démolin G. (1965). Grégarisme et subsocialité chez *Thaumetopoea pityocampa*. Nids d'hiver - activité de tissage. Présenté à Compte rendu du Ve congrès de l'union internationale pour l'étude des insectes sociaux, Toulouse, p. 69-77.
- Démolin G. (1969a). Incidence of some factors affecting the social behaviour of larvae of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera) during the period of the pupation procession. Their repercussions on the effectiveness of parasites. In: *Biological Control in the Forest*. Pont-a-Mousson.
- Démolin G. (1969b). Bioécologie de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidences des facteurs climatiques. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales* (23): 9-24.
- Démolin G. (1990). Reflexions générales sur la diapause et les diapauses prolongées chez la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Denis et Schiff., Lepidoptera Thaumetopoeidae. Présenté à Colloque INRA cycles saisonniers chez les invertébrés, Dourdan, p. 31.
- Démolin G., Bouhot-Delduc L. & Abgrall J.F. (1998). Dynamique des populations de la chenille processionnaire du pin et climat. *Les cahiers du DSF* 45-51.
- Denlinger D.L., Joplin K.H., Chen C.-P. & Lee R.E. (1991). Cold Shock and Heat Shock. In: Lee R.E. & Denlinger D.L. (éd.). *Insects at Low Temperature*. Springer US, Boston, MA, p. 131-148. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0190-6_6.

- Deutsch C.A., Tewksbury J.J., Huey R.B., Sheldon K.S., Ghalambor C.K., Haak D.C. & Martin P.R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (18): 6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>.
- Devkota B. & Schmidt G.H. (1990). Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology* 109 (1-5): 321-330. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1990.tb00059.x>.
- Diamond S.E., Cayton H., Wepprich T., Jenkins C.N., Dunn R.R., Haddad N.M. & Ries L. (2014). Unexpected phenological responses of butterflies to the interaction of urbanization and geographic temperature. *Ecology* 95 (9): 2613-2621. <https://doi.org/10.1890/13-1848.1>.
- Doi H. (2008). Delayed phenological timing of dragonfly emergence in Japan over five decades. *Biology Letters* 4 (4): 388-391. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0234>.
- Donat M.G., Alexander L.V., Yang H., Durre I., Vose R., Dunn R.J.H., Willett K.M., Aguilar E., Brunet M., Caesar J., Hewitson B., Jack C., Klein Tank A.M.G., Kruger A.C., Marengo J., Peterson T.C., Renom M., Oria Rojas C., Rusticucci M., Salinger J., Elayah A.S., Sekele S.S., Srivastava A.K., Trewin B., Villarroel C., Vincent L.A., Zhai P., Zhang X. & Kitching S. (2013). Updated analyses of temperature and precipitation extreme indices since the beginning of the twentieth century: The HadEX2 dataset: HADEX2-GLOBAL GRIDDED CLIMATE EXTREMES. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 118 (5): 2098-2118. <https://doi.org/10.1002/jgrd.50150>.
- Douguédroit A. (1965). Remarques de climatologie et d'écologie végétale à propos des deux versants d'adret et d'ubac à Peïra-Cava (A-M). *Bulletin de l'Association de géographes français* 42 (334): 13-26. <https://doi.org/10.3406/bagf.1965.5733>.
- Drake J.M. & Kramer A.M. (2011). Allee Effects. *Nature Education Knowledge* 3 (10): 1-8.
- Duffy G.A., Coetzee B.W., Janion-Scheepers C. & Chown S.L. (2015). Microclimate-based macrophysiology: implications for insects in a warming world. *Current Opinion in Insect Science* 11: 84-89. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.09.013>.
- Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Vétillard F., Menassieu P. & Jactel H. (2012). Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14 (1): 19-27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x>.
- Durant J., Hjermann D., Ottersen G. & Stenseth N. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33: 271-283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>.
- Easterling D.R. (2000). Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289 (5487): 2068-2074. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068>.
- Economos A.C. & Lints F.A. (1986). Developmental Temperature and Life Span in *Drosophila melanogaster*. *Gerontology* 32 (1): 28-36. <https://doi.org/10.1159/000212762>.
- EPA (2009). CREM Draft Guidance for Environmental Models. Council for Regulatory Environmental Modelling (CREM).
- Evans M.R. (2012). Modelling ecological systems in a changing world. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1586): 181-190. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0172>.
- Filazzola A., Matter S.F. & MacIvor J.S. (2021). The direct and indirect effects of extreme climate events on insects. *Science of The Total Environment* 769: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145161>.
- Fischer E.M. & Knutti R. (2014). Detection of spatially aggregated changes in temperature and precipitation extremes: Fischer and Knutti: Detection of changes in extremes. *Geophysical Research Letters* 41 (2): 547-554. <https://doi.org/10.1002/2013GL058499>.
- Fitchett J.M., Grab S.W. & Portwig H. (2019). Progressive delays in the timing of sardine migration in the southwest Indian Ocean. *South African Journal of Science* 115 (7/8): 1-6. <https://doi.org/10.17159/sajs.2019/5887>.

- Fitchett J.M., Grab S.W. & Thompson D.I. (2015). Plant phenology and climate change: Progress in methodological approaches and application. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 39 (4): 460-482. <https://doi.org/10.1177/0309133315578940>.
- Fitzgerald T.D. (2003). Role of trail pheromone in foraging and processionary behavior of pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa*. *Journal of Chemical Ecology* 29 (3): 513-532.
- Fitzgerald T.D., Miller S. & Smith M. (2012). Thermal properties of the tent of early instar colonies of the eastern tent caterpillar, *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Journal of Thermal Biology* 37 (8): 615-624. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.07.010>.
- Floater G.J. (1996). Life History Comparisons of Ground- and Canopy-Nesting Populations of *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schaffer (Lepidoptera: Thaumetopoeidae): Evidence for Two Species? *Australian Journal of Entomology* 35 (3): 223-230. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1996.tb01395.x>.
- Forister M.L. & Shapiro A.M. (2003). Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California: Phenological changes in California butterflies. *Global Change Biology* 9 (7): 1130-1135. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00643.x>.
- Forrest J. & Miller-Rushing A.J. (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1555): 3101-3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>.
- Franco A.M.A., Hill J.K., Kitschke C., Collingham Y.C., Roy D.B., Fox R., Huntley B. & Thomas C.D. (2006). Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries: Southern range boundary extinctions. *Global Change Biology* 12 (8): 1545-1553. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01180.x>.
- Frank S.D. & Just M.G. (2020). Can Cities Activate Sleeper Species and Predict Future Forest Pests? A Case Study of Scale Insects. *Insects* 11 (3): 142. <https://doi.org/10.3390/insects11030142>.
- Gates D. & Schmerl R.B. (1980). *Perspectives of Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, 609 p.
- Gely C., Laurance S.G.W. & Stork N.E. (2020). How do herbivorous insects respond to drought stress in trees? *Biological Reviews* 95 (2): 434-448. <https://doi.org/10.1111/brv.12571>.
- Géri C. (1980a). Chapitre VIII: Etudes sur les populations de Processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff, Lepidoptera Thaumetopoeidae). *Ecologia mediterranea* 6 (1): 151-172. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1980.972>.
- Géri C. (1980b). Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers : Cas de *Diprion pini* L. (Hymenoptère Diprionidae). *Dynamique des populations de la processionnaire du pin Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lépidoptère Thaumetopoeidae) dans l'île de Corse. Paris-Sud, 249 p.
- Geri C., Miller C. & Xeuxet D. (1985). Mesure des populations de processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff - Lépidoptère Thaumetopoeidae) au Mont-Ventoux. *Annales des Sciences Forestières* 42 (2): 143-184. <https://doi.org/10.1051/forest:19850202>.
- Gertsev V. & Gertseva V. (2004). Classification of mathematical models in ecology. *Ecological Modelling* 178 (3-4): 329-334. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.03.009>.
- Glazaczow A., Orwin D. & Bogdziewicz M. (2016). Increased temperature delays the late-season phenology of multivoltine insect. *Scientific Reports* 6 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1038/srep38022>.
- Godefroid M., Rocha S., Santos H., Paiva M.-R., Burban C., Kerdelhué C., Branco M., Rasplus J.-Y. & Rossi J.-P. (2016). Climate constrains range expansion of an allochronic population of the pine processionary moth. *Diversity and Distributions* 22 (12): 1288-1300. <https://doi.org/10.1111/ddi.12494>.
- Gomi T., Nagasaka M., Fukuda T. & Hagihara H. (2007). Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125 (2): 179-184. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00616.x>.
- Goussard F., Saintonge F.-X., Auger-Rozenberg M.-A., Pasquier-Barre F. & Rousselet J. (1999). Accroissement des risques de dégâts de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*

- Denis & Schiff. en région Centre, du au réchauffement climatique (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). Annales de la Société Entomologique de France 35: 341-343.
- Grab S. & Craparo A. (2011). Advance of apple and pear tree full bloom dates in response to climate change in the southwestern Cape, South Africa: 1973–2009. Agricultural and Forest Meteorology 151 (3): 406-413. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.11.001>.
- Groenen F. & Meurisse N. (2012). Historical distribution of the oak processionary moth *Thaumetopoea processionea* in Europe suggests recolonization instead of expansion. Agricultural and Forest Entomology 14 (2): 147-155. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00552.x>.
- Halbig P. (2021). Model development for hazard assessment of oak processionary moth (*Thaumetopoea processionea*). Université de Vienne, 328 p.
- Hamby D.M. (1994). A review of techniques for parameter sensitivity analysis of environmental models. Environmental Monitoring and Assessment 32 (2): 135-154. <https://doi.org/10.1007/BF00547132>.
- Harrington R., Woiwod I. & Sparks T. (1999). Climate change and trophic interactions. Trends in Ecology & Evolution 14 (4): 146-150. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01604-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01604-3).
- Hayhoe K., Cayan D., Field C.B., Frumhoff P.C., Maurer E.P., Miller N.L., Moser S.C., Schneider S.H., Cahill K.N., Cleland E.E., Dale L., Drapek R., Hanemann R.M., Kalkstein L.S., Lenihan J., Lunch C.K., Neilson R.P., Sheridan S.C. & Verville J.H. (2004). Emissions pathways, climate change, and impacts on California. Proceedings of the National Academy of Sciences 101 (34): 12422-12427. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404500101>.
- Hazell S.P., Pedersen B.P., Worland M.R., Blackburn T.M. & Bale J.S. (2008). A method for the rapid measurement of thermal tolerance traits in studies of small insects. Physiological Entomology 33 (4): 389-394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00637.x>.
- Helle H., Koskela E. & Mappes T. (2012). Life in varying environments: experimental evidence for delayed effects of juvenile environment on adult life history: Life in varying environments. Journal of Animal Ecology 81 (3): 573-582. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01937.x>.
- Hereford J., Schmitt J. & Ackerly D.D. (2017). The seasonal climate niche predicts phenology and distribution of an ephemeral annual plant, *Mollugo verticillata*. Journal of Ecology 105 (5): 1323-1334. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12739>.
- Hoch G., Toffolo E.P., Netherer S., Battisti A. & Schopf A. (2009). Survival at low temperature of larvae of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* from an area of range expansion. Agricultural and Forest Entomology 11 (3): 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00431.x>.
- Hódar J.A., Castro J. & Zamora R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. Biological Conservation 110 (1): 123-129. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00183-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00183-0).
- Hodar J.A., Zamora R. & Castro J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. Ecological Entomology 27 (3): 292-301. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00415.x>.
- Hódar J.A., Zamora R., Castro J. & Baraza E. (2004). Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. Acta Oecologica 26 (3): 203-210. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.05.004>.
- Hodgson J.A., Thomas C.D., Oliver T.H., Anderson B.J., Brereton T.M. & Crone E.E. (2011). Predicting insect phenology across space and time. Global Change Biology 17 (3): 1289-1300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02308.x>.
- Hoffmann A.A., Anderson A. & Hallas R. (2002). Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. Ecology Letters 5 (5): 614-618. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00367.x>.

- Hoffmann A.A., Chown S.L. & Clusella-Trullas S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology* 27 (4): 934-949. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>.
- Honek A. (1996). Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology* 93 (3): 303–312.
- Houghton J. (2005). Global warming. *Reports on Progress in Physics* 68 (6): 1343-1403. <https://doi.org/10.1088/0034-4885/68/6/R02>.
- Huchon H. & Démolin G. (1970). La bioécologie de la Processionnaire du pin : dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestière Française* (S): 220-234. <https://doi.org/10.4267/2042/20421>.
- Hughes L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15 (2): 56-61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4).
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.
- Ibáñez I., Primack R.B., Miller-Rushing A.J., Ellwood E., Higuchi H., Lee S.D., Kobori H. & Silander J.A. (2010). Forecasting phenology under global warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1555): 3247-3260. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0120>.
- Imbert C.-E. (2012). Expansion d'un ravageur forestier sous l'effet du réchauffement climatique : la processionnaire du pin affecte-t-elle la biodiversité entomologique dans les zones nouvellement colonisées ? Université d'Orléans. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00717391>.
- Iooss B. (2011). Revue sur l'analyse de sensibilité globale de modèles numériques. *Journal de la Société Française de Statistique* 152 (1): 1-23.
- IPCC (2015). Changements climatiques 2014: rapport de synthèse : contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. GIEC, Genève (Suisse).
- IPCC (2021). *Climate Change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Isaac J.L., De Gabriel J.L. & Goodman B.A. (2008). Microclimate of daytime den sites in a tropical possum: implications for the conservation of tropical arboreal marsupials. *Animal Conservation* 11 (4): 281-287. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00177.x>.
- Jactel H., Barbaro L., Battisti A., Bosc A., Branco M., Brockerhoff E., Castagneyrol B., Dulaurent A.-M., Hódar J.A., Jacquet J.-S., Mateus E., Paiva M.-R., Roques A., Samalens J.-C., Santos H. & Schlyter F. (2015). Insect – Tree Interactions in *Thaumetopoea pityocampa*. In: Roques A. (éd.). *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 265-310. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_6.
- Jactel H., Birgersson G., Andersson S. & Schlyter F. (2011). Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* 166 (3): 703-711. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1918-z>.
- Jactel H., Petit J., Desprez-Loustau M.-L., Delzon S., Piou D., Battisti A. & Koricheva J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18 (1): 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x>.
- Jarošík V., Honěk A., Magarey R.D. & Skuhrovec J. (2011). Developmental Database for Phenology Models: Related Insect and Mite Species Have Similar Thermal Requirements. *Journal of Economic Entomology* 104 (6): 1870-1876. <https://doi.org/10.1603/EC11247>.
- Joly D., Brossard T., Cardot H., Cavailhes J., Hilal M. & Wavresky P. (2010). Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeogeo*. <https://doi.org/10.4000/cybergeogeo.23155>.
- Jones J.C. & Oldroyd B.P. (2006). Nest Thermoregulation in Social Insects. In: *Advances in Insect Physiology*, Vol. 33. Elsevier, p. 153-191. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2).

- Joos B., Casey T.M., Fitzgerald T.D. & Buttemer W.A. (1988). Roles of the tent in behavioral thermoregulation of eastern tent caterpillars. *Ecology* 69 (6): 2004-2011. <https://doi.org/10.2307/1941178>.
- Jørgensen L.B., Robertson R.M. & Overgaard J. (2020). Neural dysfunction correlates with heat coma and CT_{max} in *Drosophila* but does not set the boundaries for heat stress survival. *Journal of Experimental Biology* 223 (13). <https://doi.org/10.1242/jeb.218750>.
- Joseph G.S., Seymour C.L., Coetzee B.W.T., Ndlovu M., De La Torre A., Suttle R., Hicks N., Oxley S. & Foord S.H. (2016). Microclimates mitigate against hot temperatures in dryland ecosystems: termite mounds as an example. *Ecosphere* 7 (11): 1-10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1509>.
- Kanat M. & Alma M.H. (2004). Insecticidal effects of essential oils from various plants against larvae of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff)(Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Pest Management Science* 60 (2): 173-177. <https://doi.org/10.1002/ps.802>.
- Karl I., Janowitz S.A. & Fischer K. (2008). Altitudinal life-history variation and thermal adaptation in the copper butterfly *Lycaena tityrus*. *Oikos* 117 (5): 778-788. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16522.x>.
- Kerdelhue C., Battisti A., Burban C., Branco M., Cassel-Lundhagen A., Larsson S., Lopez-Vaamonde C., Magnoux E., Mateus E., Mendel Z., Negrisolo E., Paiva M.R., Pivotto I.D., Rocha S., Ronnås C., Roques A., Rossi J.-P., Rousselet J., Salvato P., Santos H., Simonato M. & Zane L. (2015). Genetic diversity and structure at different spatial scales in the processionary moths. *Editions Springer Editions Quae*. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_4.
- Khelifa R., Blanckenhorn W.U., Roy J., Rohner P.T. & Mahdjoub H. (2019). Usefulness and limitations of thermal performance curves in predicting ectotherm development under climatic variability. *Journal of Animal Ecology* 88 (12): 1901-1912. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13077>.
- Kimura M.T. (2004). Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. *Oecologia* 140 (3): 442-449. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1605-4>.
- Kingsolver J.G., Arthur Woods H., Buckley L.B., Potter K.A., MacLean H.J. & Higgins J.K. (2011). Complex Life Cycles and the Responses of Insects to Climate Change. *Integrative and Comparative Biology* 51 (5): 719-732. <https://doi.org/10.1093/icb/ucr015>.
- Kingsolver J.G. & Buckley L.B. (2017). Quantifying thermal extremes and biological variation to predict evolutionary responses to changing climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1723): 1-10. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0147>.
- Kingsolver J.G., Diamond S.E. & Buckley L.B. (2013). Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology* 27 (6): 1415-1423. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12145>.
- Kleckova I., Konvicka M. & Klecka J. (2014). Thermoregulation and microhabitat use in mountain butterflies of the genus *Erebia*: Importance of fine-scale habitat heterogeneity. *Journal of Thermal Biology* 41: 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.02.002>.
- Klockmann M., Kleinschmidt F. & Fischer K. (2017). Carried over: Heat stress in the egg stage reduces subsequent performance in a butterfly. *PLOS ONE* 12 (7): e0180968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180968>.
- Klok C.J. & Chown S.L. (2001). Critical thermal limits, temperature tolerance and water balance of a sub-Antarctic kelp fly, *Paractora dreuxi* (Diptera: Helcomyzidae). *Journal of Insect Physiology* 47 (1): 95-109. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00087-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00087-1).
- Knapp R. & Casey T.M. (1986). Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars. *Ecology* 67 (3): 598-608. <https://doi.org/10.2307/1937683>.
- Kostál V., Vambera J. & Bastl J. (2004). On the nature of pre-freeze mortality in insects: water balance, ion homeostasis and energy charge in the adults of *Pyrrhocoris apterus*. *The Journal of Experimental Biology* 207 (Pt 9): 1509-1521. <https://doi.org/10.1242/jeb.00923>.

- Koussoroplis A.-M., Pincebourde S. & Wacker A. (2017). Understanding and predicting physiological performance of organisms in fluctuating and multifactorial environments. *Ecological Monographs* 87 (2): 178-197. <https://doi.org/10.1002/ecm.1247>.
- Kullman L. (2001). 20th Century Climate Warming and Tree-limit Rise in the Southern Scandes of Sweden. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 30 (2): 72-80. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.2.72>.
- Kurz W.A., Dymond C.C., Stinson G., Rampley G.J., Neilson E.T., Carroll A.L., Ebata T. & Safranyik L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452 (7190): 987-990. <https://doi.org/10.1038/nature06777>.
- Lamb R.J. (1992). Developmental Rate of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) at Low Temperatures: Implications for Estimating Rate Parameters for Insects. *Environmental Entomology* 21 (1): 10-19. <https://doi.org/10.1093/ee/21.1.10>.
- Lamy M. (1990). Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (Genus *Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology* 110 (1-5): 425-437. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1990.tb00142.x>.
- Lamy M., Ducombs G., Pastureaud M.-H. & Vincendeau P. (1982). Productions tégumentaires de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff) (Lépidoptères). Appareil urticant et appareil de ponte. *Bulletin de la société zoologique de France* 107 (4): 515-529.
- Lamy M., Pastureaud M.-H., Novak F., Ducombs G., Vincedeau P., Maleville J. & Texier L. (1986). Thaumetopoein: An urticating protein from the hairs and integument of the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa* schiff., Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Toxicon* 24 (4): 347-356. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(86\)90194-7](https://doi.org/10.1016/0041-0101(86)90194-7).
- Lange H., Økland B. & Krokene P. (2006). Thresholds in the life cycle of the spruce bark beetle under climate change. *Interjournal Complex Syst.* 1648: 1-10.
- Larsson S. & Backlund A. (2009). Regarding the putative identity of a moth (*Thaumetopoea* spp.) allergen. *Allergy* 64 (3): 493-493. <https://doi.org/10.1111/j.1398-9995.2008.01898.x>.
- Lee J. & Denlinger D. (2010). Rapid cold-hardening: Ecological significance and underpinning mechanisms. *Low Temperature Biology of Insects* 209: 399-406. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511675997.003>.
- Lehmann P., Bijl W.V.D., Nylin S., Wheat C.W. & Gotthard K. (2017). Timing of diapause termination in relation to variation in winter climate. *Physiological Entomology* 42 (3): 232-238. <https://doi.org/10.1111/phen.12188>.
- Lenoir J. & Svenning J.-C. (2015). Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38 (1): 15-28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>.
- Li S., Daudin J.J., Piou D., Robinet C. & Jactel H. (2015). Periodicity and synchrony of pine processionary moth outbreaks in France. *Forest Ecology and Management* 354: 309-317. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.023>.
- Lighton J.R.B. & Turner R.J. (2004). Thermolimit respirometry: an objective assessment of critical thermal maxima in two sympatric desert harvester ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. *Journal of Experimental Biology* 207 (11): 1903-1913. <https://doi.org/10.1242/jeb.00970>.
- Lill J.T. & Marquis R.J. (2007). 6 Microhabitat manipulation: Ecosystem engineering by shelter-building insects. In: *Theoretical Ecology Series*, Vol. 4. Elsevier, p. 107-138. [https://doi.org/10.1016/S1875-306X\(07\)80008-6](https://doi.org/10.1016/S1875-306X(07)80008-6).
- Lorenz R., Stalhandske Z. & Fischer E.M. (2019). Detection of a Climate Change Signal in Extreme Heat, Heat Stress, and Cold in Europe From Observations. *Geophysical Research Letters* 2019GL082062. 46(14): 8363-8374 <https://doi.org/10.1029/2019GL082062>.
- Luber G. & McGeehin M. (2008). Climate Change and Extreme Heat Events. *American Journal of Preventive Medicine* 35 (5): 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.amepre.2008.08.021>.
- Luterbacher J. (2004). European Seasonal and Annual Temperature Variability, Trends, and Extremes Since 1500. *Science* 303 (5663): 1499-1503. <https://doi.org/10.1126/science.1093877>.

- Ma C.-S., Ma G. & Pincebourde S. (2021). Survive a Warming Climate: Insect Responses to Extreme High Temperatures. *Annual Review of Entomology* 66 (1): 163-184.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041520-074454>.
- MacCallum H. (2000). Population parameters: estimation of ecological models. *Methods in ecology*. Blackwell Science, Oxford, 348 p.
- Macgregor C.J., Thomas C.D., Roy D.B., Beaumont M.A., Bell J.R., Brereton T., Bridle J.R., Dytham C., Fox R., Gotthard K., Hoffmann A.A., Martin G., Middlebrook I., Nylin S., Platts P.J., Rasteiro R., Saccheri I.J., Villoutreix R., Wheat C.W. & Hill J.K. (2019). Climate-induced phenology shifts linked to range expansions in species with multiple reproductive cycles per year. *Nature Communications* 10 (1): 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12479-w>.
- Maggini R., Lehmann A., Kéry M., Schmid H., Beniston M., Jenni L. & Zbinden N. (2011). Are Swiss birds tracking climate change? *Ecological Modelling* 222 (1): 21-32.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.010>.
- Maiorano A., Bregaglio S., Donatelli M., Fumagalli D. & Zucchini A. (2012). Comparison of modelling approaches to simulate the phenology of the European corn borer under future climate scenarios. *Ecological Modelling* 245: 65-74.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.034>.
- Markalas S. (1989). Influence of soil moisture on the mortality, fecundity and diapause of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Journal of Applied Entomology* 107 (1-5): 211-215. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1989.tb00250.x>.
- Martin J.-C. (2005). La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, biologie et protection des forêts. INRA.
- Martin J.C. & Brinquin A.S. (2012). La processionnaire du pin: la connaître pour mieux se protéger. 23-26.
- Mattson W.J. & Haack R.A. (1987). Role of Drought in Outbreaks of Plant-Eating Insects. *Bioscience* 37 (2): 110-118.
- McCauley S.J., Hammond J.I. & Mabry K.E. (2018). Simulated climate change increases larval mortality, alters phenology, and affects flight morphology of a dragonfly. *Ecosphere* 9 (3): e02151. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2151>.
- McMenamin S.K., Hadly E.A. & Wright C.K. (2008). Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (44): 16988-16993. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809090105>.
- Melicher D., Torson A.S., Anderson T.J., Yocum G.D., Rinehart J.P. & Bowshe J.H. (2019). Immediate Transcriptional Response to a Temperature Pulse under a Fluctuating Thermal Regime. *Integrative and Comparative Biology* 59 (2): 320-337. <https://doi.org/10.1093/icb/icz096>.
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F.M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remišová V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Van Vliet A.J.H., Wielgolaski F.-E., Zach S. & Züst A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12 (10): 1969-1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>.
- Milani N. (1990). The temperature of the egg masses of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia* 73 (1): 149-161.
- Mirchev P., Georgieva M., Zaemdzhikova G., Matova M., Filipova E. & Georgiev G. (2019). Phenological Form Diversity of *Thaumetopoea pityocampa* in Bulgaria. *Poplar* (203): 65-69.
- Mirchev P., Mujezinović O., Georgiev G., Georgieva M. & Boyadzhiev P. (2015). Structure of Egg Batches, Hatching Rate and Egg Parasitoids of the Pine Processionary Moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera: Notodontidae), in Bosnia and Herzegovina. *Acta Zoologica Bulgarica* 67 (4): 579-586.
- Mirhosseini M.A., Fathipour Y. & Reddy G.V.P. (2017). Arthropod Development's Response to Temperature: a Review and New Software for Modeling. *Annals of the Entomological Society of America* 110 (6): 507-520. <https://doi.org/10.1093/aesa/sax071>.

- Moallem Z., Karimi-Malati A., Sahragard A. & Zibaee A. (2017). Modeling Temperature-Dependent Development of *Glyphodes pyloalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Insect Science* 17 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iex001>.
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I. & Cavieres L.A. (2006). Cushion Plants as Microclimatic Shelters for Two Ladybird Beetles Species in Alpine Zone of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38 (2): 224-227. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[224:CPAMSF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[224:CPAMSF]2.0.CO;2).
- Moneo I., Battisti A., Dufour B., García-Ortiz J.C., González-Muñoz M., Moutou F., Paolucci P., Petrucco Toffolo E., Rivi re J., Rodr guez-Mahillo A.I., Roques A., Roques L., Maria Vega J. & Vega J. (2015). Medical and Veterinary Impact of the Urticating Processionary Larvae. In: *Processionary moths and climate change : an update*. Editions Springer Editions Quae. <https://hal.inrae.fr/hal-02798858>.
- Moneo I., Vega J.M., Caballero M.L., Vega J. & Alday E. (2003). Isolation and characterization of Tha p 1, a major allergen from the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa*). *Allergy* 58 (1): 34-37. <https://doi.org/10.1034/j.1398-9995.2003.23724.x>.
- Monte L., H kanson L., Bergstr m U., Brittain J. & Helling R. (1996). Uncertainty analysis and validation of environmental models: the empirically based uncertainty analysis. *Ecological Modelling* 91 (1-3): 139-152. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00185-9](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00185-9).
- Montejo-Kovacevich G., Martin S.H., Meier J.I., Bacquet C.N., Monllor M., Jiggins C.D. & Nadeau N.J. (2020). Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. *Journal of Experimental Biology* 223: 1-12. <https://doi.org/10.1242/jeb.220426>.
- Moore J.L. & Remais J.V. (2014). Developmental Models for Estimating Ecological Responses to Environmental Variability: Structural, Parametric, and Experimental Issues. *Acta Biotheoretica* 62 (1): 69-90. <https://doi.org/10.1007/s10441-014-9209-9>.
- Morin X., Augspurger C. & Chuine I. (2007). Process-based modeling of species distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88 (9): 2280-2291. <https://doi.org/10.1890/06-1591.1>.
- Mujica N., Sporleder M., Carhuapoma P. & Kroschel J. (2017). A Temperature-Dependent Phenology Model for *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Journal of Economic Entomology* 110 (3): 1333-1344. <https://doi.org/10.1093/jee/tox067>.
- Niza M.E., Ferreira R.L., Coimbra I.V., Guerreiro H.M., F lix N.M., Matos J.M., de Brito T.V. & Vilela C.L. (2012). Effects of Pine Processionary Caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* Contact in Dogs: 41 Cases (2002-2006): *Thaumetopoea pityocampa* Contact in Dogs. *Zoonoses and Public Health* 59 (1): 35-38. <https://doi.org/10.1111/j.1863-2378.2011.01415.x>.
- Nyamukondiwa C. & Terblanche J.S. (2009). Thermal tolerance in adult Mediterranean and Natal fruit flies (*Ceratitis capitata* and *Ceratitis rosa*): Effects of age, gender and feeding status. *Journal of Thermal Biology* 34 (8): 406-414. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2009.09.002>.
- O'Gorman P.A. (2015). Precipitation Extremes Under Climate Change. *Current Climate Change Reports* 1 (2): 49-59. <https://doi.org/10.1007/s40641-015-0009-3>.
- O'Sullivan J.D.B., MacMillan H.A. & Overgaard J. (2017). Heat stress is associated with disruption of ion balance in the migratory locust, *Locusta migratoria*. *Journal of Thermal Biology*, OCLTT: a universal concept? 68: 177-185. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.04.001>.
- Ouzeau G., D qu  M., Jouini M., Planton S., Vautard R. & Jouzel J. (2014). Le climat de la France au XXI e si cle. Sc narios r gionalis s :  dition 2014 pour la m tropole et les r gions d'outre-mer. N  4. Minist re de l' cologie, du D veloppement durable et de l' nergie.
- Oyen K.J., Giri S. & Dillon M.E. (2016). Altitudinal variation in bumble bee (*Bombus*) critical thermal limits. *Journal of Thermal Biology* 59: 52-57. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.04.015>.
- Paaijmans K.P., Heinig R.L., Seliga R.A., Blanford J.I., Blanford S., Murdock C.C. & Thomas M.B. (2013). Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* 19 (8): 2373-2380. <https://doi.org/10.1111/gcb.12240>.
- Pacifici M., Foden W.B., Visconti P., Watson J.E.M., Butchart S.H.M., Kovacs K.M., Scheffers B.R., Hole D.G., Martin T.G., Ak akaya H.R., Corlett R.T., Huntley B., Bickford D., Carr J.A., Hoffmann

- A.A., Midgley G.F., Pearce-Kelly P., Pearson R.G., Williams S.E., Willis S.G., Young B. & Rondinini C. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5 (3): 215-224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>.
- Parlak S., Özçankaya İ.M., Batur M., Akkaş M.E., Boza Z. & Toprak Ö. (2019). Determining the edge effect of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in its horizontal distribution in the stand. *Journal of Forestry Research* 30 (1): 347-352. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0634-5>.
- Parmesan C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 3: 637-669.
- Parmesan C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13 (9): 1860-1872. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x>.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J.K., Huntley B., Tammaru T., Tennent W.J., Thomas J.A. & Warren M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399(6736): 579-583.
- Parmesan C. & Yohe G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 (6918): 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>.
- Parris K.M. & Hazell D.L. (2005). Biotic effects of climate change in urban environments: The case of the grey-headed flying-fox (*Pteropus poliocephalus*) in Melbourne, Australia. *Biological Conservation* 124 (2): 267-276. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.035>.
- Pauly H. (2006). Bilan des traitements effectués contre la processionnaire du pin. DSF, Bordeaux.
- Pérez-Contreras T., Soler J.J. & Soler M. (2003). Why do pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) live in large groups? An experimental study. *Annales Zoologici Fennici* 40: 505-515.
- Pérez-Contreras T., Soler J.J. & Soler M. (2014). Host selection by the pine processionary moth enhances larval performance: An experiment. *Acta Oecologica* 55: 15-22. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.10.006>.
- Perkins L.E., Cribb B.W., Pagendam D.E. & Zalucki M.P. (2019). Variation in Morphology and Airborne Dispersal of the Urticating Apparatus of *Ochrogaster lunifer* (Lepidoptera: Notodontidae), an Australian Processionary Caterpillar, and Implications for Livestock and Humans. *Journal of Insect Science* 19 (6): 1-8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez112>.
- Perkins L.E., Zalucki M.P., Perkins N.R., Cawdell-Smith A.J., Todhunter K.H., Bryden W.L. & Cribb B.W. (2016). The urticating setae of *Ochrogaster lunifer*, an Australian processionary caterpillar of veterinary importance. *Medical and Veterinary Entomology* 30 (2): 241-245. <https://doi.org/10.1111/mve.12156>.
- Petrucchio Toffolo E., Zovi D., Perin C., Paolucci P., Roques A., Battisti A. & Horvath H. (2014). Size and dispersion of urticating setae in three species of processionary moths. *Integrative Zoology* 9 (3): 320-327. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12031>.
- Pimentel C., Calvão T. & Ayres M.P. (2011). Impact of climatic variation on populations of pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* in a core area of its distribution. *Agricultural and Forest Entomology* 13 (3): 273-281. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00520.x>.
- Pimentel C., Calvão T., Santos M., Ferreira C., Neves M. & Nilsson J.-Å. (2006). Establishment and expansion of a *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep. Notodontidae) population with a shifted life cycle in a production pine forest, Central-Coastal Portugal. *Forest Ecology and Management* 233 (1): 108-115. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.005>.
- Pimentel C., Ferreira C. & Nilsson J.-Å. (2010). Latitudinal gradients and the shaping of life-history traits in a gregarious caterpillar. *Biological Journal of the Linnean Society* 100 (1): 224-236. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01413.x>.
- Pimentel C. & Nilsson J.-Å. (2007). Response of Great Tits *Parus major* to an Irruption of a Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* Population with a Shifted Phenology. *Ardea* 95 (2): 191-199. <https://doi.org/10.5253/078.095.0203>.

- Pimentel C.S., Ferreira C., Santos M. & Calvão T. (2017). Spatial patterns at host and forest stand scale and population regulation of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*: Spatial patterns of pine processionary moth. *Agricultural and Forest Entomology* 19 (2): 200-209. <https://doi.org/10.1111/afe.12201>.
- Pincebourde S. & Casas J. (2019). Narrow safety margin in the phyllosphere during thermal extremes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (12): 5588-5596. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815828116>.
- Pincebourde S. & Woods H.A. (2020). There is plenty of room at the bottom: microclimates drive insect vulnerability to climate change. *Curr Opin Insect Sci* 41: 63-70. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.001>.
- Piñeiro G., Perelman S., Guerschman J.P. & Paruelo J.M. (2008). How to evaluate models: Observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling* 216 (3-4): 316-322. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.006>.
- Poitou L., Bras A., Pineau P., Lorme P., Roques A., Rousselet J., Auger-Rozenberg M.-A. & Laparie M. (2020). Diapause Regulation in Newly Invaded Environments: Termination Timing Allows Matching Novel Climatic Constraints in the Box Tree Moth, *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Insects* 11 (9): 629. <https://doi.org/10.3390/insects11090629>.
- Poitou L., Robinet C., Suppo C., Rousselet J., Laparie M. & Pincebourde S. (2021). When insect pests build their own thermal niche: The hot nest of the pine processionary moth. *Journal of Thermal Biology* 98: 102947. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.102947>.
- Potter K.A., Davidowitz G. & Arthur Woods H. (2011). Cross-stage consequences of egg temperature in the insect *Manduca sexta*: Cross-stage effects of egg temperature. *Functional Ecology* 25 (3): 548-556. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01807.x>.
- Potter K.A., Woods H.A. & Pincebourde S. (2013). Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology* 19: 2932-2939. <https://doi.org/10.1111/gcb.12257>.
- Preisser E.L., Elkinton J.S. & Abell K. (2008). Evolution of increased cold tolerance during range expansion of the elongate hemlock scale *Fiorinia externa* Ferris (Hemiptera: Diaspididae). *Ecological Entomology* 33: 709-715. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01021.x>.
- Price P.W., Roininen H. & Ohgushi T. (2005). Adaptive radiation into ecological niches with eruptive dynamics: a comparison of tenthredinid and diprionid sawflies. *Journal of Animal Ecology* 74 (3): 397-408. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00935.x>.
- Primack R.B., Ibáñez I., Higuchi H., Lee S.D., Miller-Rushing A.J., Wilson A.M. & Silander J.A. (2009). Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. *Biological Conservation* 142 (11): 2569-2577. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.003>.
- Pysek P., Jarosik V., Hulme P.E., Kuhn I., Wild J., Arianoutsou M., Bacher S., Chiron F., Didziulis V., Essl F., Genovesi P., Gherardi F., Hejda M., Kark S., Lambdon P.W., Desprez-Loustau M.-L., Nentwig W., Pergl J., Poboljsaj K., Rabitsch W., Roques A., Roy D.B., Shirley S., Solarz W., Vila M. & Winter M. (2010). Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (27): 12157-12162. <https://doi.org/10.1073/pnas.1002314107>.
- Quinn B.K. (2017). A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. *Journal of Thermal Biology* 63: 65-77. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.11.013>.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at <https://www.R-project.org/>. (s. d.).
- Radchuk V., Turlure C. & Schtickzelle N. (2012). Each life stage matters: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82(1): 275-285.
- Rebaudo F. & Rabhi V.-B. (2018). Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions.

- Entomologia Experimentalis et Applicata 166 (8): 607-617.
<https://doi.org/10.1111/eea.12693>.
- Rebaudo F., Struelens Q. & Dangles O. (2018). Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods: The DEVRATE package for R. *Methods in Ecology and Evolution* 9 (4): 1144-1150. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12935>.
- Renault D., Manfrini E., Leroy B., Diagne C., Ballesteros-Mejia L., Angulo E. & Courchamp F. (2021). Biological invasions in France: Alarming costs and even more alarming knowledge gaps. *NeoBiota* 67: 191-224. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59134>.
- Renner S.S. & Zohner C.M. (2018). Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49 (1): 165-182. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>.
- Robinet C., Baier P., Pennerstorfer J., Schopf A. & Roques A. (2007). Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Global Ecology and Biogeography* 16 (4): 460-471.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00302.x>.
- Robinet C., Imbert C.-E., Rousselet J., Sauvard D., Garcia J., Goussard F. & Roques A. (2012). Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions* 14 (8): 1557-1569. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9979-9>.
- Robinet C., Laparie M. & Rousselet J. (2015). Looking beyond the large scale effects of global change: Local phenologies can result in critical heterogeneity in the pine processionary moth. *Frontiers in Physiology* 6. <https://doi.org/10.3389/fphys.2015.00334>.
- Robinet C. & Roques A. (2010). Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology* 5 (2): 132-142. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00196.x>.
- Robinet C., Rousselet J., Pineau P., Miard F. & Roques A. (2013). Are heat waves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution* 3 (9): 2947-2957. <https://doi.org/10.1002/ece3.690>.
- Robinet C., Rousselet J. & Roques A. (2014). Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science* 71 (2): 149-160. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0287-7>.
- Rocha S., Caldeira M.C., Burban C., Kerdelhué C. & Branco M. (2019). Shifted phenology in the pine processionary moth affects the outcome of tree–insect interaction. *Bulletin of Entomological Research* 110 (1): 68-76. <https://doi.org/10.1017/S0007485319000282>.
- Rocha S., Kerdelhué C., Ben Jamaa M.L., Dhahri S., Burban C. & Branco M. (2017). Effect of heat waves on embryo mortality in the pine processionary moth. *Bulletin of Entomological Research* 107 (05): 583-591. <https://doi.org/10.1017/S0007485317000104>.
- Rodriguez-Mahillo A.I., Gonzalez-Muñoz M., Vega J.M., López J.A., Yart A., Kerdelhué C., Camafeita E., Garcia Ortiz J.C., Vogel H., Petrucco Toffolo E., Zovi D., Battisti A., Roques A. & Moneo I. (2012). Setae from the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) contain several relevant allergens. *Contact Dermatitis* 67 (6): 367-374.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0536.2012.02107.x>.
- Ronnås C., Larsson S., Pitacco A. & Battisti A. (2010). Effects of colony size on larval performance in a processionary moth. *Ecological Entomology* (35): 436-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01199.x>.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. & Pounds J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 (6918): 57-60.
<https://doi.org/10.1038/nature01333>.
- Roques A. (2015). *Processionary moths and climate change: an update*. Springer, New York.
- Roques A., Auger-Rozenberg M.-A., Blackburn T.M., Garnas J., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Wingfield M.J., Liebhold A.M. & Duncan R.P. (2016). Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions* 18 (4): 907-920. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1080-y>.

- Roques A., Rousselet J., Avci M., Avtzis D., Basso A., Battisti A., Mohamed Lahbib B.J., Bensidi A., Berardi L., Wahiba B., Branco M., Chakali G., Çota E., Mirza D., Delb H., El Alaoui El Fels M.A., Mercht S., El Mokhefi M., Forster B. & Robinet C. (2015). Climate Warming and Past and Present Distribution of the Processionary Moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. In: Processionary Moths and Climate Change: An Update. p. 81-163. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_3.
- Rosenzweig C., Casassa G., Karoly D.J., Imeson A., Liu C., Menzel A., Rawlins S., Root T.L., Seguin B. & Tryjanowski P. (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds. Cambridge University Press 79-131. <https://doi.org/10.5167/UZH-33180>.
- Rossi J.-P., Garcia J., Roques A. & Rousselet J. (2015). Trees outside forests in agricultural landscapes: spatial distribution and impact on habitat connectivity for forest organisms. Landscape Ecology 31 (2): 243-254. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0239-8>.
- Rossi J.-P., Imbault V., Lamant T. & Rousselet J. (2016). A citywide survey of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* spatial distribution in Orléans (France). Urban Forestry & Urban Greening 20: 71-80. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.07.015>.
- Rouault G., Candau J.-N., Lieutier F., Nageleisen L.-M., Martin J.-C. & Warzée N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. Annals of Forest Science 63 (6): 613-624. <https://doi.org/10.1051/forest:2006044>.
- Rousselet J., Imbert C.-E., Dekri A., Garcia J., Goussard F., Vincent B., Denux O., Robinet C., Dorkeld F., Roques A. & Rossi J.-P. (2013). Assessing Species Distribution Using Google Street View: A Pilot Study with the Pine Processionary Moth. PLOS ONE 8 (10): e74918. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074918>.
- Rousselet J., Zhao R., Argal D., Simonato M., Battisti A., Roques A. & Kerdelhué C. (2010). The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). Journal of Biogeography 37: 1478–1490. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02289.x>.
- Roy D.B., Oliver T.H., Botham M.S., Beckmann B., Brereton T., Dennis R.L.H., Harrower C., Phillimore A.B. & Thomas J.A. (2015). Similarities in butterfly emergence dates among populations suggest local adaptation to climate. Global Change Biology 21 (9): 3313-3322. <https://doi.org/10.1111/gcb.12920>.
- Roy D.B. & Sparks T.H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change. Global Change Biology 6 (4): 407-416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x>.
- Rozenberg P., Pâques L., Huard F. & Roques A. (2020). Direct and Indirect Analysis of the Elevational Shift of Larch Budmoth Outbreaks Along an Elevation Gradient. Frontiers in Forests and Global Change 3: 86. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00086>.
- Ruf C. (2002). Social life-styles in caterpillars: Behavioral mechanisms and ecological consequences. Université de Bayreuth, Bayreuth, 293 p.
- Ruf C. & Fiedler K. (2002). Tent-based thermoregulation in social caterpillars of *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera: Lasiocampidae): behavioral mechanisms and physical features of the tent. Journal of Thermal Biology 27 (6): 493-501. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00022-0](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00022-0).
- Sáez P.B. & Rittmann B.E. (1992). Model-parameter estimation using least squares. Water Research 26 (6): 789-796. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(92\)90010-2](https://doi.org/10.1016/0043-1354(92)90010-2).
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N. & Weller S.G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. Annual Review of Ecology and Systematics 32 (1): 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>.
- Salman M.H.R., Bonsignore C.P., El Alaoui El Fels A., Giomi F., Hodar J.A., Laparie M., Marini L., Merel C., Zalucki M.P., Zamoum M. & Battisti A. (2019a). Winter temperature predicts prolonged

- diapause in pine processionary moth species across their geographic range. *PeerJ* 7: 1-13. <https://doi.org/10.7717/peerj.6530>.
- Salman M.H.R., Giomi F., Laparie M., Lehmann P. & Battisti A. (2018). Prepupal diapause synchronizes adult emergence in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae): Processionary moth prepupal diapause. *Agricultural and Forest Entomology* 20 (4): 582-588. <https://doi.org/10.1111/afe.12291>.
- Salman M.H.R., Giomi F., Laparie M., Lehmann P., Pitacco A. & Battisti A. (2019b). Termination of pupal diapause in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Physiological Entomology* 44 (1): 53-59. <https://doi.org/10.1111/phen.12277>.
- Salman M.H.R., Hellrigl K., Minerbi S. & Battisti A. (2016). Prolonged pupal diapause drives population dynamics of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in an outbreak expansion area. *Forest Ecology and Management* 361: 375-381. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.035>.
- Salvato P., Simonato M., Zane L., Patarnello T., Masutti L. & Battisti A. (2005). Do sexual pheromone traps provide biased information of the local gene pool in the pine processionary moth? *Agricultural and Forest Entomology* 7 (2): 127-132. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2005.00252.x>.
- Salvucci M.E. (2000). Sorbitol accumulation in whiteflies: evidence for a role in protecting proteins during heat stress. *Journal of Thermal Biology* 25 (5): 353-361. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(99\)00107-2](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(99)00107-2).
- Samalens J.-C. & Rossi J.-P. (2011). Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine processionary moth in a pine plantation forest? *Population Ecology* 53 (2): 287-296. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0227-4>.
- Sangüesa-Barreda G., Camarero J.J., García-Martín A., Hernández R. & de la Riva J. (2014). Remote-sensing and tree-ring based characterization of forest defoliation and growth loss due to the Mediterranean pine processionary moth. *Forest Ecology and Management* 320: 171-181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.008>.
- Santos H., Paiva M.R., Tavares C., Kerdelhué C. & Branco M. (2011). Temperature niche shift observed in a Lepidoptera population under allochronic divergence: Niche shift under allochronic speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 24 (9): 1897-1905. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02318.x>.
- Sauvant D. (2005). La modélisation de la réponse des porcs aux pratiques alimentaires et d'élevage. *Journées Recherche Porcine* 37: 283-290.
- Scheffers B.R., Edwards D.P., Diesmos A., Williams S.E. & Evans T.A. (2014). Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology* 20 (2): 495-503. <https://doi.org/10.1111/gcb.12439>.
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., van Kleunen M., Winter M., Ansong M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brockerhoff E.G., Brundu G., Capinha C., Causton C.E., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Economo E.P., Fuentes N., Guénard B., Jäger H., Kartesz J., Kenis M., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A.M., Mosen A., Moser D., Nentwig W., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., Walker K., Ward D.F., Yamanaka T. & Essl F. (2018). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (10): E2264-E2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>.
- Senior V.L., Evans L.C., Leather S.R., Oliver T.H. & Evans K.L. (2020). Phenological responses in a sycamore–aphid–parasitoid system and consequences for aphid population dynamics: A 20 year case study. *Global Change Biology* 26 (5): 2814-2828. <https://doi.org/10.1111/gcb.15015>.

- Sheldon K.S. & Dillon M.E. (2016). Beyond the Mean: Biological Impacts of Cryptic Temperature Change. *Integrative and Comparative Biology* 56 (1): 110-119.
<https://doi.org/10.1093/icb/icw005>.
- Shi H., Wen Z., Paull D. & Guo M. (2016). A framework for quantifying the thermal buffering effect of microhabitats. *Biological Conservation* 204: 175-180.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.006>.
- Shoo L.P., Storlie C., Williams Y.M. & Williams S.E. (2010). Potential for mountaintop boulder fields to buffer species against extreme heat stress under climate change. *International Journal of Biometeorology* 54 (4): 475-478. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0286-4>.
- Simonato M., Battisti A., Kerdelhué C., Burban C., Lopez-Vaamonde C., Pivotto I., Salvato P. & Negrisola E. (2013). Host and Phenology Shifts in the Evolution of the Social Moth Genus *Thaumetopoea*. *PLoS ONE* 8 (2): e57192. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057192>.
- Sinclair B.J., Coello Alvarado L.E. & Ferguson L.V. (2015). An invitation to measure insect cold tolerance: Methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology* 53: 180-197.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.11.003>.
- Sinclair B.J., Marshall K.E., Sewell M.A., Levesque D.L., Willett C.S., Slotsbo S., Dong Y., Harley C.D.G., Marshall D.J., Helmuth B.S. & Huey R.B. (2016). Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters* 19 (11): 1372-1385. <https://doi.org/10.1111/ele.12686>.
- Sinclair B.J., Williams C.M. & Terblanche J.S. (2012). Variation in Thermal Performance among Insect Populations. *Physiological and Biochemical Zoology* 85 (6): 594-606.
<https://doi.org/10.1086/665388>.
- Sinervo B., Méndez-de-la-Cruz F., Miles D.B., Heulin B., Bastiaans E., Cruz M.V.-S., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M.L., Meza-Lázaro R.N., Gadsden H., Avila L.J., Morando M., Riva I.J.D. la, Sepulveda P.V., Rocha C.F.D., Ibargüengoytia N., Puntriano C.A., Massot M., Lepetz V., Oksanen T.A., Chapple D.G., Bauer A.M., Branch W.R., Clobert J. & Sites J.W. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328 (5980): 894-899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>.
- Stabentheiner A., Kovac H. & Brodschneider R. (2010). Honeybee Colony Thermoregulation – Regulatory Mechanisms and Contribution of Individuals in Dependence on Age, Location and Thermal Stress. *PLoS ONE* 5 (1): e8967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008967>.
- Stefanescu C., Penuelas J. & Filella I. (2003). Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* 9 (10): 1494-1506.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00682.x>.
- Stevens D.J. (2004). Pupal development temperature alters adult phenotype in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Journal of Thermal Biology* 29 (4-5): 205-210.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.02.005>.
- Stoeckli S., Hirschi M., Spirig C., Calanca P., Rotach M.W. & Samietz J. (2012). Impact of Climate Change on Voltinism and Prospective Diapause Induction of a Global Pest Insect – *Cydia pomonella* (L.). *PLoS ONE* 7 (4): e35723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035723>.
- Suárez-Muñoz M., Bonet-García F., Hódar J.A., Herrero J., Tanase M. & Torres-Muros L. (2019). INSTAR: An Agent-Based Model that integrates existing knowledge to simulate the population dynamics of a forest pest. *Ecological Modelling* 411: 108764.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108764>.
- Sunday J.M., Bates A.E., Kearney M.R., Colwell R.K., Dulvy N.K., Longino J.T. & Huey R.B. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (15): 5610-5615.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>.
- Suppo C., Bras A. & Robinet C. (2020). A temperature- and photoperiod-driven model reveals complex temporal population dynamics of the invasive box tree moth in Europe. *Ecological Modelling* 432: 109229. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109229>.

- Tamburini G., Marini L., Hellrigl K., Salvadori C. & Battisti A. (2013). Effects of climate and density-dependent factors on population dynamics of the pine processionary moth in the Southern Alps. *Climatic Change* 121 (4): 701-712. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0966-2>.
- Tammaru T. & Erkki H. (1996). Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics. *Oikos* 77: 561-564. <https://doi.org/10.2307/3545946>.
- Taylor F. (1981). Ecology and Evolution of Physiological Time in Insects. *The American Naturalist* 117 (1): 1-23. <https://doi.org/10.1086/283683>.
- Taylor P.S. & Shields E.J. (1990). Development of the Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Under Fluctuating Daily Temperature Regimes. *Environmental Entomology* 19 (5): 1422-1431. <https://doi.org/10.1093/ee/19.5.1422>.
- Terblanche J.S., Klok C.J., Krafur E.S. & Chown S.L. (2006). Phenotypic plasticity and geographic variation in thermal tolerance and water loss of the tsetse *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae): implications for distribution modelling. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 74 (5): 786-794.
- Thomas C.D. & Lennon J.J. (1999). Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399 (6733): 213-213. <https://doi.org/10.1038/20335>.
- Threats I. of M. (US) F. on M. (2008). Glossary. National Academies Press (US). <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK45750/>.
- Toïgo M., Barraquand F., Barnagaud J.-Y., Piou D. & Jactel H. (2017). Geographical variation in climatic drivers of the pine processionary moth population dynamics. *Forest Ecology and Management* 404: 141-155. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.024>.
- Turlure C., Choutt J., Baguette M. & Van Dyck H. (2009). Microclimatic buffering and resource-based habitat in a glacial relict butterfly: significance for conservation under climate change. *Global Change Biology* 16 (6): 1883-1893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02133.x>.
- Tüzün N. & Stoks R. (2018). Evolution of geographic variation in thermal performance curves in the face of climate change and implications for biotic interactions. *Current Opinion in Insect Science* 29: 78-84. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.07.004>.
- Uemura M., Perkins L.E., Zalucki M.P. & Battisti A. (2020). Movement behaviour of two social urticating caterpillars in opposite hemispheres. *Movement Ecology* 8 (1): 4. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-0189-x>.
- Uno H. & Stillman J.H. (2020). Lifetime eurythermy by seasonally matched thermal performance of developmental stages in an annual aquatic insect. *Oecologia* 192 (3): 647-656. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04605-z>.
- van Asch M., van TIENDEREN P.H., Holleman L.J.M. & Visser M.E. (2007). Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology* 13 (8): 1596-1604. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01400.x>.
- van Halder I. & Dulaurent T. (2009). Méthode d'estimation du parasitisme sur une ponte de processionnaire du pin. 13.
- Vega J.M., Moneo I., Ortiz J.C.G., Palla P.S., Sanchís M.E., Vega J., Gonzalez-Muñoz M., Battisti A. & Roques A. (2011). Prevalence of cutaneous reactions to the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in an adult population. *Contact Dermatitis* 64 (4): 220-228. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0536.2011.01884.x>.
- Vega, Moneo, Armentia, Fernández, Vega, De La Fuente, Sánchez & Sanchís (1999). Allergy to the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa*): Processionary caterpillar. *Clinical & Experimental Allergy* 29 (10): 1418-1423. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2222.1999.00626.x>.
- Visser M.E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1635): 649-659. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0997>.

- Visser M.E. & Both C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1581): 2561-2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>.
- Visser M.E., Gienapp P., Husby A., Morrissey M., de la Hera I., Pulido F. & Both C. (2015). Effects of spring temperatures on the strength of selection on timing of reproduction in a long-distance migratory bird. *PLoS biology* 13 (4): e1002120-e1002120. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002120>.
- Visser M.E. & Holleman L.J.M. (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1464): 289-294. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1363>.
- Vorhees A.S., Gray E.M. & Bradley T.J. (2013). Thermal Resistance and Performance Correlate with Climate in Populations of a Widespread Mosquito. *Physiological and Biochemical Zoology* 86 (1): 73-81. <https://doi.org/10.1086/668851>.
- Wagner T.L., Willers J.L. & Olson R.L. (1991). Modeling arthropod development time. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* 8 (4): 251-270.
- Wagner T.L., Wu H.-I., Sharpe P.J.H. & Coulson R.N. (1984). Modeling Distributions of Insect Development Time: a Literature Review and Application of the Weibull Function. *Annals of the Entomological Society of America* 77 (5): 475-483. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.5.475>.
- Walker W.H., Meléndez-Fernández O.H., Nelson R.J. & Reiter R.J. (2019). Global climate change and invariable photoperiods: A mismatch that jeopardizes animal fitness. *Ecology and Evolution* ece3.5537. <https://doi.org/10.1002/ece3.5537>.
- Walther G.-R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukát Z. & Bugmann H. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 24 (12): 686-693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>.
- Way M.J., Paiva M.R. & Cammell M.E. (1999). Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal: Biological control of the pine processionary moth. *Agricultural and Forest Entomology* 1 (1): 27-31. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.1999.00005.x>.
- Weldon C.W., Nyamukondiwa C., Karsten M., Chown S.L. & Terblanche J.S. (2018). Geographic variation and plasticity in climate stress resistance among southern African populations of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Scientific Reports* 8 (1): 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28259-3>.
- Wermelinger B. & Seifert M. (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 122 (1-5): 185-191. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x>.
- Wild M., Folini D., Hakuba M.Z., Schär C., Seneviratne S.I., Kato S., Rutan D., Ammann C., Wood E.F. & König-Langlo G. (2015). The energy balance over land and oceans: an assessment based on direct observations and CMIP5 climate models. *Climate Dynamics* 44 (11-12): 3393-3429. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2430-z>.
- Willmer P.G. (1982). Microclimate and the Environmental Physiology of Insects. In: *Advances in Insect Physiology*, Vol. 16. Elsevier, p. 1-57. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60151-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60151-4).
- Woods H.A., Dillon M.E. & Pincebourde S. (2015). The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *Journal of Thermal Biology* 54: 86-97. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.002>.
- World Meteorological Organization (2019). WMO Statement on the status of the global climate in 2018. (1233): 44.
- World Meteorological Organization (2020). WMO Statement on the State of the Global Climate in 2019. (1248): 44.
- World Meteorological Organization (2021). State of the global climate 2020. (1264): 56.

- Yurk B.P. & Powell J.A. (2010). Modeling the Effects of Developmental Variation on Insect Phenology. *Bulletin of Mathematical Biology* 72 (6): 1334-1360. <https://doi.org/10.1007/s11538-009-9494-7>.
- Zenni R.D., Essl F., García-Berthou E. & McDermott S.M. (2021). The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota* 67: 1-9. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.69971>.
- Zhang Q.-H. & Paiva M.R. (1998). Female calling behaviour and male response to the sex pheromone in *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Journal of Applied Entomology* 122 (1-5): 353-360. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01512.x>.
- Zovi D., Stastny M., Battisti A. & Larsson S. (2008). Ecological costs on local adaptation of an insect herbivore imposed by host plants and enemies. *Ecology* 89 (5): 1388-1398. <https://doi.org/10.1890/07-0883.1>.

Modélisation de la phénologie d'une espèce emblématique du changement climatique : la processionnaire du pin

Face au changement climatique, des modifications de la distribution et de la phénologie des espèces ont été observées. La processionnaire du pin (PP) (*Thaumetopoea pityocampa*) est considérée comme un modèle d'étude pour comprendre l'effet du réchauffement climatique sur la distribution des espèces car sa distribution s'étend en réponse à l'augmentation des températures hivernales. La PP est un ravageur forestier à impact économique et sanitaire. L'apparition de processions précoces atypiques dans certaines régions a été observée ces dernières années. Cependant, les conséquences du changement climatique sur sa phénologie restent encore peu connues. Une meilleure compréhension des variations spatiales et temporelles de la phénologie est cruciale, non seulement pour mieux comprendre l'effet du changement climatique sur la PP, mais aussi pour optimiser les méthodes de lutte et prévenir des risques d'urtication étant donné qu'il est nécessaire pour cela de savoir quand les différents stades larvaires sont présents. Afin de tester l'hypothèse d'une variation de la phénologie dans le temps (du fait du changement climatique) et dans l'espace (du fait des différents types de climats rencontrés en France), des suivis de la période de vol, du développement larvaire et de la période de procession ont été réalisés de 2018 à 2021 dans plusieurs régions biogéographiques en France. Ces données ont été comparées aux données historiques datant des années 1970-1980. Un potentiel étalement du vol et peu de variation dans la période de procession ont été mis en évidence. La phénologie de l'espèce varie dans l'espace en fonction des températures de l'été, de la date des premiers gels et de la rigueur de l'hiver. Afin d'identifier les mécanismes responsables de ces variabilités phénologiques, un modèle mathématique a été développé pour prédire les stades phénologiques de l'œuf jusqu'au dernier stade larvaire. Celui-ci a été calibré sur les courbes de performances thermiques des différents stades de la PP, obtenues en conditions contrôlées, à partir de la population d'Orléans. Les valeurs des paramètres de ces courbes étaient effectivement différentes selon les stades. Le modèle a ensuite été validé de manière indépendante grâce aux données de suivis réalisés à Orléans durant l'étude. L'augmentation de la température globale et/ou des vagues de chaleur en automne expliqueraient l'occurrence de processions précoces. Face au changement climatique, ces processions devraient donc être plus fréquentes. Le modèle a ensuite été testé sur cinq autres populations suivies durant cette étude, situées dans des régions climatiques différentes. Celui-ci rend bien compte de la variabilité spatiale de la phénologie observée. Le modèle phénologique prend comme variable la température de l'air. Or, les larves se trouvent dans un nid de soie. Dans le but de déterminer et simuler le microclimat associé au nid, un modèle biophysique a été développé. Le nid confère un microclimat chaud pouvant impacter le développement et potentiellement la survie des larves. En mesurant la tolérance thermique des différents stades larvaires, différents seuils thermiques ont été identifiés. Les résultats obtenus dans cette thèse montrent qu'il est important de considérer les contraintes de développement et de survie de chaque stade afin de prédire correctement l'effet des conditions climatiques sur la phénologie et la survie de la PP. Ils montrent aussi clairement que les changements de phénologie de la PP sont en lien avec le changement climatique. Ainsi la PP pourrait être un modèle d'étude pour comprendre l'effet du changement climatique sur la distribution et la phénologie des espèces, deux composantes étroitement liées.

Mots clés : Processionnaire du pin, Changement climatique, Phénologie, Modélisation, Microclimat

Modelling the phenology of an emblematic species of climate change: the pine processionary moth

Due to climate change, shifts in species distribution and phenology have been observed. The pine processionary moth (PPM) (*Thaumetopoea pityocampa*) is considered as a study model to understand the global warming effect on species distribution because its geographical range is expanding with the increase of winter temperatures. PPM is a forest pest which causes severe economic and public-health problems. Early atypical processions have been observed for a few years in some regions. However, climate change consequences on its phenology are still poorly known. A better understanding of spatial and temporal phenological variabilities is crucial, not only to better elucidate the effects of climate change on PPM, but also to optimize control methods and to prevent urtication risks because to do that it is necessary to know when larval stages occur. To test the hypothesis that phenology varies in time (due to climate change) and space (due to different climates encountered in France), monitoring of flight period, larval development and procession period were conducted from 2018 to 2021 in several biogeographical regions in France. Those data were compared to historical data from the 1970s-1980s. A potential longer flight period and low variation of procession period were highlighted. Species phenology varies in space according to summer temperatures, first frost timing and winter severity. To determine the mechanisms leading to those phenological variabilities, a mathematical model was developed to predict phenological stages from egg to the last larval stage. It was calibrated on thermal performance curves (TPC) of different PPM life stages, obtained in controlled conditions, from Orléans population. TPC parameters' values were different following the life stage. Then, the model was validated independently based on monitoring data collected in Orléans during this study. Global warming and/or autumnal heat waves could explain early processions occurrence. Due to climate change, those processions should be more frequent. The model was tested on five other populations monitored during this study, located in different climatic regions. The model outputs report correctly the spatial phenological variability observed. Air temperature was used as an input parameter in this phenological model. Nevertheless, larvae live in a silken nest. To determine and simulate the nest microclimate, a biophysical model was developed. The nest confers a hot microclimate that can affect larval development and potentially survival. When measuring the thermal tolerance of different larval stages, different thermal thresholds were identified. Results from this PhD thesis highlight the importance to consider constraint of development and survival of every stage to predict properly effects of climate conditions on PPM phenology and survival. It also supports that PPM phenology shifts are associated with climate change. Thus, the PPM could be a study model to understand the climate change effects on species distribution and phenology, two components strongly linked.

Keywords : Pine processionary moth, Climate Change, Phenology, Modelling, Microclimate