

Biologie et génétique de la conservation de *Papilio hospiton* en Corse



Pièce jointe à la demande de dérogation de prélèvement et utilisation pour la recherche d'une espèce protégée

Contexte de la demande de dérogation

Ce projet de recherche s'inscrit dans le cadre d'une collaboration internationale entre la France et l'Autriche, impliquant 3 laboratoires français : le Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA) à Grenoble, le CEFE (Montpellier) et l'ISYEB (Paris), l'OCIC, le service de l'Office de l'Environnement de la Corse (OCE) dédié à l'étude et la conservation des insectes de Corse, et l'université de Salzburg pour le partenaire autrichien. Face au réchauffement climatique en cours, les espèces peuvent migrer ou s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Les espèces endémiques insulaires, ayant des possibilités de dispersion limitées et une diversité génétique potentiellement faible, sont confrontées à des défis uniques. Pour ces espèces, l'hybridation avec des espèces généralistes apparentées pourrait favoriser l'acquisition rapide de variation génétique, et leur conférer un meilleur potentiel adaptatif face aux changements environnementaux.

Ce projet vise à tester l'hypothèse selon laquelle l'hybridation entre *Papilio hospiton*, espèce endémique de la Corse et de la Sardaigne, et *Papilio machaon*, une espèce généraliste holarctique, pourrait permettre une meilleure résilience au changement climatique des populations locales par diffusion d'allèles adaptatifs entre les espèces. Les gènes et traits adaptatifs peuvent être directement liés au climat (par exemple, les gènes/traits impliqués dans la tolérance thermique des différents stades de vie), ou être impliqués dans la phénologie (par exemple, une diapause plus ou moins longue), ou dans l'utilisation de différentes plantes hôte. En effet, il existe en Corse trois types de populations de *Papilio hospiton* (des 'écotypes') qui diffèrent par la plante nourricière de la chenille, par l'altitude à laquelle ils vivent et par le nombre de générations annuelles. Deux de ces écotypes s'hybrident en Corse avec *Papilio machaon* (espèce d'origine continentale probablement récemment arrivée en Corse), sans pour autant perdre leur identité jusqu'ici. L'une des raisons de cet isolement reproducteur est que les progénitures hybrides paraissent incomplètement adaptées à l'hivernage sous forme de chrysalide (diapause hivernale).

Afin d'évaluer la possibilité d'hybridation entre *P. hospiton* et *P. machaon* en Corse, nous étudierons la structure génétique des populations des deux espèces, avec un effort d'échantillonnage particulier dans les zones de contact, en nous basant sur le séquençage de génomes complets. Cette analyse génomique nous permettra de reconstituer l'histoire démographique des deux espèces en Corse, et d'identifier les parties du génome sous sélection positive et/ou perméables au flux de gènes, ainsi que les fonctions de ces gènes (objectif 1). En parallèle de cette étude génomique, nous étudierons les traits adaptatifs dans un contexte de changements climatiques, comme la phénologie, le mélanisme des colorations et la tolérance au froid et au chaud (objectif 2). Nous projetons d'élever *P. hospiton* et des lignées hybrides dans le but d'estimer le potentiel de chacun des écotypes à s'adapter au changement climatique et à générer des hybrides viables par croisement avec *P. machaon*, puis de tenter d'identifier et de comparer les gènes impliqués dans le contrôle de la diapause hivernale chez *P. hospiton* et *P. machaon* (objectif 3).

I- Sites et protocole

A - les sites

Afin de capturer l'ensemble des conditions environnementales expérimentées par l'espèce en Corse, nous visons à échantillonner l'ensemble de la distribution de *P. hospiton* en Corse (Figure 1), soit entre 15 et 30 sites.

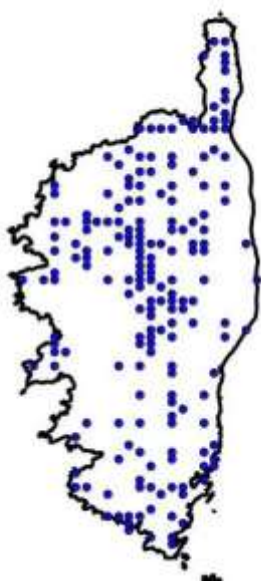


Figure 1 : répartition des observations de *Papilio hospiton* en Corse ([site INPN OpenObs](#))

B - Méthodologie

Objectif 1 : Génomique des populations

L'analyse de la diversité génétique intra et inter-population permet d'inférer des paramètres démographiques clés pour la gestion des espèces menacées d'extinction. Grâce au développement des techniques de séquençage massif, il est maintenant possible, à partir d'une seule patte prélevée par individu, d'obtenir des génomes complets ce qui permet, sur un faible nombre d'individu par localité, d'avoir une estimation très précise des paramètres démographiques (taille efficace, consanguinité, dispersion/migration) des populations d'une espèce, permettant une excellente estimation de la

diversité génétique intra et inter populationnelle. Seule une des deux pattes centrales est prélevée sur un individu. Cette technique ne semble pas ou peu affecter le taux de survie des papillons (Marschalek et al., 2013 ; doi: 10.1111/icad.12024). La patte est délicatement détachée à la base (au niveau du thorax) à l'aide d'une pince et immédiatement placée dans un tube à vis contenant un mL d'éthanol 75°. Chaque échantillon est étiqueté avec un code qui permet de retrouver son site d'échantillonnage et les coordonnées géographiques précises de capture. Afin d'avoir un échantillon reflétant la population étudiée, 3 à 5 individus par site seront impactés. Le choix se portera si possible sur des individus mâles afin de ne pas provoquer de "stress" inutile chez les femelles. Les génomes complets seront analysés et les variants génomiques associés à des facteurs climatiques ou environnementaux (eg, plante-hôte) seront identifiés. Cette analyse génétique couplée à des projections des compositions génomiques optimales dans un climat futur permettront d'identifier les populations les plus vulnérables au changement climatique, ainsi que les populations pouvant servir de source dans un cadre de sauvetage génétique, par amélioration de la connectivité paysagère pour favoriser le déplacement des individus ou par transplantation d'individus.

Les pattes prélevées sur le terrain par les différentes structures et partenaires impliqués dans ce projet (voir la partie 'Moyens humains') seront analysées au Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA-Grenoble).

Objectif 2: traits adaptatifs : phénologie, plante-hôte, diapause, mélanisme et tolérances thermiques

La phénologie (date d'émergence des adultes, durée du développement larvaire, voltinisme) et les plante-hotes utilisées par les chenilles des différentes populations seront analysées.

Les populations vivant dans différentes stations utilisent des plantes hotes différentes, avec d'une part la fêrulle (principalement à basse altitude), le peucedan (abondant à moyenne altitude), et la rue (à haute altitude). Ces populations considérées comme des écotypes montrent des phénologies contrastées déterminées à la fois par le climat (altitude) mais aussi associées aux préférences de plante hôte.

Par des expériences d'élevage en jardin commun des 3 écotypes, issus de stations montrant des conditions environnementales contrastées, nous allons rechercher les signatures de d'adaptation aux plantes hôtes et phénologiques. Pour chaque écotype, trois à 5 femelles (max 3 par station, le plus probablement 1 ou 2) seront capturées au filet pour servir de fondatrices des lignées d'élevage. Chaque femelle sera mise à voler en présence de la plante nourricière des chenilles dans une grande cage pourvue de fleurs nectarifères et d'éponges imbibées d'eau sucrée. Une dizaine d'œufs sera récoltée (une femelle pond plusieurs centaines d'œufs dans sa vie). La femelle sera relâchée le lendemain sur son lieu de capture, après avoir été prise en photo et de nouveau nourrie. Au total chaque écotype sera représenté par environ 50 oeuf par an.

Après éclosion au CEFÉ, les chenilles seront élevées en jardin commun. La première année nous projetons d'élever les 3 écotypes sur le panais, plante assurant un bon succès d'élevage. Les chrysalides permettront de mesurer la probabilité pour la chrysalide d'entrer en diapause vs effectuer un développement direct (émerger sans diapause). Les années suivantes, chaque écotype sera divisé en 3 groupes pour élevage sur chacune des 3 plantes naturelles afin de rechercher des interactions plante-écotype sur la phénologie.

Un séquençage RNAseq effectué sur des tissus de tube digestif de chenille en stade 5 sera effectué en triplicat sur les trois écotypes afin de rechercher les gènes différemment exprimés entre écotypes.

Les tolérances thermiques au froid et au chaud seront déterminées en exposant les papillons à des températures respectives de 3°C et 47°C. On notera le temps au bout duquel le papillon tombe, puis le temps de récupération (lorsque le papillon se redresse sur ses pattes) une fois le papillon placé à température ambiante (après 5mn d'exposition au froid, ou bien juste après le KO lors de l'exposition au chaud).

Sur le terrain, les tolérances thermiques seront mesurées sur des papillons mâles prélevés à cet effet, soit 3 par localité, et au maximum 60. Ces papillons seront maintenus en captivité le temps des mesures (24h maximum) puis relâchés sur le site de capture.

Pour les papillons issus de croisements contrôlés (voir ci-dessous), les mesures seront effectuées sur l'intégralité des individus.

Les colorations des ailes des papillons issus de croisements contrôlés feront l'objet de photographies optiques (caractérisation du motif coloré) et de mesures en caméra hyperspectrale (quantification de la réflectance dans les gammes de longueur d'onde visible et proche infra-rouge, qui informe sur les capacités d'absorption de l'aile).

Objectif 3 : cartographie des bases génétiques de la diapause (ISYEB)

Pour obtenir des chenilles issues des trois écotypes de *P. hospiton*, nous projetons de capturer au filet deux à trois femelles de chacun des écotypes chaque année du projet (soit six à neuf au total par an). Chaque femelle sera mise à voler en présence de la plante nourricière des chenilles dans une grande cage pourvue de fleurs nectarifères et d'éponges imbibées d'eau sucrée. Une dizaine d'œufs sera récoltée (une femelle pond plusieurs centaines d'œufs dans sa vie). La femelle sera relâchée le lendemain sur son lieu de capture, après avoir été prise en photo et de nouveau nourrie. Après éclosion des œufs à l'ISYEB, les chenilles seront installées dans une serre et élevées jusqu'au stade adulte. Après croisements entre écotypes et mesures, tous les individus seront préservés à -80°C. L'ADN sera extrait et intégralement séquencé, afin de cartographier les bases génétiques de la diapause et des caractères d'intérêt.

Pour établir des lignées hybrides, nous projetons de capturer au filet deux à trois mâles de chaque écotype de *P. hospiton* chaque année (soit six à neuf au total par an) et de les accoupler avec des femelles vierges de *P. machaon* issues de nos élevages à l'ISYEB (on estime qu'un mâle de *Papilio* est capable de s'accoupler de manière productive jusqu'à une demi-douzaine de fois dans la nature). Les mâles seront relâchés quelques heures plus tard sur leur lieu de capture après avoir été photographiés et nourris.

C - Résultats attendus

- Des éléments de connaissance sur l'histoire évolutive des populations de *Papilio hospiton* et *Papilio machaon* en Corse
- Une estimation de leur taille, du taux de consanguinité, et des flux géniques entre populations.
- Une caractérisation des facteurs environnementaux (altitude, température, précipitations, type d'habitat, degré de fragmentation...) qui influent sur la dispersion et la survie de cette espèce.
- Tolérance thermique des œufs des différentes populations
- Prédire le risque de maladaptation des populations face au réchauffement climatique.

- Proposer des actions en faveur de leur conservation (restauration d'habitat, amélioration de la connectivité paysagère, transplantation d'individus...).

II- La valorisation des résultats

La valorisation sera réalisée par différents outils de communication scientifique et à l'attention du grand public, et notamment des habitants et visiteurs de la Corse, qui sera facilitée par l'implication de l'OCE (Marie-Cécile Ruiz et Cyril Berquier, OCIC) dans ce projet.

- Ce travail étant réalisé dans le cadre d'une collaboration entre laboratoires, au moins une publication scientifique est prévue à l'issue de l'étude.
- Vis à vis du grand public, il est prévu de communiquer largement sur les résultats via les outils de communication de l'OCE et des laboratoires (CNRS, OSUG) : site internet, articles de vulgarisation, vidéos, etc.
- Les résultats de cette étude seront également communiqués de manière large au niveau national à l'ensemble du réseau d'acteurs de l'environnement, notamment via le Plan National d'Action en faveur des Papillons de jour.

III- Planning prévisionnel

Les sessions d'échantillonnage commenceront en mars et se termineront en septembre. Compte tenu du caractère aléatoire des campagnes d'échantillonnage nous demandons une dérogation sur 4 années (Mai 2024-Septembre 2027).

IV- Moyens humains

Dans le cadre de cette étude, plusieurs personnes sont susceptibles d'intervenir lors des prélèvements et/ou expérimentations sur le terrain

Laurence Després (LECA)
Thibaut Capblancq (LECA)
Mathieu Joron (CEFE)
Marianne Elias (ISYEB)
François Michel (ISYEB)
Marie-Cécile Andrei-Ruiz (OCE-OCIC)
Cyril Berquier (OCE-OCIC)
Valentina Todisco (University of Salzburg)

Il est à signaler que toutes les personnes ci-dessus sont formées à la capture et à la manipulation d'un papillon.

CV des personnes à habiliter

LAURENCE DESPRES

Personal details

Pr. Laurence Després

University Grenoble Alpes

Laboratoire d'Ecologie Alpine

2233 rue de la piscine, 38000 Grenoble, France

Phone: +33 70379929

E-mail: laurence.despres@univ-grenoble-alpes.fr

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0660-6260>

Education

Master and Doctorate

SEPTEMBER 1988 Master thesis (DEA) in Evolution and Ecology, awarded jointly by Université Montpellier II, I.N.A.P.G. and Ecole Pratique des Hautes Etudes.
DECEMBER 1991. PhD in Evolutionary Biology and Ecology, University of Montpellier, France. Title: "Evolutionary history of schistosomes (Platyhelminths): host capture and coevolution". Supervisors: Prof. Claude Combes and Dr François Bonhomme.

Postdoctoral position

JANUARY 1992- AUGUST 1993. Title: "Molecular characterization and evolution of salmon nematodes", University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Academic positions

SEPTEMBER 1993- AUGUST 1994 Assistant professor one-year contract (ATER) University of Lille, France

SEPTEMBER 1994- AUGUST 2008 Junior professor (Maîtresse de conférence) University of Grenoble

SEPTEMBER 2008- now Full professor University Grenoble Alpes

Areas of research and most important results

My main research interests are in the evolutionary processes leading to population diversification and speciation. Most projects combine population genetics and phylogenomic analyses together with ecological, biochemical and behavioral studies to test hypotheses about evolutionary processes or adaptation to multiple constraints, mainly in the Alps, at various temporal and spatial scales. My current projects include the genomics of speciation and hybrid speciation in alpine butterflies, their adaptation to altitudinal gradients, biogeography and demographic history, and landscape genomics applied to protected and highly endangered European butterflies such as *Coenonympha oedippus*, *C. hero* and *C. tullia*, *Boloria aquilonaris*, *Lycaena helle*, and *Parnassius apollo*.

Research achievements

List of top 10 publications, sorted by relevance for the proposed project:

1. Kebaïli, C., Sherpa, S., Guéguen, M., Renaud, J., Rioux, D., & **Després, L.** (2023). Comparative genetic and demographic responses to climate change in three peatland butterflies in the Jura massif. *Biological Conservation*, 287, 110332.
2. Sherpa, S., Kebaïli, C., Rioux, D., Guéguen, M., Renaud, J., & **Després, L.** (2022). Population decline at distribution margins: Assessing extinction risk in the last glacial relictual but still functional metapopulation of a European butterfly. *Diversity and Distributions*. 28(2), 271-290
3. Kebaïli, C., Sherpa, S., Rioux, D., & **Després, L.** (2022). Demographic inferences and climatic niche modelling shed light on the evolutionary history of the emblematic cold-adapted Apollo butterfly at regional scale. *Molecular Ecology*, 31(2), 448-466.
4. Sherpa, S., & **Després, L.** (2021). The evolutionary dynamics of biological invasions: A multi-approach perspective. *Evolutionary Applications*. 14:1463–1484. <https://doi.org/10.1111/eva.13215>
5. Capblancq, T., **Després, L.**, & Mavarez, J. Genetic, morphological and ecological variation across a sharp hybrid zone between two alpine butterfly species. *Evolutionary Applications* doi: 10.1111/eva.12925.
6. **Després, L.**, Henniaux, C., Rioux, D., Capblancq, T., Zupan, S., Celik, T., . . . Ficetola, G. F. (2019). Inferring the biogeography and demographic history of an endangered butterfly in Europe from multilocus markers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2019; 126(1), 95-113. [doi:10.1093/biolinnean/bly160](https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly160)
7. Capblancq, T., Mavarez, J., Rioux, D., & **Després, L.** Speciation with gene flow: Evidence from a complex of alpine butterflies (Coenonympha, Satyridae). *Ecology and Evolution*, 2019; 9(11), 6444-6457. [doi:10.1002/ece3.5220](https://doi.org/10.1002/ece3.5220)
8. Sherpa, S., Blum, M. G. B., Capblancq, T., Cumer, T., Rioux, D., & **Després, L.** Unravelling the invasion history of the Asian tiger mosquito in Europe. *Molecular Ecology*, 2019;28(9), 2360-2377. [doi:10.1111/mec.15071](https://doi.org/10.1111/mec.15071)
9. **Després, L.** One, two or more species? Mitonuclear discordance and species delimitation. *Molecular Ecology* 2019; (28), 3845–3847. [doi:10.1111/mec.15211](https://doi.org/10.1111/mec.15211)
10. Capblancq T, **Després L**, Rioux D, Mavarez J. Hybridization promotes speciation in Coenonympha butterflies. *Molecular Ecology*. 2015;24(24):6209-22.

Ongoing Grants as PI

- French National Research Agency (ANR-20-CE02-0017) project DIVALPS (2021-2024) Title: 'Diversification and adaptation along environmental gradients: identification of genes and traits involved in species differentiation in alpine butterflies' PRC 588497 euros

Awards

PhD fellowship, CNRS (1988-1991)

Postdoctoral fellowship Lavoisier (Ministère des Affaires Etrangères ; 1992)

CNRS delegate (2002-2003)

MARIANNE ELIAS

Personal details

Dr. Marianne Elias

Museum National d'Histoire Naturelle

Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB)

45 rue Buffon, CP50, 75005 Paris, France

Phone: +33 140793790

E-mail: marianne.elias@mnhn.fr

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1250-2353>

<https://isyeb.mnhn.fr/en/directory/marianne-elias-399>

Leader of the research team Biodiversity, Interactions, Adaptation, Speciation at ISYEB

Associate Researcher at the Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá

Education

Academic permanent positions

Since 2017	Full time CNRS research director, Institute of Systematics, Evolution, Biodiversity, Paris, France
2009 - 2017	CNRS researcher, Institute of Systematics, Evolution, Biodiversity, Paris, France

Postdoc positions

2008 – 2009	NERC postdoctoral position Imperial College London, UK.
2005 – 2008	Leverhulme Trust postdoctoral position University of Edinburgh/University of Cambridge, UK.
2003 – 2004	Marie-Curie Fellowship (EU) University of Helsinki, Finland.
2002	INSECT network (EU) postdoctoral position University of Oulu, Finland.
2001	CIMO postdoctoral position University of Helsinki, Finland.

Habilitation, Doctorate and Master's degree

30/05/2016 Habilitation to supervise research. University Paris-Sud

7/12/2000 PhD in Evolutionary Biology. “*Natural and Human Selection, and the Dynamics of the Diversity of a Vegetatively Propagated Domesticated Plant*” University Montpellier II, France. Honours. Advisor: Prof. D. McKey.

1996 Master’s degree in Evolutionary Biology and Ecology, University Montpellier II, France.

Areas of research and most important results

I am an evolutionary ecologist interested in the evolution of biodiversity at various spatial and temporal scales, with a particular focus on butterflies as a study system. My work combines a wide range of approaches such as phylogenetics (Chazot et al. 2019), population genomics (Gauthier et al. 2020, 2023), transcriptomics (Piron-Prunier et al. 2021), behavioral ecology (McClure et al. 2019), macroecology (Doré et al. 2023) and community ecology (Elias et al. 2008, Chazot et al. 2014) to unravel the processes that drive lineage diversification and trait evolution through space and time, and those that shape species assemblages and global diversity patterns. Following a longstanding research activity on butterfly diversification at the macroevolutionary scale (Chazot et al. 2019), a large part of my recent research has focused at the microevolutionary scale in order to unravel the genomics of speciation in face of hybridization (Gauthier et al. 2020, 2023, Piron-Prunier et al. 2021) and to identify traits under divergent selection and that are involved reproductive isolation (McClure et al. 2019), by taking advantage of multiple coincident butterfly hybrid zones located at the Andean foothills in Peru. A trait of particular interest in the study of speciation in butterflies is color pattern (McClure et al. 2019), which is under multiple selection pressure, such as anti-predator defenses (Pinna et al. 2021) and thermoregulation (Ossola et al. 2023). In parallel, to take my research on the ecological drivers of butterfly community structure to the macroecological scale, I have assessed patterns of species distribution by using niche modelling approaches and shown that those patterns are shaped jointly by interspecific interactions and by adaptation to climatic conditions (Doré et al. 2023). My research on species assemblages and trait distribution along altitudinal gradients in tropical (Chazot et al. 2014, Doré et al. 2023, Ossola et al. 2023) and, more recently, in temperate mountains has fostered an interest for the study of thermal ecology of butterflies, which is particularly relevant to understand population response to climate change.

Research achievements

List of top 10 publications, sorted by relevance for the proposed project:

1. Gauthier J, de Silva DL, Gompert Z, Whibley, A, Houssin C, Le Poul Y, McClure M, Lemaitre C, Legeai F, Mallet J, Elias M. 2020 Contrasting genomic and phenotypic outcomes of hybridization between pairs of mimetic butterfly taxa across a suture zone. *Molecular Ecology*. 29: 1328-1343. <https://doi.org/10.1111/mec.15403>
2. Gauthier J, Meier J, F Legeai, McClure M, Whibley A, Bretaudeau A, Boulain H, Parrinello H, Mugford S, Durbin R, Zhou C, McCarthy S, Wheat C, Piron-Prunier F, Monsempe C, François M, Jay P, Nous C, Persyn E, Jacquin-Joly E, Meslin C, Montagné N, Lemaitre C, Elias M. 2023. First chromosome scale genomes of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Ithomiini): comparative models for mimicry genetic studies. *Molecular Ecology Resources*, 23, 872-885, <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13749>

3. McClure M, Mahrouche L, Houssin C, Monllor M, Le Poul Y, Frérot B, Furtos A, Elias M. 2019. Does divergent selection predict the evolution of mate preference and reproductive isolation in the tropical butterfly genus *Melinaea* (Nymphalidae: Ithomiini)? *Journal of Animal Ecology* 88:940-952. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12975>
4. Piron-Prunier F, Persyn E, Legeai F, McClure M, Meslin C, Robin S, Alves-Carvalho S, Mohammad A, Blugeon C, Jacquin-Joly E, Montagné N, Elias M*, Gauthier J*. 2021. Comparative transcriptome analysis at the onset of speciation in a mimetic butterfly, the Ithomiini *Melinaea marsaeus*. *J Evol Biol*, 34(11), 1704-1721, <https://doi.org/10.1111/jeb.13940> . * co-last
5. Ossola V, Pottier F, Pinna C, Bougiouri K, Tournié, Michelin A, Andraud C, Gomez D, Elias M. 2023. Clearwing butterflies challenge the thermal melanism hypothesis. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.07.31.550889v1>
6. Doré M, Willmott K, Lavergne S, Chazot N, Freitas AVL, Fontaine C and Elias M. 2023. Mutualistic interactions shape global spatial congruence and climatic niche evolution in Neotropical mimetic butterflies. *Ecology Letters*, 26, 843-857 <https://doi.org/10.1111/ele.14198>
7. Chazot N, Willmott K, Santacruz Endera PG, Toporov A, Hill RI, Jiggins CD, Elias M. 2014. Filtering by elevation and mutualistic mimicry shape the structure of Andean butterfly communities. *American Naturalist* 183, 26-39. <https://doi.org/10.1086/674100>
8. Elias M, Gompert Z, Jiggins C, K Willmott. 2008. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. *PLoS Biology*, vol. 6, iss. 12, pp. 2642-9 <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060300>
9. Pinna C, Vilbert M, Borensztajn S, Daney de Marcillac W, Piron-Prunier F, Pomerantz AF, Patel N, Berthier S, Andraud C, Gomez D*, Elias M*. 2021. Mimicry can drive convergence in structural and light transmission features of transparent wings in Lepidoptera. *eLife*, 10:e69080. <https://doi.org/10.7554/eLife.69080> *equal contributions
10. Chazot N, Willmott KR, Lamas G, Freitas AVL, Piron-Prunier E, Arias CF, Mallet J, De-Silva DL, Elias M. 2019. Renewed diversification following Miocene landscape turnover in a Neotropical butterfly radiation. *Global Ecology and Biogeography*. 28(8) 1118-1132. <https://doi.org/10.1111/geb.12919>

Main grants

Ongoing, as PI

2023-2024 France, MNHN grant, 'Ecological drivers of butterfly community structure along an altitudinal gradient' (k€20)

Past, as main PI

2016 – 2022 International, Human Frontier Science Programm research grant. 'Development, functions, and evolution of transparency in butterflies: an interdisciplinary approach' (k\$900).

2021 France, MNHN grant, 'Thermal adaptation of mountain butterflies' (k€8)

2015 – 2018 France, French National Research Agency grant: *SPECREP*. 'Repeatability of the speciation process in butterflies: natural replicates in a suture zone' (k€490).

2010 – 2012 France, 3-year CNRS 'ATIP' grant for young researchers (k€240):
'Origins of the world's richest fauna: evolutionary patterns and ecological processes in neotropical clearwing butterflies'.

Past, as partner PI

2017 – 2020 France, French National Research Agency grant: CLEARWING
'Transparency: physical origin, adaptive functions and evolution in clearwing butterflies (PI Doris Gomez, CEFE, Montpellier) (k€482)

Awards

- 2023 Invited Plenary Speaker at the International Conference on the Biology of Butterflies (Prague, Czech Republic)
- 2022 Junior prize of the Society for Ecology and Evolution awarded to my PhD student Charline Pinna for our paper on the ecology and evolution of transparency in butterflies (Pinna et al. 2021, eLife, 10:e69080)
- 2019 Winner of BMC Ecology image competition 2018

François MICHEL

- Entré au CNRS en 1972, affecté au Centre de Génétique Moléculaire (CGM) à Gif-sur-Yvette. Directeurs de recherches: Hiroshi Fukuhara, puis Piotr Slonimski.
- Thèse de doctorat d'Etat soutenue en février 1982 (CR1 en 1981). Je fais partie de l'équipe de Bernard Dujon de fin 1981 à fin 1987.
- Séjour sabbatique à Boston (Harvard Medical School, laboratoire de Jack Szostak) en 1988-1989.
- Fin 1989 je fonde l'équipe 'Structure, fonctions et évolution des ARN catalytiques' au CGM.
- DR2 en 1990.
- Membre de l'EMBO depuis 1997.
- Séjour sabbatique à l'Université de Californie à Santa Cruz (fractionné entre mai 1998 et mai 2000) dans le laboratoire de Harry Noller.
- DR1 en 2000, à mon retour au CGM.
- Distinctions:

1987: Prix Niclourd de la Société Française de Biochimie

1989: Prix Jacques Monod

1994: Médaille d'argent du CNRS

2018: Prix « de l'Etat » de l'Académie des Sciences

Publications en lien avec le projet :

Aubert, J., Descimon, H., Michel, F. Population biology and conservation of the Corsican Swallowtail butterfly *Papilio hospiton* Géné. Biological Conservation 78, 247-255 (1996) [25 citations]

Aubert, J., Barascud, B., Descimon, H., Michel, F. Ecology and genetics of interspecific hybridization in the swallowtails, *Papilio hospiton* Gén  and *Papilio machaon* L., in Corsica (Lepidoptera: Papilionidae). *Biological J. of the Linnean Society* 60, 467-492 (1997) [39 citations]

Aubert, J., Legal, L., Descimon, H., Michel, F. Molecular phylogeny of Swallowtail butterflies of the tribe Papilionini (Papilionidae, Lepidoptera). *Mol. Phylogenet. Evol.* 12, 156-167 (1999) [79 citations]

Michel, F., Rebourg, C., Cosson, E., Descimon, H. Molecular phylogeny of Parnassiinae butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) based on the sequences of four mitochondrial DNA segments. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 44, 1-36 (2008) [53 citations]

Michel, F., Megl cz, E., Martin, J.-F., Descimon, H. *Erebia serotina* Descimon & de Lesse 1953 (Lepidoptera: Nymphalidae), a recurrent hybrid between two distantly related species. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 49, 100-116 (2013) [7 citations]

MATHIEU JORON

Personal details

Senior researcher at CNRS (Research Director)

CEFE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, University of Montpellier

1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

Cohead of the Department of Evolutionary and Behavioral Ecology at CEFE

Associate researcher at the Smithsonian Tropical Research Institute, Panama

Mathieu.joron@cefe.cnrs.fr

<https://joron.cefe.cnrs.fr>

ORCID 0000-0003-1043-4147

Education

2012 Habilitation   Diriger des Recherches, at Universit  Paris-Sud Orsay (now Paris Saclay).
Title : "Genetic and ecological determinants of adaptive diversity"

2000 Doctorate at the University of Montpellier, France (defended 12 december 2000).
Title: "Warning colour and M llerian mimicry: the puzzle of diversification". Supervised by I. Olivieri (University of Montpellier) & J. Mallet (UCL London)

1996 Masters degree in Evolutionary Biology and Ecology, University of Montpellier, France. Supervised by Jean-Louis Martin, CEFE-CNRS Montpellier

1996 Chartered Engineer Diploma in Agronomy, National Agronomy Institute, Paris.

Areas of research and most important results

I am an evolutionary ecologist interested in the maintenance and dynamics of adaptive diversity. My work focuses on the different facets of natural selection, using the evolution of coloration and other ecological traits in butterflies as a model. My research is at the cutting edge of knowledge on the genetic architectures underlying adaptive variation in traits.

Trained as an ecologist, I turned my attention to the genetic and genomic dissection of adaptive variation, in particular the major effect loci determining coloration variation in *Heliconius* butterflies, a now classic example of the link between the diversity of phenotypes under selection and the genes and alleles that determine them.

A major focus of my research is the role of introgression as an evolutionary driver, and the factors permitting or blocking gene flow between lineages. I have largely contributed to understand the role of hybridization in the transfer of key adaptations between species, and we have shown this transfer may drive the evolution of genetic architectures, and change the ecological and demographic trajectories of populations (Jay et al 2018 *Curr Biol.*; Rougemont et al 2023 *Mol Biol Evol*; De Cara et al. 2023 *Peer Community J*; Edelman et al 2019 *Science*; *Heliconius Consortium* 2012 *Nature*). I have also shown how hybridization may influence the evolutionary exploration of phenotypic space, allowing the formation of transgressive phenotypes (Merot et al 2020 *J Evol Biol*).

The results that have had the greatest impact concern the discovery of chromosomal inversions as an architecture contributing to maintaining mimetic colour polymorphism (Joron et al 2011 *Nature*; Jay et al 2018 *Curr Biol*; Jay et al 2021 *Nature Genetics*). Other important achievements are experimental results showing how frequency-dependent selection acts on mimetic coloration (Chouteau et al 2016 *PNAS*), and experimental and theoretical results showing the role of mate choice in determining diversity and speciation (Chouteau et al 2017 *PNAS*; Merot et al 2015 *Evolution*; Aubier et al 2019 *Nature Comm.*).

At present, a large part of my research focuses on adaptation along altitudinal gradients and on invasions, with an emphasis on thermal ecology and phenology (see Grants), and their role in structuring diversity as a function of environmental variables.

Research achievements

List of top 10 publications, sorted by relevance for the proposed project:

1. Jay P, Whibley A, de Cara A, Frézal L, Nowell RW, Mallet J, Dasmahapatra KK & Joron M. (2018) Supergene evolution triggered by the introgression of a chromosomal inversion. *Current Biology* 28: 1839-1845. doi: 10.1016/j.cub.2018.04.072

2. Rougemont Q*, Huber B*, Martin SH, Whibley A, Estrada C, Solano D, Orpet R, McMillan OW, Frérot B, & Joron M (2023). Subtle introgression footprints at the end of the speciation continuum in a clade of Heliconius butterflies. *Molecular Biology & Evolution* 40(7):msad166. doi:10.1101/2022.12.19.520581
3. Mérot C, Debat V, Le Poul Y, Merrill R, Naisbit R, Tholance A, Jiggins C, Joron M. (2020) Hybridization and transgressive exploration of wing morphology in Heliconius butterflies. *Journal of Evolutionary Biology* 33: 942-956. doi:10.1111/jeb.13626
4. Mérot C, Le Poul Y, Théry M and Joron M. (2016) Refining mimicry: phenotypic variation tracks the local optimum. *Journal of Animal Ecology* 85(4):1056-1069. doi:10.1111/1365-2656.12521
5. de Cara MAR*, Jay P*, Rougemont Q*, Chouteau M, Whibley A, Huber B, Piron Prunier F, Rogner R, Freitas AVL, Silva Brandão KL, Torres TT, Salazar C & Joron M (2023). Balancing selection at a wing pattern locus is associated with major shifts in genome-wide patterns of diversity and gene flow in a butterfly. *Peer Community Journal* 4:e65. doi:10.24072/pcjournal.298
6. Jay P*, Chouteau M*, Whibley A, Bastide H, Parrinello H, Llaurens V & Joron M (2021) Mutation load at a mimicry supergene sheds new light on the evolution of inversion polymorphisms. *Nature Genetics*. 53: 288-293. doi:10.1038/s41588-020-00771-1 .
7. Jay P, Leroy M, Le Poul Y, Whibley A, Arias M, Chouteau M & Joron M (2022) Association mapping of colour variation in a butterfly provides evidence that a supergene locks together a cluster of adaptive loci. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 377:20210193. doi:10.1016/j.cub.2018.04.072
8. Huber B, Le Poul Y, Whibley A, Navarro N, Martin A, Baxter S, Shah AB, Gilles B, Wirth T, McMillan OW, and Joron M (2015). Conservatism and novelty in the genetic architecture of adaptation in Heliconius butterflies. *Heredity* 114:515-524. doi: 10.1038/hdy.2015.22
9. Joron M, L Frezal, RT Jones, N Chamberlain, SF Lee, CR Haag, A Whibley, M Becuwe, SW Baxter, L Ferguson, PA Wilkinson, C Salazar, C Davidson, R Clark, MA Quail, H Beasley, R Glithero, C Lloyd, S Sims, M Jones, J Rogers, C Jiggins & RH ffrench-Constant (2011). Chromosomal rearrangements maintain a polymorphic supergene controlling butterfly mimicry. *Nature* 477: 203-206. doi: 10.1038/nature10341
10. Nadeau NJ, Pardo-Diaz C, Whibley A, Supple MA, Saenko SV, Wallbank RWR, Wu GC, Maroja L, Ferguson L, Hanly JJ, Hines H, Salazar C, Merrill RM, Dowling AJ, ffrench-Constant RH, Llaurens V, Joron M, McMillan OW, and Jiggins C (2016). The gene cortex controls mimicry and crypsis in butterflies and moths. *Nature* 534:106–110. doi:10.1038/nature17961

*equal contributions

Additional research achievements

2021 Award from the Science Academy of France (“Outstanding research advances in Biology”) to PhD Student Paul Jay for paper on deleterious mutations associated with mimicry supergene (Jay et al 2021).

Ongoing Grants

2020 ANR grant : ***Diversification and Adaptation in Alpine butterflies***. Co-PI (consortium with Univ Grenoble Alpes & Inria Rennes; 4 years) 590.000€

Past grants

2021 Tremplin ERC MUSE: ***Climate change : understanding adaptation along the altitudinal gradient***. PI. 125.000€

2018 ANR grant : ***The consequences of supergene evolution***. PI (consortium with Inria Rennes & MNHN Paris; 4 years) 618.000€

2013 ANR Young Investigator grant ***Origins of evolutionary innovation via hybridization*** (4 years) 400.000€

2010 ERC Starting Grant MimEvol (4 years). 760.000 €

2007 Royal Society University Research Fellowship (5 years renewable) 532.000 £

2008 ATIP CNRS Starting Grant (3 years) 220.000 €

2004 EMBO (European Molecular Biology Org.) Long-term fellowship (2 ans) 70.000 €

2002 Marie Curie Postdoctoral Fellowship (2 years) 114.000 €

VALENTINA TODISCO

Personal details

Dr. Valentina Todisco

University of Salzburg

Dep. Environment and Biodiversity: Evolutionary Zoology

Hellbrunner Straße 34, 5020 Salzburg, Austria

Phone: +39 3387408233

E-mail: valentina.todisco@plus.ac.at

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7510-6139>

Web: <https://www.plus.ac.at/umwelt-und-biodiversitaet/forschung/fachgebiete-der-zoologie/ag-habel/team-11/todisco/>

Education

Postdoc position

SEPTEMBER 2023-AUGUST 2025. FWF Austrian fellowship, University of Salzburg (Salzburg, Austria). Title: "Biodiversity persistence under climate change: the role of niche evolution and species' performance".

JANUARY-JUNE 2023. Biodiverse Anthropocenes Research Programme. Title: "Evolution under climate change" (University of Oulu, Oulu, Finland).

JULY-DECEMBER 2016. Title: "Origin and evolution of *Pseudophilotes barbaggiae* (Lepidoptera, Lycaenidae)". Supervisor Dr. Andrea Grill (University of Vienna, Vienna, Austria).

Doctorate

03 JUNE 2008. PhD in Evolutionary Biology and Ecology, University of Rome Tor Vergata (Rome, Italy). Title: "Phylogeography in *Parnassius apollo* (Lepidoptera, Papilionidae)". Supervisor: Prof. Valerio Sbordoni.

Postgraduate Fellowship

OCTOBER 2003. Title: "Molecular phylogeny of Antarctic Chironomidae", University of Rome Tor Vergata (Rome, Italy).

Master's

20 NOVEMBER 2002. Graduated in Biological Sciences, grade 110/110 cum laude, University of Rome Tor Vergata (Rome, Italy). Experimental thesis entitled "Molecular phylogeny of *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae)". Supervisors: Prof. Valerio Sbordoni and Prof. Giuliana Allegrucci.

Areas of research and most important results

My research interests focus on using molecular data to understand the historical and geographical determinants of present genetic diversity and to provide significant new taxonomic knowledge, including discovery of new species. The objects of my research are mainly butterflies, but I have also worked with crickets, dipterans and ascidians. During my academic career I have collaborated with many renowned international researchers acquiring a very strong background in phylogenetic/phylogeographic approaches needed to understand the effects of climatic changes on invertebrates and in the development of models to explain such trends. As planned for the proposed

project, my research studies so far have had a particular focus on the evolution of endemism. Endemic species have high conservation priority because they are often 'specialists'. Among the most relevant results there is the description of a new endemic species of cave cricket in Sardinia (*Dolichopoda mucedai*, Sbordonni et al. 2004) and the study on the origin of the Sardinian Blue, *Pseudophilotes barbagiae* (Lepidoptera, Lycaenidae). Among the most recent studies there is a comment (Todisco & Nazari 2023) where I proposed the use of fuzzy logic in taxonomy. Hybrids are a testament to the difficulty of trying to put undefinable biological entities into neat human-constructed boxes. Instead, in this comment I reiterate that species represent evolution in action. Together with my colleague, Jonas Eberle, expert in the field of genomics and modelling and the collaboration with University Grenoble Alpes, we plan to investigate the adaptative role of hybridization in environmental change.

Research achievements

List of top 10 publications, sorted by relevance for the proposed project:

1. Nazari V., Cotton A.M., Courtis G.J., Shapoval N.A., **Todisco V.**, Bozano G. 2023. Guide to the Butterflies of the Palearctic Region. Papilionidae part IV: Subfamily Papilioninae, Tribe Papilionini, Genus Papilio (partim). Ed. Omnes Artes, Milano. ISBN: 978-88-87989-31-1
2. **Todisco V.**, Nazari V. 2023. Is the concept of species a matter of sex or descent, or is it just 'fuzzy?'. Biological Journal of Linnean Society XX(1):1-3.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad097>
3. **Todisco V.**, Vodă R., Prosser P., Nazari V. 2020. Next Generation Sequencing-aided comprehensive geographic coverage sheds light on the status of rare and extinct populations of *Aporia* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). Scientific Reports, 10:13970.
4. **Todisco V.**, Grill A., Fiedler K., Gottsberger B., Dincă V., Vodă R., Lukhtanov V., Letsch H. 2018. Molecular phylogeny of the Palearctic butterfly genus *Pseudophilotes* (Lepidoptera: Lycaenidae) with focus on the Sardinian endemic *P. barbagiae*. BMC Zoology 3(4). DOI: 10.1186/s40850-018-0032-7
5. **Todisco V.**, Nazari V., Cesaroni D., Sbordonni V. 2017. Preliminary molecular phylogeny and biogeography of the monobasic subfamily Calinaginae (Lepidoptera, Nymphalidae). Zoosystematics and Evolution 93 (2) 2017, 255–264.
6. **Todisco V.**, Gratton P., Wheat C., Zakharov E., Sbordonni V., Sperling F. 2012. Mitochondrial phylogeography of the Holarctic *Parnassius phoebus* complex supports a recent refugial

model for alpine butterflies. *Journal of Biogeography*, 39 (6): 1058-1072. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02675.x

7. **Todisco V.**, Gratton P., Cesaroni D., Sbordoni V. 2010. Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 169–183. doi: 10.1111/j.1095-8312.2010.01476.x
8. Allegrucci G., Rampini M., Gratton P., **Todisco V.**, Sbordoni V. 2009. Testing phylogenetic hypotheses for reconstructing the evolutionary history of Dolichopoda cave crickets in the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography* 36: 1785-1797. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02130.x
9. Allegrucci G., **Todisco V.** and Sbordoni V. 2005. Molecular phylogeography of *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae): A scenario suggested by mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 153-164. doi:10.1016/j.ympev.2005.04.022
10. Sbordoni V., Allegrucci G., **Todisco V.** 2004. Il genere *Dolichopoda* in Sardegna: filogenesi molecolare e ipotesi sulla evoluzione del popolamento. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Biologica* 81: 103-111. ISSN 0392-0542

Grants

- Stand Alone, FWF Austrian fellowship (September 2023 – August 2025). Title project: “Biodiversity persistence under climate change: the role of niche evolution and species’ performance”. Supervisor Dr Jonas Eberle.

- Biodiverse Anthropocenes Research Programme (January - June 2023). Title project: “Evolution under climate change” in University of Oulu (Oulu, Finland). Supervisor Prof. Marko Mutanen.

- Synthesys Call 4 (July 2017). Title project: “Combining the invaluable source of Lepidoptera specimens in the Natural History Museum of London with the most recent methods for ancient DNA to have new insights on *Calinaga* genus (Lepidoptera: Nymphalidae)”, Natural History Museum of London (London, UK). Supervisor: Dr Blanca Huertas.

Awards

- Research Excellence in poster presentation. 6th International Barcode of Life Conference 2015 (University of Guelph, Guelph, Canada).

