

Table des matières

Liste des Annexes	1
Chapitre I - Problématique	3
I.A Compétition et coexistence	4
I.B Mécanismes de compétition, stratégies d'histoire de vie et comportement	5
I.C La compétition interspécifique et les invasions	7
I.D Objectifs	8
Chapitre II - Le modèle biologique: les Tephritidae ravageurs des cultures fruitières à La Réunion.....	11
II.A Présentation de La Réunion	11
II.A.1 Situation géographique	11
II.A.2 L'agriculture réunionnaise	12
II.B Les mouches des fruits nuisibles à La Réunion	12
II.B.1 Taxonomie	13
II.B.2 Description	14
II.B.3 Distribution géographique	16
II.B.4 Historique des invasions à La Réunion	17
II.B.5 Cycle de développement et biologie	19
II.B.6 Méthodes de lutte	21
Chapitre III - Invasions et compétition interspécifique chez les Tephritidae	23
III.A Contexte	23
III.B Exemples d'invasions et d'interactions compétitives	25
III.C Influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la compétition	27
III.C.1 La température	27
III.C.2 L'humidité	27
III.C.3 La plante hôte	28
III.C.4 Les ennemis naturels	28
III.D Mécanismes de compétition	29
III.D.1 Potentiel biotique	29
III.D.2 Interactions entre adultes	30

III.D.3	Interactions entre larves	30
III.E	Discussion	31
Chapitre IV - Traits d'histoire de vie		33
IV.A	Contexte	33
IV.B	Démarche	34
IV.B.1	Mesure des traits d'histoire de vie	34
IV.B.2	Calcul et analyse des paramètres démographiques	35
IV.C	Résultats	36
IV.D	Discussion	39
Chapitre V - Mécanismes de compétition		43
V.A	Contexte	43
V.B	Démarche	44
V.B.1	Compétition larvaire	44
V.B.2	Compétition entre adultes	45
V.C	Résultats	46
V.D	Discussion	46
Chapitre VI - Influence du climat.....		51
VI.A	Contexte	51
VI.B	Démarche	52
VI.B.1	Influence de la température au laboratoire	53
VI.B.2	Influence de l'humidité au laboratoire	53
VI.B.3	Collecte des données de terrain	54
VI.C	Résultats	55
VI.C.1	Influence des facteurs abiotiques au laboratoire	55
VI.C.2	Répartition des espèces sur le terrain.	56
VI.D	Discussion	58
Chapitre VII - Influence de la plante hôte		61
VII.A	Contexte	61
VII.B	Démarche	62
VII.B.1	Relation entre poids pupal et fécondité	62
VII.B.2	Développement larvaire dans les quatre fruits hôtes	63

VII.C Résultats	64
VII.C.1 Relation entre poids pupal et fécondité	64
VII.C.2 Développement larvaire dans les quatre fruits hôtes	64
VII.D Discussion	65
Chapitre VIII - Discussion générale	69
VIII.A Capacité à la compétition, axe <i>r-K</i> et rang d'invasion	69
VIII.B Opportunités de coexistence	73
VIII.C Pourquoi des invasions réciproques ne sont-elles pas observées ?	75
VIII.D Invasions des <i>Bactrocera</i> comparées aux <i>Ceratitis</i> spp.	76
VIII.E Implications pratiques	77
VIII.F Perspectives	78
Bibliographie.....	81

Liste des Annexes

Annexe 1- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511-520.

Annexe 2- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. Can biological invasions be predicted by demographic traits? A case study of fruit flies in La Réunion. (*soumis*).

Annexe 3- Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont R. & Quilici, S. (2006) Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritis in La Réunion. *Ecology*, 87, 1770-1780.

Annexe 4- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*, 75, 518-526.

Annexe 5- Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis spp.* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92, 461-469.

Annexe 6- Duyck, P.F., Sterlin, J.F., & Quilici, S. (2004) Survival and development of different life stages of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 89-93.

Chapitre I - Problématique

Les espèces invasives peuvent être définies comme des espèces exotiques qui s'étendent à partir d'un point d'introduction situé en dehors de leur aire de répartition et deviennent abondantes (Kolar & Lodge, 2001). De par leur impact sur la biodiversité, les invasions biologiques sont de plus en plus considérées comme l'une des composantes du changement global (Vitousek *et al.*, 1996). La plupart des introductions à longue distance d'espèces non-natives dans de nouveaux espaces sont le résultat direct ou indirect d'activités humaines. Ainsi, l'agriculture favorise l'établissement d'espèces exotiques directement par le transport des marchandises et indirectement par la création de sites propices à la colonisation. Une fois une espèce exotique établie, son éradication est souvent impossible et la mise en place de méthodes de lutte, quand elle est possible, est souvent difficile et coûteuse (Kolar & Lodge, 2001). La prédiction des invasions représente donc un enjeu important (Williamson, 1996; Williamson & Fitter, 1996; Kolar & Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001).

Par ailleurs, l'importance de la compétition interspécifique a été très discutée en écologie spécialement au niveau de son rôle dans la structure des communautés d'insectes phytophages (Wiens, 1977; Connell, 1980; Lawton & Hassell, 1981; Schoener, 1982; Connell, 1983). Des revues bibliographiques récentes démontrent que la compétition interspécifique est largement répandue chez les insectes (Denno *et al.*, 1995; Stewart, 1996; Reitz & Trumble, 2002). Dans leur revue sur les déplacements compétitifs chez les insectes et arachnides, Reitz & Trumble (2002) montrent que ceux-ci sont généralement observés entre des espèces très proches et souvent lors de phénomènes d'invasion: une espèce exotique déplace une espèce native (33% des cas) ou une autre espèce exotique préalablement établie (55% des cas). Après l'analyse de 193 couples d'espèces de compétiteurs, Denno *et al.* (1995) concluent que la compétition interspécifique affecte de façon importante la distribution et l'abondance des populations d'insectes phytophages. Ainsi, la structure des populations de phytophages est autant influencée par la compétition que par les ennemis naturels ou les plantes hôtes.

Le déplacement compétitif étant une résultante fréquente des invasions biologiques, on peut penser que l'aptitude à la compétition des espèces invasives est impliquée dans le succès des

espèces envahissantes. Une possibilité pour aborder le problème des invasions biologique est donc de s'intéresser à la relation qu'il existe entre invasion biologique et compétition interspécifique. Dans un premier temps il est nécessaire de définir et de rappeler les modèles de la compétition interspécifique et de la coexistence entre espèces, avant de montrer quels sont les mécanismes possibles et les stratégies d'histoire de vie impliqués dans ces interactions. L'importance de la compétition interspécifique et du déplacement compétitif est ensuite replacée dans le contexte des invasions.

La famille des Tephritidae (mouches des fruits) est d'importance économique majeure car de nombreuses espèces de cette famille attaquent les cultures fruitières et légumières des régions tropicales et subtropicales (White & Elson-Harris, 1992). Malgré les procédures de quarantaine, un nombre élevé d'invasions et de déplacements compétitifs par des Tephritidae a été observé ces dernières années (White & Elson-Harris, 1992; White *et al.*, 2000; Allwood *et al.*, 2002; Clarke *et al.*, 2005). Cette famille, et plus particulièrement les Tephritidae s'attaquant aux cultures fruitières de La Réunion, ont été choisis comme modèle biologique de cette thèse en vue d'étudier la relation entre invasion biologique et compétition interspécifique.

I.A Compétition et coexistence

La compétition interspécifique est définie comme une réduction de la fécondité individuelle, de la survie, ou de la croissance résultant de l'exploitation commune des ressources ou de l'interférence avec des individus d'une autre espèce (Begon *et al.*, 1996). Deux types de compétition sont généralement reconnus. La compétition par exploitation n'implique pas le comportement et se produit quand les ressources sont insuffisantes pour les individus des deux espèces (Dajoz, 1976; Pianka, 1976; Begon *et al.*, 1996). La ressource utilisée par une espèce réduit sa disponibilité pour les autres. Dans la compétition par interférence, par son comportement, une espèce prive une autre espèce d'accès à la nourriture ou aux sites de vie. Ceci peut se produire même quand la ressource est en quantité suffisante.

Le modèle le plus simple de compétition (Lotka-Volterra) produit deux équilibres possibles : soit l'élimination d'une des deux espèces, soit un équilibre stable dans lequel les deux espèces peuvent coexister. Il peut y avoir aussi un équilibre instable, dans lequel l'avantage dépend des densités initiales des deux espèces en compétition (Balasubramanian, 1990; Begon *et al.*,

1996). En bref, la coexistence stable peut se produire quand la compétition interspécifique est faible par rapport à la compétition intraspécifique.

D'après le modèle conventionnel de la théorie de la niche écologique, le premier déterminant de la compétition interspécifique est le chevauchement dans les ressources utilisées. Deux espèces qui ont des niches fondamentales (niches potentielles occupées en l'absence de compétiteurs) similaires seront fortement en compétition lors de la première rencontre. Cette situation est particulièrement pertinente pour les membres d'une famille ou d'une guilde qui sont en contact lors de l'invasion d'une nouvelle zone. Cette interaction compétitive peut avoir deux conséquences: soit un déplacement écologique, par lequel une ou les deux espèces déplacent ou réduisent leur niche jusqu'à ce que la coexistence devienne possible, soit l'exclusion d'une des espèces (Schoener, 1974; Connell, 1980). Ainsi, en pratique, la compétition interspécifique tend à se détruire elle-même: une compétition interspécifique forte ne peut être observée que durant des situations de dynamique d'interaction transitoires, et non entre des espèces en phase de coexistence stable. A cet égard, les situations de non-équilibre, comme dans le cas des invasions biologiques, fournissent une opportunité unique d'observer la compétition en action.

I.B Mécanismes de compétition, stratégies d'histoire de vie et comportement

La plupart des études sur la compétition sont descriptives et concernent rarement plus de deux espèces: l'augmentation de la densité d'une espèce est accompagnée par la diminution de la densité d'une deuxième espèce. Un grand nombre d'expériences ont donc mesuré l'importance de la compétition par la modification des abondances (Connell, 1983; Schoener, 1983; 1985). Les mécanismes à l'œuvre dans la compétition sont souvent peu connus et peuvent être spécifiques de chaque paire d'espèces en compétition. Une autre approche, bien qu'indirecte, est d'identifier des traits chez les espèces, qui peuvent être utilisés pour prédire le déplacement compétitif. Les stratégies d'histoire de vie et les traits de comportement sont ainsi deux déterminants importants de la compétition chez les insectes (Huffaker & Gutierrez, 1999).

Certaines études ont souligné les liens entre traits d'histoire de vie et aptitude à la compétition. Une dichotomie classique a été introduite par Mac Arthur & Wilson (1967) entre les espèces nommées « *r*- and *K*- selected ». Selon leurs travaux, les espèces de type *r* montrent une série de traits favorisant un accroissement rapide des populations et la colonisation de nouveaux habitats, alors que les espèces de type *K* sont mieux adaptées à la compétition dans les habitats saturés. Bien que des études plus récentes aient montré que les conditions de sélection pour les traits *r* contre les traits *K* sont plus complexes qu'une régulation densité-indépendante contre densité-dépendante (Reznick *et al.*, 2002), les espèces peuvent souvent être décrites comme étant *r* ou *K*. Certaines espèces tendent à avoir une maturation rapide, une petite taille, un taux d'accroissement naturel élevé, une faible résistance aux compétiteurs et une dispersion efficace ; alors que d'autres présentent une durée de vie élevée, une fécondité faible, une grande taille et une mobilité limitée. Bien sûr, il s'agit là des cas extrêmes d'un gradient continu le long duquel les espèces peuvent être classées. La théorie de la coexistence développée par Tilman (1994) est conforme à la dichotomie de Mac Arthur & Wilson. Elle établit que la coexistence de plusieurs espèces peut être promue dans un habitat structuré grâce à (i) un régime de perturbation qui régénère constamment de nouveaux sites libres et (ii) des trade-offs compétition-colonisation entre les différentes espèces. Les mauvais compétiteurs doivent être bons colonisateurs car leur maintien est possible uniquement si ils arrivent les premiers dans les sites vides.

Utiliser les traits d'histoire de vie ou les traits démographiques pour caractériser la stratégie des compétiteurs implique que la compétition est principalement liée à l'exploitation des ressources ; cependant les traits du comportement peuvent aussi être impliqués dans la compétition au travers de l'interférence. Si l'agression directe entre espèces permet à une espèce plus agressive d'avoir accès à la ressource au détriment d'une autre, la compétition par interférence peut également impliquer une monopolisation anticipée des ressources et leur défense (Huffaker & Gutierrez, 1999). Chez les insectes, d'après Case & Gilpin (1974), l'interférence est fréquente, en dépit d'un coût écologique élevé, car elle fournit des bénéfices rapides. La prédation intragUILDE est une forme plus avancée de l'interférence, particulièrement efficace quand elle vise les œufs de l'autre espèce car le coût de cette interférence est peu élevé (Case & Gilpin, 1974).

I.C La compétition interspécifique et les invasions

Les premiers déterminants avancés pour expliquer les invasions biologiques ont été traditionnellement l'importance des flux d'importation (Lonsdale, 1999) et l'absence d'ennemis naturels (Simberloff & Wilson, 1970), notamment dans les îles. L'aptitude à la compétition a comparativement reçu moins d'attention surtout à cause de l'importance que l'on a donnée au rôle de l'absence d'ennemis naturels (Pimm, 1987; Byers, 2000). Pourtant, mis à part de rares cas, les niches investies par des espèces exotiques ne sont pas entièrement vacantes, et les envahisseurs déplacent habituellement les espèces déjà présentes qu'elles soient indigènes ou exotiques (Reitz & Trumble, 2002).

L'ambiguïté du rôle de la compétition dans les invasions doit en partie résulter des difficultés à démontrer cette dernière sans équivoque (Byers, 2000). La compréhension des phénomènes d'invasion doit donc nécessairement passer par l'étude de la compétition interspécifique et des traits qui lui sont associés. On considère que les envahisseurs possèdent généralement une stratégie démographique de type r (Rejmanek & Richardson, 1996) mais cette idée n'a pas été validée par des analyses de corrélation (Lodge, 1993). Il est possible que les espèces possédant des traits de colonisateurs ne soient favorisées que pendant les phases initiales de l'invasion (Sakai *et al.*, 2001). Comme mentionné précédemment, la plupart des espèces envahissantes doivent ensuite entrer en compétition, avant d'établir des populations permanentes importantes. Certaines études ont déjà montré que, dans le cas de deux espèces, l'exotique envahissante tend à être plus compétitive grâce à une meilleure aptitude à utiliser la ressource (Petren & Case, 1996; Byers, 2000).

Les traits requis pour l'étape de colonisation initiale n'étant pas les mêmes que ceux requis pour la persistance à long terme (Sakai *et al.*, 2001), on peut s'attendre à ce que les espèces r arrivent à s'installer plus vite et plus facilement, mais une espèce ne peut s'installer que si elle est plus compétitrice (stratégie plus K) que les résidentes. Ainsi, dans les invasions successives, on peut s'attendre à un ordre logique des stratégies allant des espèces colonisatrices (stratégie de type r) aux espèces compétitrices (stratégie de type K): les premières espèces arrivées étant juste un peu plus K que les résidentes (ou très r s'il n'y a pas de résidentes) et les suivantes de plus en plus K .

I.D Objectifs

L'objectif général de cette thèse est d'étudier les relations qui existent entre invasions biologiques et compétition interspécifique. Pour cela les mouches des fruits polyphages (famille des Tephritidae) ont été choisies comme modèle d'étude. Dans cette famille d'importance économique majeure (White & Elson-Harris, 1992), un grand nombre d'invasions récentes ont en effet été observées dans le monde.

Un premier objectif est de dresser un inventaire des cas connus d'invasions chez les Tephritidae polyphages à l'échelle mondiale, en soulignant le rôle probable de la compétition interspécifique dans ces interactions. Nous ferons également le point sur les mécanismes possibles de la compétition chez les Tephritidae et sur les différents facteurs pouvant la moduler (Chapitre III).

Deuxièmement, la relation entre compétition et invasion est abordée d'un point de vue expérimental chez les quatre espèces de Tephritidae polyphages habitant La Réunion. Cette communauté est constituée d'une espèce indigène de La Réunion (et endémique des Mascareignes) et de trois espèces ayant successivement envahi La Réunion. Cette partie expérimentale se subdivise en plusieurs objectifs :

1. Comparer les traits d'histoire de vie des quatre espèces afin de vérifier si une stratégie démographique particulière (i.e. de type r ou K) est corrélée avec une bonne aptitude à l'invasion (Chapitre IV).
2. Déterminer l'intensité et l'asymétrie de différents mécanismes de compétition interspécifique (compétition larvaire, interférences entre adultes via les phéromones de marquage, la localisation et la défense de la ressource) afin de savoir s'il existe une hiérarchie de compétition et si elle est en accord avec le rang d'invasion (Chapitre V).

Les facteurs environnementaux modulant la compétition et déterminant les effets sur le terrain en termes d'exclusion ou de déplacement, il est également nécessaire d'

3. Examiner l'influence des conditions climatiques (température et humidité) sur la distribution actuelle et potentielle des quatre espèces afin de tester si ces facteurs abiotiques permettent leur coexistence (Chapitre VI).

4. Etudier l'influence des principales plantes hôtes sur le développement de ces Tephritidae afin d'estimer la possibilité de différenciation de niche relative à ce facteur (Chapitre VII).

Je commencerai toutefois par décrire le modèle biologique en détaillant notamment l'historique des invasions des Tephritidae nuisibles à La Réunion, indispensable pour la compréhension des discussions sur les rangs d'invasions dans les chapitres suivants (Chapitre II).

Chapitre II - Le modèle biologique: les Tephritidae ravageurs des cultures fruitières à La Réunion

II.A Présentation de La Réunion

II.A.1 Situation géographique

La Réunion est une île tropicale de l'hémisphère sud ($55^{\circ}29'$ de longitude Est et $21^{\circ}53'$ de latitude Sud), située à 800 km à l'est de Madagascar (Figure 1). Elle appartient à l'archipel des Mascareignes qui comprend également les îles Maurice (à 200 km au nord-est de La Réunion) et Rodrigues (à 800 km à l'est). Elle est la partie émergée d'un énorme volcan bouclier de 7000 m de hauteur. L'île couvre une surface de 2512 km^2 et culmine au Piton des Neiges à 3070 m d'altitude. De sa position tropicale, son état insulaire et son relief tourmenté résultent une multitude de microclimats, ce qui entraîne une grande diversité des plantes sauvages et cultivées. Toutefois, deux principales régions climatiques peuvent être définies:

- la côte "au vent", orientée nord-est face aux alizés, reçoit 70 % des précipitations (3 à 10 m/an),

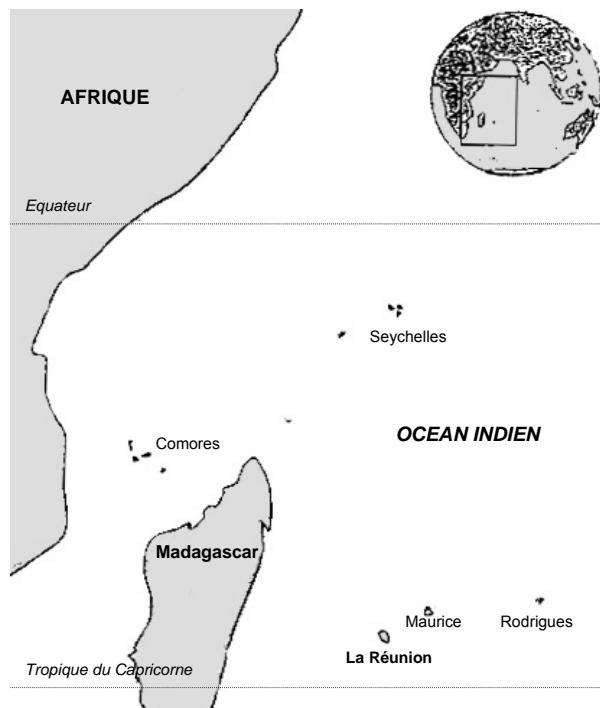


Figure 1. Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien.

- la côte "sous le vent", orientée sud-ouest, reçoit moins de 2m/an et de façon très irrégulière.

Il faut également croiser les deux côtés de l'île avec l'altitude qui accentue les différentiels thermiques et pluviométriques (on parle des "Hauts" de l'île). De plus, le climat réunionnais est marqué par deux saisons :

- l'hiver austral, de mai à novembre, frais et sec,
- l'été austral, de décembre à avril, nettement plus chaud et pluvieux avec des précipitations extrêmes et des phénomènes cycloniques.

II.A.2 L'agriculture réunionnaise

Du fait de son relief et son volcanisme, La Réunion dispose d'un espace assez réduit. En effet la surface agricole utile (SAU), soit 48223 ha (jardins privés compris), n'excède pas un cinquième du territoire. Par ailleurs, plus de la moitié de cette SAU présente des pentes supérieures à 20 %. Les exploitations sont généralement de petite taille, 97 % d'entre elles possédant une surface inférieure à 10 ha (Agreste, 2004). Cette SAU s'organise de la façon suivante :

- 75 % de terres arables (canne à sucre : culture la plus importante de l'île avec 25800 ha, cultures légumières : 1900 ha, cultures fruitières semi-permanentes : 600 ha),
- 20 % de surface toujours enherbée,
- 5 % de cultures fruitières permanentes.

Les principaux fruits cultivés à La Réunion sont le letchi (840 ha), la mangue (470 ha), la banane (370 ha), l'ananas (330 ha), et les agrumes (300 ha). La production en volume de certains fruits (letchi, mangue) varie fortement d'une année sur l'autre par suite de phénomènes d'alternance, les superficies de production restant inchangées (Agreste, 2004).

II.B Les mouches des fruits nuisibles à La Réunion

Les mouches des fruits constituent des ravageurs d'importance économique pour les cultures fruitières (diverses familles botaniques) et maraîchères (Solanaceae et Cucurbitaceae). Selon une estimation du CIRAD-Flhor qui remonte à une douzaine d'années, les coûts (pertes

directes et coût de la lutte) s'élevaient à plus d'un million d'euros chaque année à La Réunion pour les seules cultures fruitières (Bunge-Vivier, 1993).

II.B.1 Taxonomie

Les mouches des fruits appartiennent à la famille des Tephritidae (Ordre: Diptera, Sous-ordre : Brachycera, Division: Cyclorrapha, Groupe: Schizophora, Section: Haplostomata, Super-famille: Tephritoidea, Famille: Tephritidae) qui compte environ 4000 espèces réparties dans 500 genres (White & Elson-Harris, 1992). Toutes les espèces de cette famille ne sont pas des ravageurs de fruits: certains taxons comme la sous-famille des Trypetinae, par exemple, s'attaquent aux fleurs (surtout d'Asteraceae). D'autres comme la sous-tribu des Gastrozonina sont des ravageurs de tissus parenchymateux de racines, de tiges ou de feuilles (White & Elson-Harris, 1992).

Huit espèces d'importance économique sont présentes sur les cultures fruitières ou maraîchères de l'île de La Réunion (Etienne, 1972; White & Elson-Harris, 1992; Hurtrel *et al.*, 2000). Elles font parties de la sous-famille des Dacinae et appartiennent à deux tribus : Dacini et Ceratitidini (White & Elson-Harris, 1992; De Meyer, 2000a). La tribu des Ceratitidini compte quatre représentants sur l'île :

- *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) ou Mouche de la tomate,
- *Ceratitis (Pterandrus) rosa* Karsch ou Mouche du Natal,
- *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann) ou Mouche méditerranéenne des fruits,
- *Ceratitis (Ceratitis) catoirii* Guérin-Méneville ou Mouche des Mascareignes.

La tribu des Dacini compte également quatre représentants sur l'île :

- *Dacus (Didacus) ciliatus* Loew ou Mouche Ethiopienne des Cucurbitaceae,
- *Dacus (Dacus) demmerezi* (Bezzi) ou Mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien,
- *Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae* (Coquillett) ou Mouche du melon,
- *Bactrocera zonata* (Saunders) ou Mouche de la pêche.

Parmi les espèces citées, quatre s'attaquent à quasi-totalité des cultures fruitières (*C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*). Ces quatre espèces ont été choisies dans le cadre de ce travail de thèse car leur histoire d'invasion de La Réunion est bien connue et car il existe un chevauchement important de leur gamme de plantes hôtes. Les autres s'attaquent aux Solanaceae (*N. cyanescens*) et aux Cucurbitaceae (*D. ciliatus*, *D. demmerezi* et *B. cucurbitae*).

II.B.2 Description

Un schéma général indiquant des éléments de morphologie nécessaires à la distinction des espèces de Tephritidae est donnée en Figure 2.

II.B.2.1 *Ceratitis catoirii*

Les adultes sont de grande taille par rapport à ceux des deux autres *Ceratitis* spp. (7 à 8 mm) (Figure 3A). Les mâles sont facilement reconnaissables par la large palette blanche à l'apex des soies orbitales. Les femelles peuvent être différencierées des autres espèces par le dessin jaune caractéristique de l'aile ainsi que par la moitié apicale du scutellum qui est entièrement noire (Etienne, 1982; White & Elson-Harris, 1992).

II.B.2.2 *Ceratitis capitata*

L'adulte, qui mesure de 4 à 5 mm est caractérisé par un thorax noir à pruinosités dessinant des bandes argentées ou grises, un abdomen élargi à bandes transversales alternées grises et

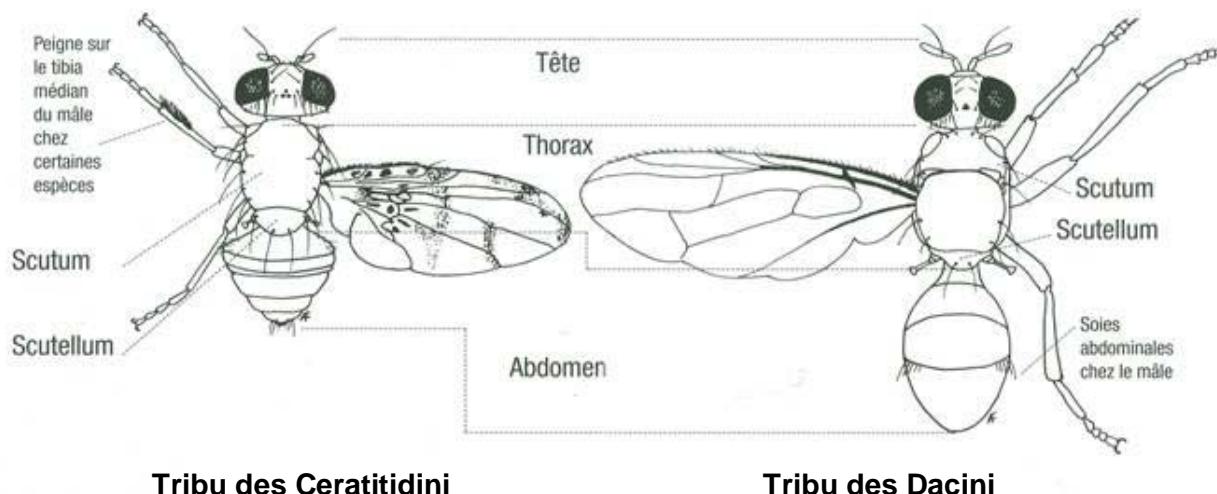


Figure 2. Eléments de morphologie des Tephritidae (Dessins A. Franck extrait de Quilici & Jeuffraut (2001))

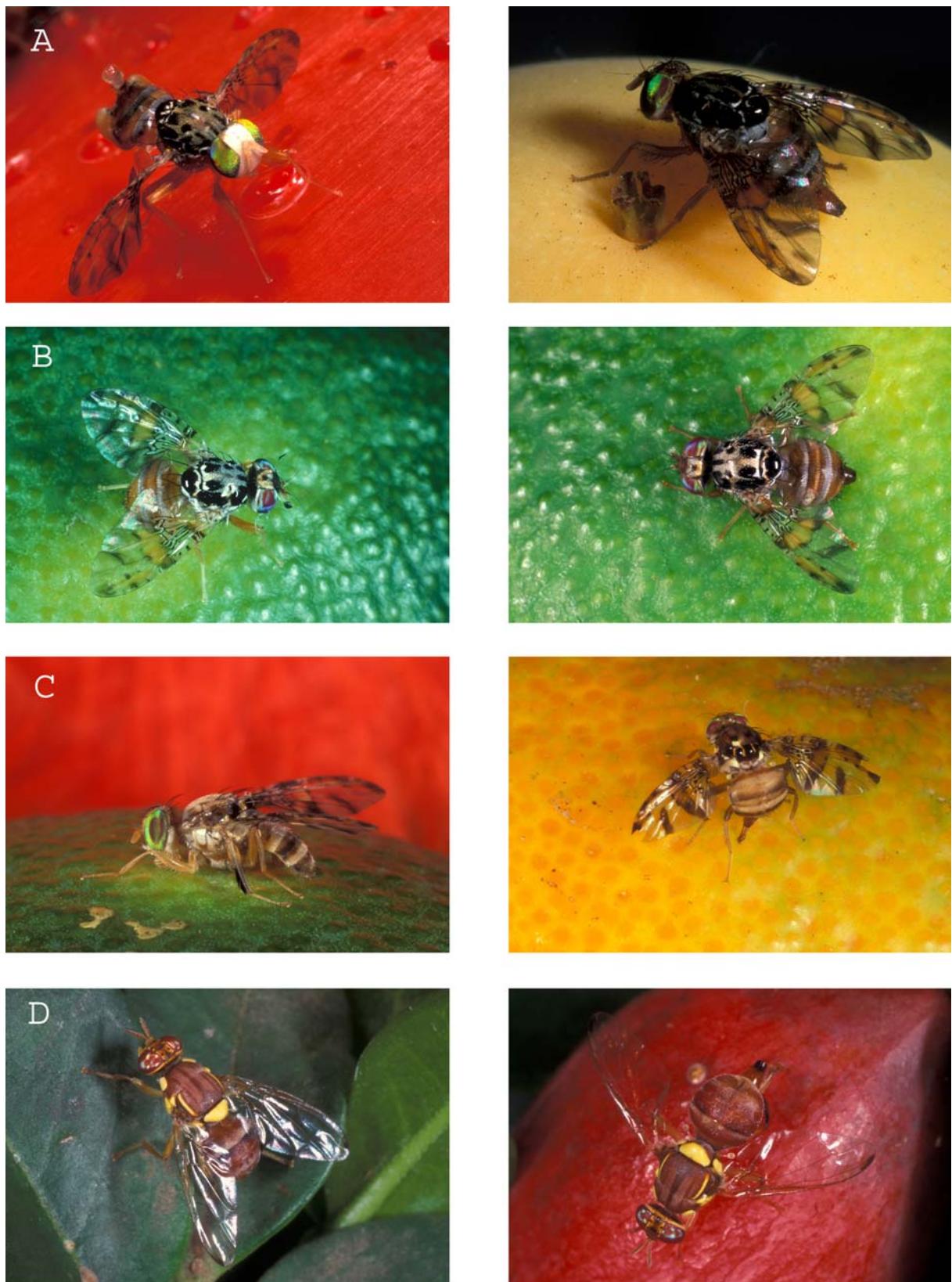


Figure 3. Mâle (photos de gauche) et femelle (photos de droite) de (A) *Ceratitis catoirii*, (B) *Ceratitis capitata*, (C) *Ceratitis rosa* et (D) *Bactrocera zonata* (Photos A. Franck, D. Vincenot).



rousses, des ailes à larges bandes jaunes et un écusson (moitié apicale du scutellum) entièrement noir à l'exception d'une fine bande sinuée jaunâtre (Figure 3B). Les mâles portent deux soies orbitales noires aplatis en lamelles à l'apex, qui permettent de les différencier aisément des femelles (Féron, 1962; White & Elson-Harris, 1992).

II.B.2.3 *Ceratitis rosa*

Les adultes de *C. rosa* présentent une taille supérieure (6 à 7 mm) à celle des adultes de *C. capitata*. Ils sont reconnaissables par le dessin particulier des taches brunes sur le fond transparent des ailes (Figure 3C). La partie postérieure du scutellum est en outre munie de dessins jaunâtres sur fond noir, qui permet de différencier aisément l'espèce de *C. catoirii* et *C. capitata* : chez *C. rosa*, les bandes longitudinales claires isolent trois taches d'un noir brunâtre. Le mâle présente en outre un pinceau de soies noires visibles à l'œil nu sur le tibia médian (White & Elson-Harris, 1992).

II.B.2.4 *Bactrocera zonata*

Cette espèce est très facilement différenciable des trois autres. En effet, elle fait partie de la tribu des Dacini, et représente donc une forme générale allongée avec un abdomen ovale (Figure 3D). Les adultes, de grande taille (7 à 8mm), ont une couleur prédominante allant de l'orange-brun pâle au rouge-brun et le scutum présente deux bandes longitudinales jaunes. (White & Elson-Harris, 1992). Par ailleurs, les ailes possèdent une petite barre sombre à l'apex mais, contrairement à d'autres espèces de Dacini, le dessin de l'aile est réduit (Quilici & Jeuffrault, 2001).

II.B.3 Distribution géographique

II.B.3.1 *Ceratitis catoirii*

Ceratitis catoirii est endémique de l'île Maurice et de La Réunion, d'où son nom commun de « Mouche des Mascareignes ». N'ayant pas été retrouvée à Maurice depuis 1986, elle est considérée comme éteinte sur cette île (White *et al.*, 2000). Cette espèce a été détectée en Afrique du Sud, en provenance de mangues mauriciennes, mais ne s'y est jamais établie (Munro, 1925; De Meyer, 2000b).

II.B.3.2 *Ceratitis capitata*

Ceratitis capitata se rencontre actuellement dans presque toutes les régions tropicales et subtropicales du globe excepté une grande partie de l'Asie et pratiquement tout le Nord américain d'où elle a été éradiquée à diverses reprises (White & Elson-Harris, 1992). La zone d'origine de *C. capitata* a été longtemps sujette à controverses, cependant, les études récentes sur ses plantes hôtes et parasitoïdes (De Meyer *et al.*, 2004), ainsi que l'analyse des microsatellites (Bonizzoni *et al.*, 2000) ont permis de confirmer qu'elle se situe d'Afrique du sud-est.

II.B.3.3 *Ceratitis rosa*

Cette espèce n'est connue que dans la partie sud et est du continent africain ainsi que dans les Mascareignes (White & Elson-Harris, 1992; De Meyer, 2001; Baliraine *et al.*, 2004). L'analyse des microsatellites sur cette espèce révèle également une origine d'Afrique du sud-est (Baliraine *et al.*, 2004).

II.B.3.4 *Bactrocera zonata*

Bactrocera zonata est originaire de l'Inde où elle a été signalée en premier lieu au Bengale (Kapoor, 1993). Elle est présente dans divers pays d'Asie tropicale : Inde, Indonésie (Sumatra, Moluques), Laos, Sri Lanka, Vietnam, Thaïlande (White & Elson-Harris, 1992), Birmanie, Népal, Bangladesh, et probablement dans toute l'Asie du sud-est (Kapoor, 1993). Plus récemment, elle a envahi l'Egypte où elle est devenue un ravageur important (Taher, 1998).

II.B.4 Historique des invasions à La Réunion

D'après la littérature, la mouche des fruits des Mascareignes *Ceratitis catoirii* est endémique des îles Maurice et de La Réunion (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972; Etienne, 1982; De Meyer, 2000b; White *et al.*, 2000) (Tableau 1). Voici un extrait de la description des dégâts de *C. catoirii* à l'île Maurice à la fin du 19^{ème} siècle (De Robillard, 1873) :

« ...En outre de cet ennemi, dont l'importance est considérable, la mangue est attaquée par des nymphes qui proviennent de l'éclosion des œufs d'un Diptère ; l'insecte est très joli, il a une forme triangulaire, les yeux sont d'une belle nuance bleue, le corps jaunâtre, les ailes diaphanes et marquées de lignes brunes. Cet insecte recherche, pour y déposer ses œufs, les

mangues dont la chair est franche et où les nymphes peuvent se mouvoir plus facilement ; la ponte a lieu lorsque le fruit a atteint à peu près la moitié de son développement; dès qu'il a été piqué et que l'insecte y a introduit ses œufs, on voit, peu de jours après, un suintement gommeux s'établir le long du fruit. Lorsque la mangue a atteint son degré de maturité, les dégâts des nymphes sont tels, qu'elle se décompose, fermente et n'est plus mangeable...

...D'où proviennent toutes ses épidémies et maladies des plantes ? Quelles en sont les causes ? La science s'en est émue, les a recherchées et n'a guère pu trouver de remèdes pour les annihiler. Tous ces êtres du règne végétal, atteints simultanément sur divers points du globe, de maladies graves, inconnues et opiniâtres, accusent un dérangement anormal dans leur économie et leur constitution. Ce phénomène est d'autant plus sinistre, qu'il est sans analogue, si l'on remonte dans les faits de l'histoire ; ne semble-t-il pas donner à l'heure actuelle, l'air d'un grand hôpital, où comme dans l'espèce humaine, tout souffre, languit et s'étoile sous l'influence d'épidémies meurtrières et à formes variées... »

Même si on ressent un certain emballement de l'auteur dans le deuxième paragraphe (j'ai omis la dernière partie où il cite le Prophète Isaïe...), le commentaire de De Robillard (1873) souligne bien l'importance de *C. catoirii* dès la fin du 19^{ème} siècle.

A La Réunion, la mouche méditerranéenne des fruits, *C. capitata*, fut introduite en 1939 et se répandit dans l'île, déplaçant localement *C. catoirii* (White *et al.*, 2000). La mouche du Natal, *C. rosa*, a été détectée pour la première fois en 1955 (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972). Depuis le début des années 1980, *C. catoirii* subsistait avec des densités de populations très faibles dans l'est et le sud de l'île, alors que *C. capitata* était présente principalement dans la partie ouest de la zone de basse altitude et *C. rosa* était l'espèce dominante, surtout dans les zones de moyenne et haute altitude (Etienne, 1982). Les archives suggèrent clairement que l'abondance absolue de *C. catoirii* a diminué. Cette espèce était répandue et responsable d'infestations importantes sur agrumes en 1817 puis signalée sur 14 plantes hôtes à Maurice (Orian & Moutia, 1960), alors qu'elle est maintenant devenue rare à La Réunion et a complètement disparue de l'île Maurice. De la même façon, Rivals (1951) mentionna des dégâts attribués à *C. capitata* sur pêches présentes dans les cirques de La Réunion entre 1939 et 1946 (avant l'arrivée de *C. rosa*). *Ceratitis capitata* n'étant plus présente à ces altitudes, on peut fortement penser qu'un déplacement compétitif a eu lieu entre *C. rosa*, présente actuellement à cette altitude, et *C. capitata*.

Tableau 1. Résumé de l'historique des invasions par les 4 Tephritidae polyphages étudiées

espèce	origine	date d'arrivée
<i>Ceratitis catoirii</i>	endémique	
<i>Ceratitis capitata</i>	Afrique	1939
<i>Ceratitis rosa</i>	Afrique	1955
<i>Bactrocera zonata</i>	Asie	1991

A La Réunion, la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*, a été détectée pour la première fois en 1991 (Hurtrel *et al.*, 2000). Après une tentative d'éradication, ses populations ont explosé en 2000 et cette espèce est toujours en phase d'expansion (Hurtrel *et al.*, 2000). *Bactrocera zonata* aurait été introduite à partir de l'île Maurice où elle avait été détectée depuis 1986 (White *et al.*, 2000). Pour ces quatre espèces, une histoire identique de successions d'invasions a donc été observée entre les deux îles, excepté que *C. catoirii* est maintenant considérée comme éteinte de l'île, n'ayant pas été retrouvée depuis 20 ans (Orian & Moutia, 1960; White *et al.*, 2000).

II.B.5 Cycle de développement et biologie

Le cycle de développement des Tephritidae est résumé sur la Figure 4. Les œufs, qui mesurent environ 1 mm, sont blancs et légèrement arqués. A l'éclosion, de minuscules asticots émergent des œufs. Les nutriments dont les larves se nourrissent, glucides, protéines et eau, sont tirés du milieu dans lequel elles se développent, c'est à dire la pulpe du fruit. La durée du développement larvaire, qui comprend trois stades (L1, L2, L3), peut varier fortement pour une espèce donnée en fonction du fruit-hôte (Carey, 1984; Fernandes-Da-Silva & Zucoloto, 1993). A l'issue du troisième stade larvaire, l'asticot quitte le fruit en sautant, comme mû par un véritable ressort. Il retombe alors sur le sol dans lequel il s'enfonce pour se nymphoser, formant alors une pupe de laquelle émergera l'adulte. Trois

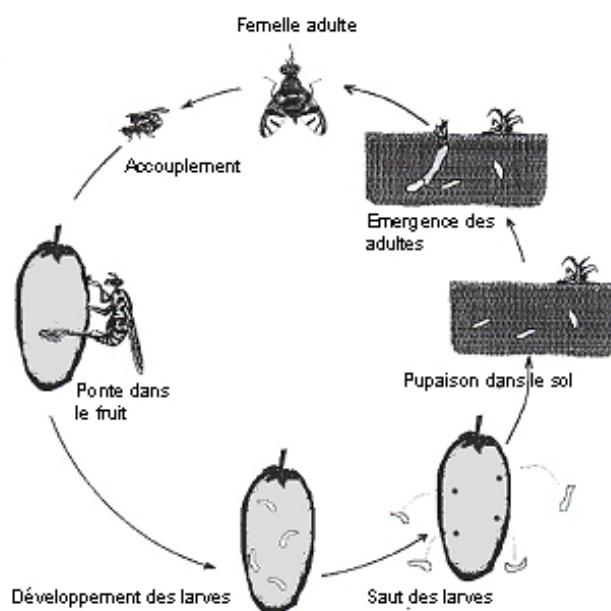


Figure 4. Cycle de développement des mouches des fruits (Brévault, 1999).

étapes importantes peuvent être distinguées dans la biologie de la reproduction des mouches des fruits. Il s'agit de la maturation des gonades et des gamètes, de l'accouplement et de la ponte. Au cours de l'ovogenèse, trois étapes sont particulièrement remarquables (Tzanakakis & Koveos, 1986; Williamson, 1989) :

- *la pré-vitellogénèse* : des trophocytes prévitellogéniques sont en cours de formation, les follicules ont un aspect translucide.
- *la vitellogénèse* : les cellules folliculaires entreprennent leur différenciation, une partie de l'ovocyte prend une coloration blanchâtre.
- *la maturité des œufs* : l'ovocyte comprend un chorion bien développé et une membrane vitelline.

Un comportement de cour du mâle précède généralement l'accouplement. Le fait le plus remarquable est, chez certaines espèces, l'existence d'un appel phéromonal des mâles. C'est notamment le cas pour les mâles de *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* (Féron, 1962; Myburgh, 1962; Quilici *et al.*, 2002). L'appel consiste en la dévagination d'une ampoule anale qui libère une phéromone très odorante attractive pour la femelle. Lors de la ponte, plusieurs comportements peuvent être observés sur le fruit: la prospection, le nettoyage, l'agressivité envers d'autres femelles, la ponte ou la tentative de ponte, le "frottement" de l'ovipositeur et le nettoyage de l'ovipositeur. Dès que la femelle est prête à pondre, après un certain temps de prospection, elle étend son ovipositeur et commence à forer dans le fruit hôte. Les œufs sont pondus à quelques millimètres sous l'épiderme du fruit. Les dégâts se traduisent par une décoloration de l'épiderme du fruit au niveau de la piqûre puis par la pourriture du fruit. Après la ponte, les femelles de nombreuses espèces marquent le site de ponte en y déposant une phéromone (HMP : *Host Marking Pheromone*) qui inhiberait la ponte d'autres femelles (Prokopy & Roitberg, 1984). L'adulte, tout comme la larve, a besoin d'une alimentation glucidique et protéique. Il s'alimente principalement sur les feuilles des plantes hôtes et non-hôtes, où il trouve les différents nutriments dont il a besoin : sucre, protéines et eau dans la sève ou les sécrétions foliaires des plantes, les colonies bactériennes, les levures, le miellat d'Homoptères ou les fientes d'oiseaux (Prokopy & Roitberg, 1984).

II.B.6 Méthodes de lutte

Les méthodes de lutte couramment pratiquées reposent encore sur l'utilisation de produits insecticides pendant la période de sensibilité des fruits. La forte réponse des adultes de mouches des fruits à certains stimuli visuels et olfactifs favorise l'utilisation de pièges pour la surveillance des populations. Ces pièges possèdent des formes et des couleurs spécifiques associés à des attractifs alimentaires ou sexuels pouvant être couplés à un insecticide (Quilici, 1989). Parmi les méthodes alternatives à la lutte chimique classique, on peut citer le traitement par taches consistant en la pulvérisation d'un mélange d'attractif alimentaire et d'insecticide sur une partie seulement de la culture. Certaines mesures prophylactiques comme la destruction des fruits tombés ou la suppression des plantes réservoirs en bordure des parcelles sont également utiles pour diminuer les populations de mouches des fruits. A l'échelle d'une zone de production, la lutte autocide (lâchers de mâles stériles) peut être très efficace permettant d'aller jusqu'à l'éradication des populations d'une espèce dans une région donnée (Hendrichs *et al.*, 2002). Les auxiliaires naturels comme certaines espèces d'hyménoptères parasitoïdes sont utilisés comme moyen de lutte biologique. Ainsi, *Fopius arisanus*, un parasitoïde ovo-pupal qui exerce un fort taux de parasitisme sur *Bactrocera dorsalis* (Hendel) à Hawaii, a été récemment introduit par le CIRAD à La Réunion en vue notamment de lutter contre *B. zonata* (Quilici *et al.*, 2005; Rousse *et al.*, 2005).

Enfin, une lutte préventive peut s'opérer plus en amont par l'interdiction d'importation de fruits en provenance de zones infestées par certaines espèces et par le contrôle des marchandises à l'arrivée (White & Elson-Harris, 1992). La prévision du risque d'invasion par les espèces exotiques -notamment dans le cadre réglementaire des Analyses du Risque Phytosanitaire- est donc indispensable pour éviter l'introduction de nouvelles espèces provoquant des dégâts.

Chapitre III - Invasions et compétition interspécifique chez les Tephritidae

Ce chapitre correspond à une version résumée de l'article référé en Annexe 1:

Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511-520.

III.A Contexte

Dans la famille des Tephritidae, beaucoup d'espèces, polyphages s'attaquant à de nombreuses espèces de fruits, sont devenues des ravageurs d'importance économique. Au travers du commerce des fruits, elles ont été introduites dans de nombreux pays et sont devenues envahissantes. La plupart du temps, les zones envahies étaient préalablement occupées par d'autres espèces de Tephritidae, indigènes ou provenant d'invasions antérieures. Les invasions mettent en contact des espèces qui étaient auparavant isolées et, d'une certaine façon, constituent des expérimentations naturelles sur la compétition interspécifique. Cette étude tente de lister les cas connus d'invasion d'espèces de Tephritidae frugivores dans des zones déjà occupées par une ou plusieurs autres Tephritidae. Une telle liste peut être utilisée pour répondre à certaines questions de base sur la compétition interspécifique. Les cas présentés dans le Tableau 2 ont été retenus sur la base de deux critères : (i) l'espèce invasive est une Tephritidae polyphage, et (ii) une autre Tephritidae polyphage était initialement présente dans la zone envahie avant le processus d'invasion. Ces deux critères ont été choisis pour être certain que les niches écologiques des deux espèces se chevauchent largement.

Deux modes d'interaction entre les paires d'espèces peuvent être distingués. Dans le premier mode (compétition hiérarchique), une des deux espèces domine toujours l'autre et l'exclut. Un deuxième mode aboutit à une coexistence stable entre les deux espèces, déclenchée soit par différenciation de niche ou par un trade-off colonisation/compétition (voir Chapitre I). Si le mode dominant est la compétition hiérarchique, (i) les invasions devraient généralement

aboutir à l'exclusion de l'espèce préexistante par l'espèce envahissante, et (ii) des invasions réciproques ne devraient pas être observées: si une espèce A envahit un territoire occupé par B, alors B ne devrait jamais envahir un territoire déjà occupé par A. Ces deux prédictions ne devraient pas se concrétiser si le mode dominant est la différenciation de niche ou le trade-off colonisation/compétition.

Tableau 2. Principaux cas d'espèces de Tephritidae polyphages introduites dans des zones où d'autres espèces polyphages étaient préétablies. Sources : (1) (White & Elson-Harris, 1992); (2) (Allwood *et al.*, 2002); (3) (Debach, 1966); (4) (Keiser *et al.*, 1974); (5) (Reitz & Trumble, 2002); (6) (Lux *et al.*, 2003); (7) (Leblanc & Putoa, 2000); (8) (Allwood & Drew, 1997); (9) (White *et al.*, 2000); (10) (Taher, 1998); (11) (Orian & Moutia, 1960); (12) (Etienne, 1972); (13) (Fletcher, 1987)

Espèce invasive	Espèce préétablie	Zone colonisée	Date ou période	Refs
<i>Bactrocera carambolae</i> Drew & Hancock	<i>Anastrepha fraterculus</i> (Wiedemann) <i>Anastrepha obliqua</i> (Macquart)	Guyane Française, Guyana, Surinam	1975 -1993	1,2
<i>Bactrocera dorsalis</i> (Hendel)	<i>Ceratitis capitata</i> (Wiedemann)	Hawaii	1945	3-5
<i>B. dorsalis</i>	<i>Ceratitis rosa</i> Karsch <i>C. capitata</i> <i>Ceratitis cosyra</i> (Walker)	Kenya	2003	6
<i>B. dorsalis</i>	<i>Bactrocera kirki</i> (Froggatt) <i>Bactrocera perfusca</i> (Aubertin) <i>Bactrocera tryoni</i> (Froggatt)	Tahiti (Polynésie Française)	1996	7,8
<i>B. kirki</i>	<i>B. perfusca</i>	Tahiti (Polynésie Française)	1928	7
<i>B. kirki</i>	<i>Bactrocera luteola</i> (Malloch)	Bora Bora, Hao (Polynésie Française)	avant 2000	7
<i>B. kirki</i>	<i>Bactrocera setinervis</i> (Malloch)	Henderson (Pitcairn islands)	avant 2000	7
<i>B. tryoni</i>	<i>C. capitata</i>	Sydney (Australie)	début 1900s	3
<i>B. tryoni</i>	<i>B. kirki</i> <i>B. perfusca</i>	Tahiti	1970's	7
<i>B. tryoni</i>	<i>Bactrocera curvipennis</i> (Froggatt) <i>Bactrocera psidii</i> (Froggatt)	Nouvelle Calédonie	1969	7,8
<i>Bactrocera xanthodes</i> (Broun)	<i>Bactocera melanota</i> (Coquillett)	Cook islands	1970s	8
<i>B. xanthodes</i>	<i>Bactrocera atra</i> (Malloch)	Raivavae (îles Australes, Polynésie Française)	1998	7
<i>Bactrocera zonata</i> (Saunders)	<i>C. rosa</i> <i>C. capitata</i> <i>Ceratitis catoirii</i> Guérin-Mèneville	La Réunion, île Maurice	1987-1991	9
<i>B. zonata</i>	<i>C. capitata</i>	Egypte	1998	10
<i>C. capitata</i>	<i>C. catoirii</i>	La Réunion, île Maurice	1939-1942	9,11,12
<i>C. capitata</i>	<i>Anastrepha suspensa</i> (Loew)	Antilles	1950s	1,13
<i>C. capitata</i>	<i>Anastrepha ludens</i> (Loew)	Amérique centrale	1950s	1,13
<i>C. capitata</i>	<i>A. fraterculus</i> <i>A. obliqua</i>	Amérique centrale et du sud	1950s	1,13
<i>C. rosa</i>	<i>C. capitata</i> <i>C. catoirii</i>	La Réunion, île Maurice	1953-1955	9,11,12

III.B Exemples d'invasions et d'interactions compétitives

La plupart des exemples de compétition interspécifique chez les Tephritidae dérivent de situations où une nouvelle espèce est introduite dans un milieu donné (Fitt, 1989). Bien que les cas d'invasions de nouvelles zones par des Tephritidae soient fréquents (Fletcher, 1986), on en trouve peu qui soient décrits avec précision dans la littérature. Le Tableau 2 synthétise les cas recensés où une espèce de Tephritidae polyphage a pu s'établir en présence d'une ou plusieurs autres espèces elles aussi polyphages. Les cas les plus connus sont détaillés ci-dessous.

La mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* (Widemann), a été introduite d'Europe en Australie vers 1897 (Hooper & Drew, 1989; Vera *et al.*, 2002). Elle a ensuite été déplacée graduellement autour de Sydney par la mouche des fruits du Queensland *Bactrocera tryoni* (Frogatt), qui a envahi l'Australie par le nord au début du 20^{ème} siècle (Debach, 1966). A Hawaii, un phénomène similaire a eu lieu en 1945 lorsque la mouche Orientale des fruits, *B. dorsalis* a largement déplacé *C. capitata* des zones littorales. Cette dernière avait elle-même été introduite en 1910 et était devenue un ravageur très important dans tout l'état d'Hawaii. Depuis l'invasion par *B. dorsalis*, *C. capitata* est maintenant le plus souvent restreinte aux climats plus frais d'altitude où la mouche orientale n'est pas présente. La compétition entre les deux espèces est cependant modulée par le fruit hôte : *C. capitata* reste présente à basse altitude sur café sur lequel elle semble mieux adaptée que *B. dorsalis* tandis qu'elle n'est que rarement présente sur goyave et mangue qui constituaient pourtant pour elle des hôtes préférentiels avant l'invasion par *B. dorsalis* (Debach, 1966; Keiser *et al.*, 1974; Reitz & Trumble, 2002). Dans les Mascareignes, *C. capitata* se serait établie depuis 1939 à La Réunion et 1942 à Maurice alors que *Ceratitis catoirii* était indigène dans ces deux îles (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972). Une nouvelle invasion par la mouche du Natal, *C. rosa*, a été ensuite observé à Maurice en 1953 puis à La Réunion en 1955 (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972). Récemment, la mouche de la pêche, *B. zonata*, s'est installée à Maurice en 1987 et a été détectée à La Réunion à partir de 1991 (White *et al.*, 2000). L'historique d'invasion de *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata* a été détaillée dans le Chapitre II. *Bactrocera zonata* a en outre été signalée depuis quelques années en Egypte où *C. capitata* était déjà présente (Taher, 1998). Par ailleurs, *Bactrocera invadens* Drew *et al.*, une espèce dernièrement décrite du complexe «*B. dorsalis*», a été détectée tout récemment au Kenya où sont présentes en outre *C. capitata*, *C. rosa*, *Ceratitis fasciventris* Bezzi, *Ceratitis anoneae*

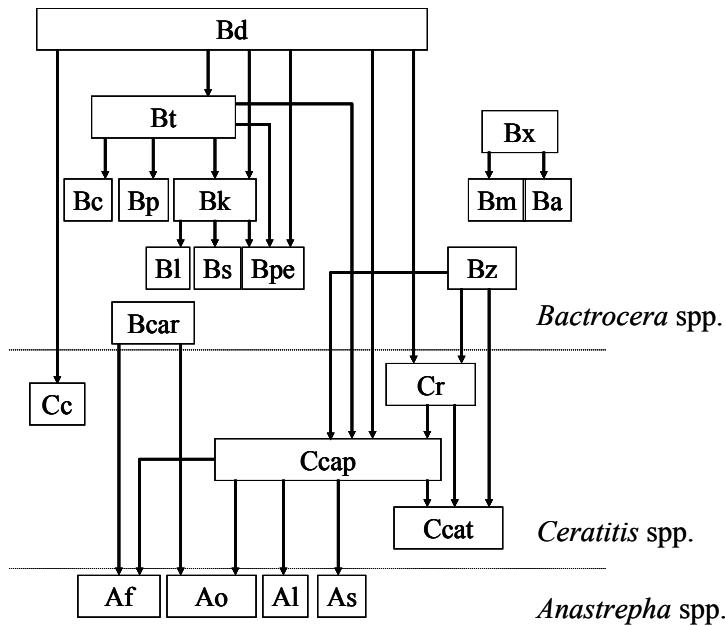


Figure 5. Diagramme des liens d'invasion recensés entre les Tephritidae polyphages du Tableau 2. Chaque flèche représente la direction de l'invasion et du déplacement compétitif d'une espèce de Tephritidae par une autre. Un seul lien peut représenter plusieurs événements indépendants (comme Hawaii (1945) et Kenya (2003) pour *Bactrocera dorsalis* sur *Ceratitis capitata*). Af = *Anastrepha fraterculus*, Al = *A. ludens*, Ao = *A. obliqua*, As = *A. suspensa*, Ba = *Bactrocera atra*, Bc = *B. curvipennis*, Bcar = *B. carambolae*, Bd = *B. dorsalis*, Bk = *B. kirki*, Bl = *B. luteola*, Bm = *B. melanota*, Bp = *B. psidii*, Bpe = *B. perfusca*, Bs = *B. setinervis*, Bt = *B. tryoni*, Bx = *B. xanthodes*, Bz = *B. zonata*, Cc = *Ceratitis cosyra*, Ccap = *C. capitata*, Ccat = *C. catoirii*, Cr = *C. rosa*.

du genre *Ceratitis*. De la même façon, le genre *Anastrepha* a toujours été dominé dans tous les cas présentés. La compétition interspécifique peut également intervenir avec des espèces appartenant à d'autres groupes de ravageurs. Par exemple, certains lépidoptères peuvent partager la même ressource et entrer en compétition avec des Tephritidae (Feder *et al.*, 1995).

Bien que les liens entre les invasions semblent, à première vue, suggérer le mode de compétition hiérarchique, il est surprenant que l'exclusion compétitive complète n'ait généralement pas lieu (en contradiction avec les prévisions basées sur l'hypothèse hiérarchique). En effet, parmi tous les cas documentés, les déplacements compétitifs et les déplacements de niche sont plus fréquents que les exclusions. Le seul cas certain d'exclusion est à l'île Maurice celui de *C. catoirii*, qui s'est éteinte après l'introduction et l'expansion de

Graham et *Ceratitis cosyra* (Walker) (Lux *et al.*, 2003; Drew *et al.*, 2005). Pour ces deux derniers cas les effets sur les espèces déjà présentes ne sont pas encore connus.

Parmi tous les cas listés dans le Tableau 2 des invasions réciproques n'ont jamais été observées. Apparemment en accord avec l'hypothèse de compétition hiérarchique le diagramme des liens d'invasions entre les espèces étudiées (Figure 5) est fortement directionnel. On peut noter que dans tous les cas où les deux genres sont confrontés, c'est une espèce du genre *Bactrocera* qui a surenvahi une ou des espèces

différentes espèces exotiques. Dans tous les cas, des facteurs environnementaux doivent affecter le processus d'invasion.

III.C Influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la compétition

Dans la compétition par exploitation, l'espèce qui tire le meilleur parti du milieu environnant possède un avantage compétitif. L'environnement devrait donc avoir un impact considérable sur la compétition en faisant pencher la balance en faveur de l'une ou l'autre espèce.

Par exemple, la distribution et l'abondance des espèces de Tephritidae sont structurées de façon importante par différents facteurs abiotiques et biotiques. Ceux-ci ont un effet direct sur la distribution des espèces mais aussi un effet indirect en modulant la compétition interspécifique. Les principaux facteurs pouvant affecter la distribution et/ou la compétition chez les Tephritidae sont la température, l'humidité, le fruit hôte et les ennemis naturels.

III.C.1 La température

La température a une influence très importante sur le développement et la survie des Tephritidae. De nombreuses études comparatives ont été réalisées où les seuils minimums de développement et les constantes thermiques ont été calculés pour différentes espèces (Messenger & Flitters, 1958; Crovetti *et al.*, 1986; Delrio *et al.*, 1986; Kasana & Aliniaze, 1994; Yang *et al.*, 1994b; Vargas *et al.*, 1996; Vargas *et al.*, 1997; Brévault & Quilici, 2000; Vargas *et al.*, 2000). Ces études montrent que l'espèce dominante pourra être différente suivant la température et par conséquent suivant la latitude et l'altitude. Par exemple, à Hawaii, si *B. dorsalis* domine sur la quasi-totalité de l'île, *C. capitata* subsiste dans les Hauts (Debach, 1966). Il est à noter, dans ce dernier cas, que des observations anciennes font état de l'abondance de *C. capitata* à faible altitude avant l'établissement de *B. dorsalis* (Debach, 1966), ce qui supporte l'hypothèse de modulation de la compétition interspécifique par la température.

III.C.2 L'humidité

Tsitsipis & Abatzis (1980) ont observé que chez *Bactrocera oleae* (Gmelin) le temps de développement à 20°C des oeufs pouvait augmenter de 84 à 102h lorsque l'humidité relative décroît de 100 à 75%. En conditions naturelles, l'influence de l'humidité sur le stade

embryonnaire et les stades larvaires est certainement davantage modulée par le fruit hôte que par les conditions climatiques. Seules quelques études (Neilson, 1964; Shoukry & Hafez, 1979; Eskafi & Fernandez, 1990; Teruya, 1990) ont été réalisées sur l'influence de l'humidité relative sur le développement nymphal alors qu'il pourrait s'agir d'un facteur important affectant la distribution des espèces.

III.C.3 La plante hôte

L'espèce du fruit hôte influe, au travers de sa qualité, à la fois sur le développement des stades immatures, avec une répercussion possible sur la fécondité des adultes, et sur le comportement des adultes. En étudiant cinq espèces de Dacini, Fitt (1986) a mis en évidence que l'abondance des espèces sur différents fruits hôtes est davantage due au comportement de choix des femelles qu'à la spécialisation larvaire. Toutefois, si beaucoup de plantes hôtes peuvent supporter le développement complet de différentes espèces de Tephritidae, la qualité de l'hôte détermine des différences importantes dans la survie, le développement larvaire et la fécondité des adultes (Fernandes-Da-Silva & Zucoloto, 1993). Ainsi, Carey (1984) a montré que le temps de développement larvaire de *C. capitata* à 25°C passe d'environ une semaine sur un hôte favorable tel que la mangue (*Mangifera indica* L.) à plus de trois semaines sur le coing (*Cydonia oblonga* Miller). A Hawaii, la meilleure compétitivité larvaire sur certains fruits hôtes a permis d'expliquer en partie le déplacement compétitif de *C. capitata* par *B. dorsalis* (Keiser *et al.*, 1974). Par ailleurs, le choix du site de ponte par la femelle adulte est déterminé par des stimuli visuels et olfactifs provenant du fruit (Prokopy & Roitberg, 1984; Aluja & Prokopy, 1993; Quilici *et al.*, 1994; Brévault & Quilici, 1999).

III.C.4 Les ennemis naturels

Dans quelques cas, il a été montré que les ennemis naturels pouvaient avoir un rôle clé dans la dynamique des populations de certaines espèces de Tephritidae, comme pour *Rhagoletis cerasi* Loew (Boller & Remund, 1989). Chez cette espèce, une mortalité élevée des pupes dans le sol causée par des prédateurs a été démontrée. Il est probable, cependant, que l'impact de prédateurs généralistes, comme les fourmis, affecte plus ou moins de la même façon les différentes espèces de Tephritidae dans un biotope donné. Parmi les ennemis naturels, les parasitoïdes sont généralement plus spécifiques et pourraient affecter de façon différentielle les espèces de Tephritidae coexistant dans un biotope donné. Cependant, dans la plupart des

cas leur impact sur les populations de Tephritidae semble plutôt limité, à l'exception de quelques espèces de parasitoides ovo-pupaux (Vargas *et al.*, 1993; Rousse *et al.*, 2005).

III.D Mécanismes de compétition

Chez les Tephritidae, la compétition par exploitation peut avoir lieu au niveau du fruit dont l'abondance peut constituer un facteur limitant. Dans ce contexte les stratégies démographiques ou d'histoire de vie pourraient être une composante importante du succès relatif de certaines espèces dans la compétition. Différents types de compétition par interférence sont également suspectés.

III.D.1 Potentiel biotique

De nombreuses études portent sur la démographie des Tephritidae (Carey, 1982; 1984; Carey *et al.*, 1988; Vargas & Carey, 1989; 1990; Yang *et al.*, 1994a; Vargas *et al.*, 1997). Une étude très complète de la démographie de *C. capitata* a été réalisée par Carey (1982) tandis que Yang *et al.* (1994a) ont comparé la démographie de deux espèces du genre *Bactrocera* inféodées aux Cucurbitacées. D'autres études (Vargas *et al.*, 1984; 2000) ont montré que l'avantage compétitif de *C. capitata* aux altitudes élevées serait dû à sa stratégie démographique de type *r* qui conviendrait mieux aux climats tempérés.

Vargas *et al.* (2000) ont comparé les paramètres démographiques de *C. capitata*, *B. dorsalis* et *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) sous plusieurs régimes de températures fluctuantes. *Ceratitis capitata* possède un taux d'accroissement élevé (stratégie de type *r*) par rapport aux deux espèces de *Bactrocera* (stratégie de type *K*). On ne trouve cependant pas de conclusions sur l'importance de cette différence de stratégie au niveau de la compétition entre *C. capitata* et *B. dorsalis*. Cependant, comme mentionné précédemment, il est remarquable que *B. dorsalis* a surenvahi et dominé *C. capitata* préalablement établie dans au moins deux cas indépendants, alors que l'inverse n'a jamais été observé. Ceci suggère que le trade-off *r-K* peut être la base de l'apparente directionalité des interactions entre les genres *Bactrocera* et *Ceratitis*, bien que des confirmations soient nécessaires.

III.D.2 Interactions entre adultes

Des cas de dérangements des femelles par d'autres femelles de Tephritidae pendant la ponte ont déjà été observés. Cependant Fitt (1989) pense que ce mécanisme de compétition a peu d'importance vu que le laps de temps qui s'écoule entre l'arrivée d'une femelle sur un fruit et la ponte est généralement bref. Un comportement de défense des sites d'oviposition par la femelle contre des femelles de la même espèce a pu être observé chez *B. dorsalis* (Shelly, 1999) mais on peut penser que ce type de comportement intervient également dans la compétition interspécifique.

Une compétition par interférence pourrait aussi avoir lieu via les phéromones de marquage. Les HMP (*Host Marking Pheromones*) sont des substances chimiques déposées après la ponte par beaucoup d'espèces de Tephritidae qui concourent à réguler la compétition intraspécifique entre les larves (Roitberg & Prokopy, 1987). La plupart des études suggèrent que les HMP sont efficaces uniquement contre les individus de la même espèce (Fitt, 1989; Nufio & Papaj, 2001) mais il a déjà été démontré dans le genre *Rhagoletis* qu'il peut exister des reconnaissances croisées pour des espèces d'un même groupe (Prokopy *et al.*, 1976). Aucune HMP n'a encore été trouvée chez des espèces du genre *Bactrocera*. Cependant, chez deux espèces de ce genre, *B. tryoni* et *Bactrocera jarvisi* (Tryon), il a été montré que les femelles pouvaient reconnaître des fruits contenant des larves en développement, sans doute grâce aux modifications chimiques du fruit (Fitt, 1986; 1989). Cette reconnaissance n'est pas influencée par l'espèce à laquelle appartient la larve.

III.D.3 Interactions entre larves

Au niveau des stades larvaires, les deux types de compétition - interférence et exploitation - doivent intervenir mais il est difficile de les différencier. L'interférence entre les larves peut se manifester par des attaques physiques, du cannibalisme ou par la suppression physiologique des autres larves. Quel que soit le mécanisme, les premières larves qui éclosent dans le fruit seront favorisées par rapport aux suivantes (Fitt, 1989). L'influence sur le développement larvaire d'une infestation croisée a été démontrée entre deux espèces inféodées aux cucurbitacées *B. cucurbitae* et *Dacus ciliatus* Loew (Qureshi *et al.*, 1987) ainsi qu'entre *C. capitata* et *B. dorsalis* (Keiser *et al.*, 1974). Ces expériences ont montré que

l'avantage compétitif en conditions naturelles peut être partiellement prédit par une meilleure survie des larves en conditions de laboratoire.

La biologie de la plupart des espèces listées dans le Tableau 2 n'a pas été étudiée en détail; cependant, les quelques résultats disponibles suggèrent qu'en environnement contrôlé, les espèces de stratégie *K* dominent les espèces de stratégie *r*. L'importance de l'interférence n'est pas claire. Cependant, les deux types de compétition (exploitation et interférence) pourraient œuvrer dans la même direction à condition que les espèces ayant une bonne aptitude à l'interférence puissent avoir aussi une stratégie *K*. Par exemple, une taille plus grande à l'âge adulte pourrait augmenter la capacité à la compétition à la fois par exploitation et par interférence.

III.E Discussion

La compétition interspécifique est-elle une composante importante des invasions par les Tephritidae polyphages ? D'un côté, il n'y a pas d'étude expérimentale démontrant directement l'action de la compétition durant les processus d'invasion, par exemple par manipulation des densités sur le terrain, ces études étant très difficiles à mener. D'un autre côté, deux arguments font penser qu'une compétition forte a lieu pendant les invasions. Premièrement, plusieurs études en conditions contrôlées ont démontré une compétition interspécifique pour la ressource en fruit, de façon prédominante par exploitation au stade larvaire, mais aussi par interférence au stade adulte et potentiellement aux stades larvaires. Deuxièmement, les invasions par des Tephritidae sont généralement suivies d'extinctions localisées ou de changements d'effectifs et de répartition locale des espèces pré-établies. Ces changements peuvent être interprétés comme des exclusions ou des déplacements compétitifs. Un aspect intéressant de l'histoire d'invasion des Tephritidae est leur apparente directionalité. En effet (i) les invasions réciproques n'ont jamais été observées (quand A envahit en présence de B, l'inverse n'est jamais observé ailleurs), et (ii) l'aptitude à l'invasion est transitive (quand A envahit en présence de B, et B en présence de C, il peut y avoir des cas d'invasion de A en présence de C mais pas l'inverse). Une fois confirmé par d'autres études, ceci ouvrirait la possibilité de ranger les espèces selon une échelle d'invasion unique. Si des traits spécifiques peuvent être utilisés comme prédicteur de la position d'une espèce donnée sur l'échelle, ils permettraient de prédire le potentiel invasif d'une espèce dans une communauté donnée.

Chez les Tephritidae, le gradient $r\text{-}K$ semble être un trait intéressant pour la prédiction des invasions. En effet, dans quelques cas, il semble lié à la direction des liens d'invasions (par exemple les relations entre les *Bactrocera* spp. et les *Ceratitis* spp.), peut-être parce que des traits K (comme une grande taille à l'âge adulte) favorisent à la fois la compétition par exploitation et par interférence. D'autres données sont bien sûr nécessaires pour confirmer ce lien. En plus de l'utilisation de traits corrélés, une connaissance directe des mécanismes de compétition pourrait aider à prédire le résultat de la compétition interspécifique chez les Tephritidae. Il semble important de conduire une étude détaillée de tous les mécanismes qui peuvent donner un avantage compétitif à une espèce par rapport à une autre. Bien que la directionalité des liens soit en accord avec l'hypothèse que les Tephritidae s'excluent les unes les autres de façon hiérarchique, peu de véritables exclusions ont été observées. Dans la plupart des cas, les espèces établies sont déplacées le long d'un axe géographique (restriction de la zone de répartition) ou écologique (déplacement de niche). Ce dernier peut être soit climatique (température, humidité) ou lié aux plantes hôtes. Ces différents points seront abordés expérimentalement dans les chapitres suivants pour les quatre espèces de Tephritidae polyphages présentes à La Réunion.

Chapitre IV - Traits d'histoire de vie

Ce chapitre correspond à une version résumée de l'article référé en Annexe 2:

Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. Can biological invasions be predicted by demographic traits? A case study of fruit flies in La Réunion. (*soumis*).

IV.A Contexte

Les liens entre les différentes espèces de Tephritidae polyphages impliquées dans le phénomènes d'invasions sont très directionnels : des invasions réciproques ne sont pas observées (Chapitre III). Dans l'objectif de prédire le potentiel invasif d'une espèce donnée pour une communauté donnée, des traits d'histoire de vie distinctifs doivent être recherchés. Une approche possible est de collecter des données sur de nombreux taxons invasifs et non invasifs et d'identifier un ensemble de traits caractéristiques des envahisseurs (Crawley, 1986; Lodge, 1993; Williamson & Fitter, 1996). Globalement, cette approche a eu un succès limité, pour plusieurs raisons. Premièrement, les méta-analyses mélangeant parfois des taxons éloignés taxonomiquement et écologiquement (par exemple plantes et animaux (Sakai *et al.*, 2001)). Dans ce cas, selon les taxons, des processus distincts peuvent être à la base des invasions, ce qui empêche les généralisations. De plus, un trait donné (par exemple, le poids du corps ou la taille de la graine) ne représente pas la même chose dans des taxons ayant des modes de vie différents et des relations d'allométrie. Deuxièmement, les méta-analyses sont construites sur une liste de traits incluant tous les composants de la fitness: les espèces envahissantes sont décrites comme ayant une fécondité et un taux d'accroissement naturel élevé, une bonne survie, et une large niche climatique (Lodge, 1993; Kolar & Lodge, 2001). Cependant, les traits d'histoire de vie sont liés par des trade-offs (Kneitel & Chase, 2004). Le plus connu est certainement le compromis qui existe entre les traits favorisant la compétition (taille importante, longévité élevée, investissement important par descendant) et les traits favorisant une croissance rapide de la population quand les ressources sont abondantes (petite taille, reproduction précoce, nombre important de descendants). Bien que les processus évolutifs soient toujours débattus (Reznick *et al.*, 2002), le gradient *r-K* proposé par Mac

Arthur (1962) et Pianka (1970), reste classiquement utilisé de décrire ces corrélations (Tilman, 1994; Reznick *et al.*, 2002; Kneitel & Chase, 2004). Dans ce contexte, le portrait général d'un envahisseur capable de maximiser à la fois ses traits *r* et *K* est nécessairement une construction chimérique qui combine les meilleurs traits de différents taxons invasifs. Finalement, être invasif ou non-invasif n'est pas une propriété absolue d'une espèce, mais plutôt une rencontre entre les traits des espèces et ceux des composantes de la communauté destinataire. De toute évidence une espèce n'est capable d'envahir que des milieux où les conditions biotiques et abiotiques lui sont favorables. En particulier, la composition de la communauté résidente, en terme d'ennemis naturels, de ressource et de compétiteurs, détermine l'« opportunité de niche » de l'envahisseur (Shea & Chesson, 2002).

Afin de contourner les problèmes listés ci-dessus, les espèces invasives ne sont pas comparées aux non-invasives, mais aux compétiteurs de la communauté résidente (Vila & Weiner, 2004). La situation idéale est une « série invasive », c'est à dire une succession d'invasions dans un même territoire par des taxons relativement proches. Si les invasions biologiques sont conditionnées par la hiérarchie de compétition entre les espèces, on peut s'attendre à avoir des envahisseurs de plus en plus de type *K*.

Cette approche peut être appliquée aux quatre mouches des fruits de La Réunion. Du fait de leur importance économique, l'histoire de l'établissement de ces espèces à La Réunion étant bien connue (voir Chapitre II), il est possible de définir cette succession d'invasions comme une telle série invasive. L'objectif de cette étude est donc de caractériser les traits d'histoire de vie des quatre espèces de Tephritidae (*C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*) en conditions optimales de laboratoire et de rechercher si une stratégie d'histoire de vie donnée peut être associée au rang d'invasion.

IV.B Démarche

IV.B.1 Mesure des traits d'histoire de vie

Les traits d'histoire de vie ont été étudiés en utilisant des souches de laboratoire de *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*, provenant de différents échantillons de fruits collectés à La Réunion, élevés sur milieu artificiel par la suite. L'élevage et les expérimentations ont été conduits en conditions contrôlées (25±1°C, 80±10% HR, 4000 lux) avec une photopériode

(12 :12) complétée par de la lumière naturelle afin de maintenir le crépuscule, important pour le comportement d'accouplement de certaines espèces de Tephritidae (Fletcher, 1987).

Trente couples (mâle-femelle) nouvellement émergés (<2h) de chacune des quatre espèces étaient isolés dans des cages en plastique transparent (1L) aérées par des ouvertures grillagées. Les mouches disposaient d'un libre accès à une alimentation composée de sucre et d'hydrolysat enzymatique de protéine et à une éponge humide placée dans un récipient comme source d'eau.

Une balle de tennis de table orange, coupée en deux, et percée de 24 trous régulièrement espacés ($418\pm90 \mu\text{m}$), contenant un morceau de mangue et insérée dans une base en plastique, était utilisée comme support de ponte. Chaque matin de nouveaux supports de ponte étaient placés dans chacune des 120 cages afin de mesurer la fécondité quotidienne. Le jour suivant, le nombre d'œufs était compté et chaque support de ponte était remplacé par un nouveau et lavé (dans le but d'enlever tous les œufs et d'éventuelles phéromones de marquage) pour utilisation ultérieure. Afin de maintenir les femelles dans des conditions constantes, les mâles morts étaient remplacés par de nouveaux de la même cohorte. La procédure était répétée jusqu'à la mort de la dernière femelle.

La longueur de 50 œufs choisis au hasard, collectés à partir de l'élevage ($N_{\text{total}}>1000$), a été mesurée pour chaque espèce juste après la ponte (<2h) avec le réticule gradué d'une loupe binoculaire (x32). Les poids pupaux ont été déterminés en pesant individuellement 160 jeunes pupes (<4h) à partie d'une cohorte de larve de chaque espèce avec une balance de précision (10^{-4}g).

IV.B.2 Calcul et analyse des paramètres démographiques

Les données de survie et la fécondité quotidienne ont été combinées aux données sur les temps de développement et sur la survie des stades immatures à 25°C (Chapitre IV) afin de calculer les paramètres démographiques classiques (Carey, 1982; Ebert, 1999). Les intervalles de confiance des paramètres démographiques ont été calculés en utilisant 95% du percentile de 1000 bootstraps (Caswell, 2001).

Les courbes de fécondité ont été ajustées par un modèle Log-linéaire avec distribution de Poisson en utilisant GLIM (Crawley, 1986). La fécondité a été ajustée en un polynôme

d'ordre 7 fonction de l'âge. Les termes supérieurs à 7 ont été enlevés, étant toujours non significatifs. Les courbes ont été caractérisées par l'âge au pic de fécondité le plus élevé, la hauteur de ce pic, et l'intervalle d'âge pendant lequel la fécondité dépasse la valeur de la moitié du pic. La sénescence de la survie a été analysée par ajustement du modèle de mortalité de Weibull (Carey, 2001).

IV.C Résultats

Les temps de développement préimaginaux sont relativement proches chez toutes les espèces, le plus court étant celui de *B. zonata* (17 jours) et le plus long celui de *C. rosa* (23 jours) (Tableau 3). D'un autre côté, la probabilité de survivre jusqu'à l'âge adulte est beaucoup plus faible pour *C. catoirii* que pour les trois autres espèces. Les trois espèces de *Ceratitis* commencent à pondre entre 5 et 10 jours après émergence (Figure 6). *Ceratitis capitata* et *C. rosa* montrent des courbes de fécondité très similaires, mais le pic de fécondité est un peu plus élevé et de plus courte durée pour *C. capitata* que pour *C. rosa* (Tableau 3). La variation temporelle dans la fécondité de *C. catoirii* est similaire à celle des deux autres *Ceratitis* spp. mais avec un pic de fécondité très faible. *Bactrocera zonata* commence à pondre et atteint son pic de fécondité beaucoup plus tard que les autres espèces (à partir d'environ 20 jours après émergence) mais continue bien après que les autres aient arrêté. Les courbes de survie des

Tableau 3. Tables de vie de *Ceratitis catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *Bactrocera zonata*. La probabilité du modèle de Weibull correspond à la significativité du paramètre de sénescence ($H_0 : \alpha = 1$) testée par le ratio des vraisemblances. Le temps de doublement de la mortalité est l'âge auquel le taux de mortalité atteint le double de sa valeur initiale

Paramètres	<i>C. catoirii</i>	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>B. zonata</i>
Probabilité de survie de l'œuf à l'adulte	0.29	0.73	0.75	0.70
Age moyen à l'émergence (j)	21.0	18.2	23.2	17.0
Paramètres de la fécondité ajustée:				
fécondité maximum (œufs/j)	5.9	20.9	16.6	13.2
âge adulte au maximum de fécondité (j)	21.7	26.5	16.8	40.5
passage à max/2 (j)	[13.9, 50.5]	[15.7, 41.9]	[10.6, 50.5]	[30.9, 80.2]
Paramètres du model de Weibull:				
λ	0.006	0.004	0.005	0.008
α	1.366	1.485	1.422	1.265
μ	41.5	42.6	40.0	47.6
temps de doublement de la mortalité (j)	6.6	4.2	5.2	13.7
test : probabilité p	0.02	0.06	0.03	0.12

femelles décroissent de façon similaire jusqu'à environ 40 jours après émergence. A partir de 40 jours, le taux de survie apparaît plus élevé pour *B. zonata* (Figure 6). Les trois espèces de *Ceratitis* spp. ont une sénescence plus élevée que *B. zonata*, pour laquelle ce paramètre n'est pas significatif. Le temps de doublement de la mortalité est plus de deux fois plus long pour *B. zonata* que pour les autres espèces.

Pour la fécondité nette, *C. capitata* arrive en tête suivie de *C. rosa*, elle-même suivie par *B. zonata*, alors que *C. catoirii* montre la valeur la plus faible pour ce paramètre (Tableau 4). Le taux d'accroissement naturel est très similaire chez *C. capitata* et *C. rosa* et significativement plus élevé que celui de *C. catoirii* et *B. zonata*. Cette dernière espèce possède un temps de

génération moyen plus long que les autres espèces : 60.6 jours comparé à 48.8, 42.3 et 44.2 pour *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. rosa*, respectivement.

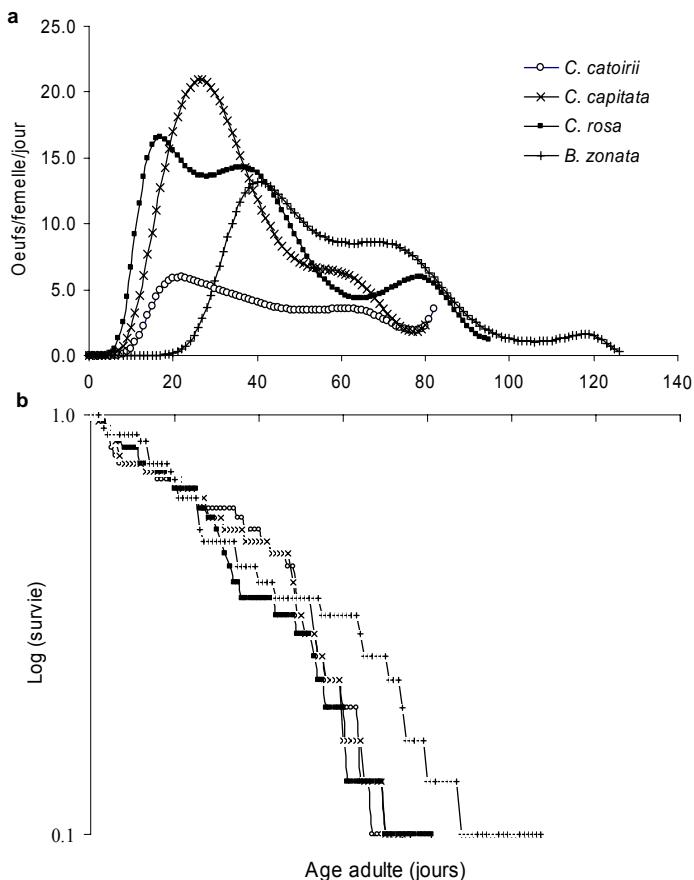


Figure 6. Fécondité et survie des quatre espèces de Tephritidae. (a) Nombre d'œufs pondus par femelle et par jour. Afin d'éviter les extrapolations, chaque courbe est stoppée à l'âge maximum atteint expérimentalement par les individus. (b) Survie des femelles de chaque espèce

La taille des œufs et le poids des pupes diffère significativement entre les espèces (ANOVA $s F_{3,196} = 665.3, P < 10^{-6}$; $F_{3,636} = 40.3, P < 10^{-6}$). La taille des œufs de *B. zonata* est identique à celle de *C. catoirii* et significativement plus grande que celle de *C. rosa*, elle-même significativement plus grande que celle de *C. capitata* (Tableau 4). Le poids des pupes suit le même schéma (excepté que les pupes de *C. catoirii* sont significativement plus légères que celles de *B. zonata*).

Tableau 4. Paramètres démographiques de *Ceratitis catorri*, *C. capitata*, *C. rosa* et *Bactrocera zonata*. L'intervalle de confiance (95%) a été obtenu par bootstrap (voir méthodes). * Les moyennes d'une même ligne avec la même lettre en exposant ne son pas significativement différentes (5%)

Paramètres	unité	<i>C. catorri</i> valeur [95% IC]	<i>C. capitata</i> valeur [95% IC]	<i>C. rosa</i> valeur [95% IC]	<i>B. zonata</i> valeur [95% IC]
Fécondité brute (GRR)					
œufs/femelle		137.1 [85.2, 174.7]	344.5 [283.3, 405.7]	389.3 [222.6, 536.1]	303.0 [228.3, 367.9]
œufs/femelle		18.2 [10.6, 25.8]	130.6 [87.5, 162.5]	128.4 [76.1, 177.7]	66.3 [33.7, 101.2]
Fécondité nette (R_θ)		0.059 [0.048, 0.066]	0.115 [0.104, 0.123]	0.110 [0.097, 0.119]	0.069 [0.057, 0.077]
Taux d'accroissement naturel (r)		0.128 [0.117, 0.137]	0.121 [0.113, 0.128]	0.120 [0.109, 0.128]	0.096 [0.084, 0.104]
Taux de natalité (b)		-0.069 [-0.071, -0.067]	-0.006 [-0.009, -0.004]	-0.010 [-0.012, -0.009]	-0.027 [-0.030, -0.025]
Taux de mortalité (d)		1.061 [1.050, 1.068]	1.122 [1.109, 1.131]	1.116 [1.102, 1.126]	1.072 [1.059, 1.080]
Taux de multiplication (λ)		48.8 [46.3, 51.5]	42.3 [39.9, 44.9]	44.2 [41.8, 47.3]	60.6 [57.7, 64.8]
Temps de génération moyen (T)	jours	11.7 [10.5, 14.3]	6.0 [5.6, 6.7]	6.3 [5.8, 7.1]	10.0 [9.0, 12.1]
Temps de doublement (DT)	jours	9.8 [9.0, 10.9]	7.1 [6.6, 7.6]	7.6 [7.1, 8.4]	11.4 [10.5, 12.6]
Age moyen en population stable (\bar{a})	jours				
taille des œufs \pm SD*	mm	1.026 \pm 0.032 ^a	0.783 \pm 0.025 ^c	0.866 \pm 0.038 ^b	1.036 \pm 0.041 ^a
poids des pupes \pm SD*	10^{-4} g	112 \pm 14 ^b	94 \pm 9 ^d	107 \pm 12 ^c	118 \pm 13 ^a

IV.D Discussion

L'histoire d'invasion des quatre espèces étudiées a été décrite précisément dans le Chapitre II. De cette histoire d'invasion, la capacité à l'invasion et le rang d'abondance dans les zones de basse altitude de La Réunion ($B. zonata > C. rosa > C. capitata > C. catoirii$) correspondent à l'inverse de l'ordre d'arrivée sur l'île.

Les paramètres démographiques de différentes espèces de Tephritidae, dont *C. capitata*, ont déjà été mesurés dans plusieurs études antérieures (Carey, 1982; Vargas & Carey, 1989; Vargas *et al.*, 2000). Les valeurs des paramètres démographiques calculés pour *C. capitata* lors de notre travail (notamment son taux d'accroissement naturel élevé) se situent dans la gamme des valeurs obtenues lors de ces études.

Sur la base des différents traits d'histoire de vie, les espèces étudiées se divisent en trois groupes (i) *B. zonata*, (ii) *C. capitata* et *C. rosa*, qui sont relativement semblables l'une de l'autre, et (iii) *C. catoirii*. Comparée à *C. rosa* et *C. capitata*, *B. zonata* possède une longévité supérieure et une fécondité plus faible. Sa sénescence est relativement lente, en terme de survie et de fécondité. En effet, cette espèce ne montre pas d'augmentation significative de ses taux de mortalité avec l'âge, et maintient une fécondité proche de son pic pendant une longue période. De plus, sa taille à l'âge adulte et son investissement par descendant (taille des œufs) dépassent largement ceux de *C. capitata* et *C. rosa*. D'un autre côté, *C. capitata* et *C. rosa* sont proches l'une de l'autre en termes de paramètres de fécondité (GRR et R_0), de survie adulte et préimaginaire, et de sénescence de la survie en conditions de laboratoire. Cependant, elles diffèrent par des caractéristiques importantes : *C. capitata* possède un pic de fécondité plus élevé et plus étroit que *C. rosa*. Cette dernière investit davantage dans chacun de ses descendants (taille des œufs plus grande) et dans la croissance préimaginaire, atteignant des poids pupaux plus importants au prix d'un développement préimaginal plus long.

Les profils d'histoire de vie de *B. zonata*, *C. capitata* et *C. rosa* semblent en accord avec l'idée d'un trade-off entre les traits K et r . Le contraste majeur se trouve entre *B. zonata* et les *Ceratitis* spp., la première ayant une survie plus élevée et une durée de reproduction plus longue (caractéristique des traits K) alors que les autres ont un avantage en terme de fécondité et de reproduction plus précoce (caractéristique des traits r). D'autres trade-offs sont apparents entre le nombre de descendants d'un côté, et l'investissement par descendant (mesurée par la taille des œufs) et la croissance (mesurée par le poids des pupes) d'un autre

côté. Ces trade-offs sont vérifiés non seulement dans la comparaison entre les genres *Bactrocera* et *Ceratitis*, mais aussi, dans une moindre mesure, entre les deux espèces de *Ceratitis*. En effet, *C. capitata* possède des traits plus orientés *r* (pic de fécondité plus élevé, œufs et pupes plus petits, temps préimaginal plus court) que *C. rosa*. Comme attendu, les taux d'accroissement naturel (*r*) en conditions optimales de laboratoire sont dans l'ordre décroissant: *B. zonata* < *C. rosa* < *C. capitata*, le contraste étant plus prononcé entre les deux premières espèces.

La combinaison de traits de *C. catoirii*, comparée aux trois autres espèces, n'est pas conforme à l'idée d'un simple trade-off. Cette espèce combine les désavantages des deux stratégies (*r* et *K*). En effet, elle ne contrebalance pas sa faible fécondité par une survie élevée. En accord avec l'idée d'un trade-off entre nombre et qualité de la descendance, *C. catoirii* combine une faible fécondité et des œufs de taille importante. Cependant, son investissement important par descendant ne semble pas lui procurer d'avantage, sa mortalité pendant les stades préimaginaux étant très élevée par rapport aux trois autres espèces. En conséquence, son taux d'accroissement naturel en conditions de laboratoire (*r*) vaut approximativement la moitié de celui des autres *Ceratitis* spp. Une des principales caractéristique de *C. catoirii* est son origine: c'est une espèce endémique des Mascareignes et non une espèce invasive récente. Ceci peut être important pour trois raisons. (i) L'absence d'espèces apparentées avant les invasions récentes à La Réunion a probablement permis à cette espèce de persister malgré ses faibles performances relatives à la fois pour des environnements de type *r* et *K*. Son exclusion en effet eu lieu à l'île Maurice et est peut être en cours à La Réunion. (ii) Cette espèce pourrait être relativement consanguine (les populations à Maurice et La Réunion ont été probablement fondées par quelques individus migrants et sont restés isolées plus tard). (iii) L'influence humaine est relativement récente dans les Mascareignes, notamment à La Réunion (quatre siècles). *Ceratitis catoirii* a évolué dans des habitats naturels forestiers relativement pauvres et a peut être investi dans une forme de spécialisation à cet habitat qui ne lui confère pas d'avantages en conditions de laboratoire « optimales ». A cet égard, la classification RCS de Grime (1977) peut apporter une meilleure explication des traits de *C. catoirii* dans le gradient *r-K*. *Ceratitis catoirii* pourrait être une espèce tolérante au stress, avec des traits historiquement adaptés aux ressources peu abondantes des forêts primaires. Ceci expliquerait que, bien qu'initialement capable d'exploiter les ressources abondantes et disponibles fournies par les activités humaines, elle n'a pas été capable de résister à la

compétition avec des espèces introduites davantage sélectionnées K qui sont arrivées plus tard dans ces habitats.

Chapitre V - Mécanismes de compétition

Ce chapitre correspond à une version résumée de l'article référé en Annexe 3.

Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont R. & Quilici, S. (2006) Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion island. *Ecology*, 87, 1770-1780.

V.A Contexte

La compétition interspécifique est reconnue comme une facteur limitant l'établissement des espèces invasives (Crawley, 1986; Thébaud *et al.*, 1996; Byers & Goldwasser, 2001; Byers, 2002; Vila & Weiner, 2004). Excepté le cas d'invasions de niches vacantes, les envahisseurs entrent en compétition pour des ressources limitantes avec les espèces de la communauté résidente. Ces compétiteurs locaux peuvent être indigènes mais des envahisseurs précédemment établis sont de plus en plus nombreux, le nombre d'écosystèmes envahis étant croissant (Lodge, 1993; Vitousek *et al.*, 1996). Les cas de déplacements compétitifs entre espèces résidentes et exotiques ont été largement documentés (voir Denno *et al.* (1995) et Reitz & Trumble (2002) pour des revues bibliographiques chez les insectes). Cependant, les mécanismes aboutissant au déplacement compétitif ont été globalement peu étudiés (Tilman, 1987; Thomson, 2004). Le manque de connaissances de ces interactions a été une limitation majeure dans la compréhension du processus d'invasion (Holway & Suarez, 1999; Byers, 2000; Yasuda *et al.*, 2004). Dans ce contexte, la connaissance des mécanismes impliqués dans la capacité à la compétition apparaît nécessaire pour estimer le potentiel invasif des espèces exotiques.

Chez les mouches des fruits polyphages, la compétition interspécifique serait un facteur limitant du processus d'invasion lorsque d'autres Tephritidae occupent déjà la même niche écologique (Chapitre III). Les cas de déplacement compétitifs entre Tephritidae sont généralement bien décrits mais les mécanismes par lesquels une espèce en déplace une autre n'ont pas été identifiés bien que plusieurs hypothèses comme la compétition larvaire par exploitation du fruit et différents types d'interférences aient été proposées (synthétisé par Fitt

(1989), voir aussi le Chapitre III). L'histoire des invasions des quatre Tephritidae polyphages de La Réunion (Chapitre II) représente un bonne opportunité d'étudier la compétition et de tester si ses mécanismes sont répétables au sein d'un groupe d'espèces écologiquement et phylogénétiquement proches.

A partir de plusieurs exemples de compétition chez les insectes (incluant deux espèces de Tephritidae), Lawton & Hassell (1981) concluaient que la compétition interspécifique est fréquemment asymétrique. Des essais de manipulation ont souvent été utilisés avec succès pour montrer l'asymétrie de la compétition dans les communautés de plantes (Goldberg & Barton, 1992; Keddy, 2001). Ces expériences comparent la performance relative des différentes espèces en présence et en absence de compétiteurs (Keddy, 2001). Cette approche a été utilisée avec les quatre espèces de Tephritidae afin d'évaluer si la hiérarchie de compétition entre les espèces est corrélée avec la capacité à envahir en présence d'espèces déjà établies. Comme la ressource limitante chez les Tephritidae est certainement le fruit, la hiérarchie compétitive a été étudiée pour le stade larvaire. Cependant, comme le comportement peut jouer un rôle important dans le succès des invasions (Holway & Suarez, 1999), le comportement des femelles des différentes espèces a également été comparé pour ce qui est des capacités à localiser l'hôte et de l'interférence via les agressions directes durant la ponte.

V.B Démarche

Les différentes expérimentations ont été conduites avec les élevages de laboratoire décrits dans le Chapitre IV. Pour les expérimentations sur les adultes, des femelles naïves (sans expérience d'oviposition préalable) ont été étudiées à leur pic de fécondité (entre 20 et 25 jours pour les trois *Ceratitis* spp. et entre 40 et 45 jours pour *B. zonata*, Chapitre IV). Pour toutes les expériences en laboratoire, les conditions étaient $25\pm1^{\circ}\text{C}$, $80\pm10\%\text{RH}$, photopériode 12:12.

V.B.1 Compétition larvaire

Les expériences de compétition larvaire ont été conduites avec toutes les combinaisons de deux espèces. Pour chaque répétition, 100 g de goyave étaient infestés avec 50 larves d'une seule espèce (pour les témoins) ou 50 larves de chaque espèce (pour les infestations croisées).

Une telle densité d'infestation a déjà été utilisée dans plusieurs études sur le développement larvaire des Tephritidae et est proche de ce qu'on trouve généralement dans la nature (Fitt, 1986; Krainacker *et al.*, 1987). Les pupes étaient collectées chaque jour, puis pesées individuellement et isolées jusqu'à l'émergence pour détermination de l'espèce. Afin de faciliter les comparaisons entre différents traitements, une estimation du taux de reproduction net (R_0) a été calculée en prenant en compte les équations de régression entre poids pupal et fécondité (cf. Chapitre VI). La performance relative pour chacun des paramètres (R_0 , survie, poids pupal) a été calculée en divisant la valeur de l'espèce nourrie dans le fruit en présence d'un compétiteur par la valeur de l'espèce nourrie seule. L'asymétrie de la compétition entre deux espèces a ensuite été calculée en divisant la performance relative de l'espèce cible par la performance relative de l'espèce compétitrice.

V.B.2 Compétition entre adultes

Les agressions directes entre femelles de différentes espèces ont été étudiées. Deux femelles d'espèces différentes (A et B) étaient placées dans une petite cage contenant un demi goyavier fraise (*Psidium cattleianum* Sabine). Le nombre d'agressions par une femelle A aboutissant au départ du fruit de la femelle B était relevé pendant 30 minutes. La procédure était répliquée 30 à 33 fois pour toutes les combinaisons de deux espèces.

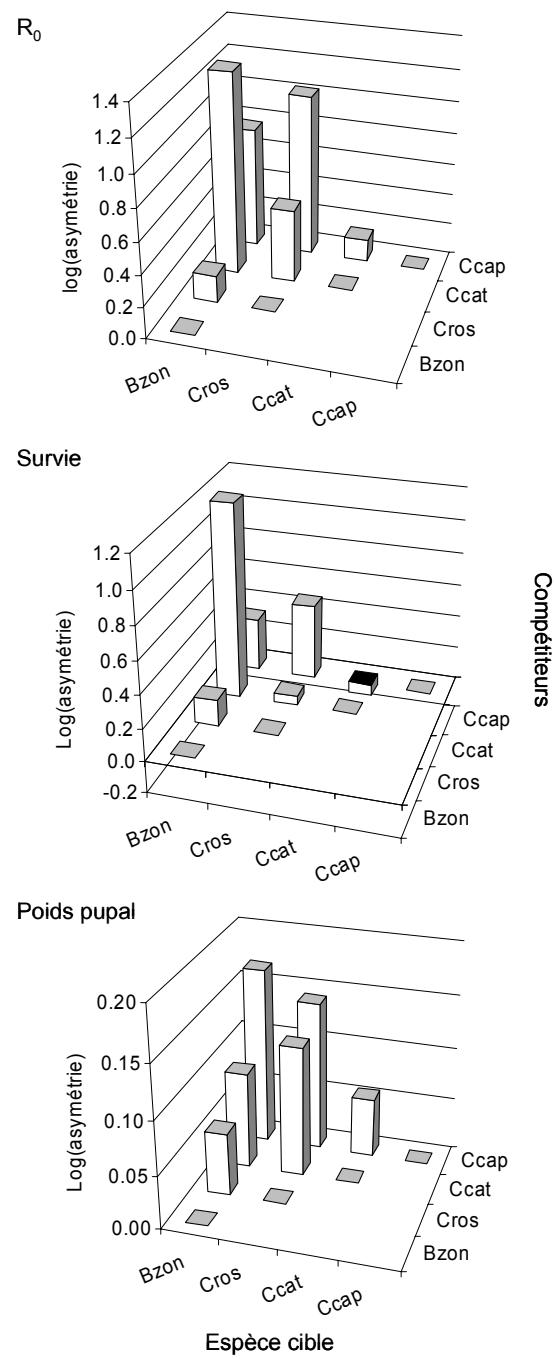


Figure 7. Asymétrie de la compétition dans des infestations croisées deux à deux pour quatre espèces de Tephritidae. Bzon = *Bactrocera zonata*, Cros = *Ceratitis rosa*, Ccap = *C. capitata*, Ccat = *C. catoirii*.

La localisation de l'hôte par les femelles a été étudiée en grandes cages extérieures. Trois goyaves non infestées et lavées étaient attachées à un support derrière quatre plantes non hôtes. Au début de l'expérience, 20 femelles de chaque espèce étaient lâchées dans la cage à l'opposé des fruits attachés. L'observateur se tenait derrière les goyaves et enregistrait pour chaque espèce le nombre d'atterrissements sur les fruits et le nombre de pontes.

V.C Résultats

On observe un effet significatif de la compétition sur la performance relative des différentes espèces en termes de taux de reproduction net, poids pupal et survie. La hiérarchie de la compétition larvaire entre les quatre espèces de Tephritidae est la suivante: *B. zonata* > *C. rosa* > *C. catoirii* > *C. capitata*, excepté pour la survie pour laquelle le rang entre *C. catoirii* et *C. capitata* était inversé. L'asymétrie de la compétition et sa direction décroissent dans le même ordre que la hiérarchie de performance relative (Figure 7).

Le nombre d'agressions sur le fruit par une femelle d'une espèce aboutissant au départ d'une autre femelle est fortement asymétrique (Tableau 5). Les espèces diffèrent significativement par leur capacité à s'approprier le fruit en évinçant les femelles d'une autre espèce (GLM avec erreur de Poisson, $F_{3,386} = 16.18$, $P < 0.0001$). Le nombre d'agressions par les différentes espèces suit l'ordre suivant : *B. zonata* = *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii*. Comparé aux autres espèces, *B. zonata* a été globalement moins déplacée du fruit par les femelles d'autres espèces (GLM avec erreur de Poisson, $F_{3,386} = 3.05$, $P < 0.029$). Le nombre moyen d'atterrissements sur un fruit (GLM avec erreur de Poisson, $F_{3,48} = 12.17$, $P < 0.0001$) et de pontes dans un fruit (GLM avec erreur de Poisson, $F_{3,48} = 11.28$, $P < 0.0001$) diffèrent également entre les espèces. Les nombres d'atterrissements de *C. capitata* et *B. zonata* sont significativement plus importants que pour les deux autres espèces. Cependant, le nombre de pontes suit un ordre différent : *B. zonata* et *C. rosa* ont pondus davantage que *C. capitata* et *C. catoirii*.

V.D Discussion

Les quatre espèces étudiées ne sont pas également sensibles à la compétition larvaire. L'asymétrie de la compétition est une caractéristique importante de cette expérience. Comme montré dans la Figure 7, les asymétries compétitives sont organisées de manière hiérarchique.

Tableau 5. Nombre moyen de cas où l'espèce A a été déplacée du fruit par l'espèce B ($n = 30$ à 36 répétitions). Pour chaque combinaison les moyennes sont significativement différentes (GLM avec erreur de Poisson, $P < 0.05$) entre les deux espèces sauf pour *Bzon-Cros* et *Cros-Ccap* ($P > 0.05$). Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (GLM avec erreur de Poisson, $P < 0.05$). Les abréviations des noms d'espèce sont données dans la Figure 7.

Espèce B (agresseur)	Espèce A (déplacée)				Moyenne
	<i>Bzon</i>	<i>Cros</i>	<i>Ccap</i>	<i>Ccat</i>	
<i>Bzon</i>	-	1.61	1.27	0.42	1.10 ^a
<i>Cros</i>	1.00	-	0.92	1.07	0.99 ^a
<i>Ccap</i>	0.18	0.50	-	0.67	0.45 ^b
<i>Ccat</i>	0.00	0.30	0.23	-	0.18 ^c
Moyenne	0.39 ^A	0.80 ^B	0.81 ^B	0.72 ^B	

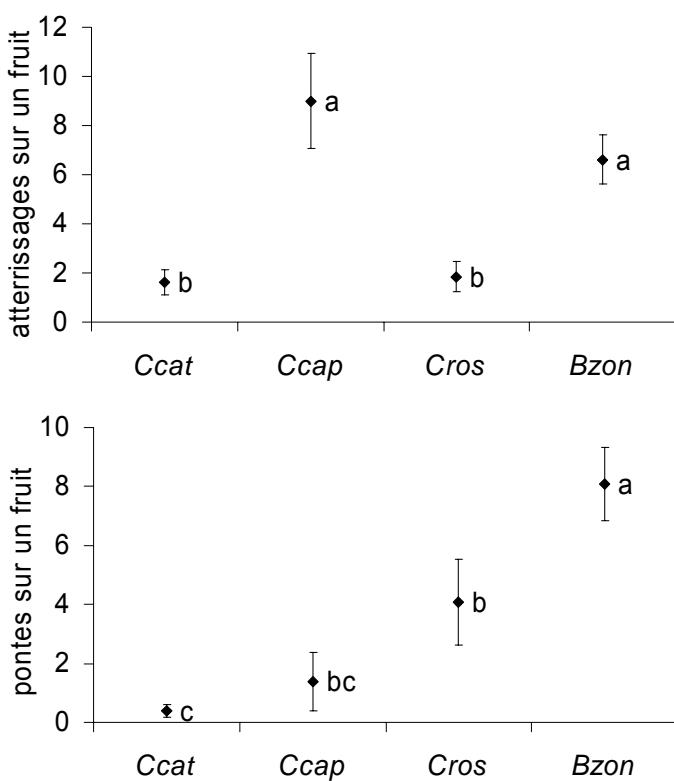


Figure 8. Nombre moyen d'atterrissements sur un fruit et de pontes dans un fruit pendant un essai en grande cage. ($n = 13$, GLM avec erreur de Poisson, $P < 0.05$). Les abréviations des noms d'espèce sont données dans la Figure 7.

Cela signifie qu'il existe une façon unique d'arranger les espèces dans un ordre donné, de telle sorte que pour tous les couples d'espèce, l'asymétrie de la compétition soit en faveur de l'espèce de rang plus élevé. La hiérarchie (*B. zonata* > *C. rosa* > *C. catoirii* > *C. capitata*) est la même pour les trois mesures de la performance sauf pour la survie où l'ordre est inversé entre *C. catoirii* et *C. capitata*.

De nombreux facteurs pourraient, cependant, modifier le rang des espèces dans la hiérarchie, comme les conditions environnementales ou la qualité et l'abondance de la ressource (Wilson & Keddy, 1986). Premièrement même si les espèces étudiées ne sont pas des spécialistes, leurs paramètres de développement varient en fonction de l'espèce de fruit hôte (Krainacker *et al.*, 1987, Chapitre VII) et de la valeur nutritive d'un fruit donné (Fernandes da Silva & Zucoloto, 1997). La hiérarchie de compétition pourrait suivre un ordre différent pour d'autres fruits particuliers. La goyave est cependant considérée comme favorable pour les quatre espèces étudiées (Quilici & Jeuffrault, 2001). De même, les quatre espèces ont des exigences thermiques différentes (Chapitre VI) et la hiérarchie de la compétition peut donc être modifiée par d'autres températures expérimentales. Par exemple, *C. rosa* étant abondante dans les sites de haute altitude, pourrait être dominante dans la hiérarchie de compétition pour une température expérimentale basse. D'autres études sont nécessaires pour voir si les résultats observés sont valides dans d'autres conditions que pour le développement dans des goyaves à 25°C.

Krijger *et al.* (2001) ont montré, chez des espèces de drosophiles, que des temps de développement courts sont associés avec une aptitude à la compétition supérieure. Ce trait pourrait conférer à *B. zonata* son aptitude supérieure à la compétition. Cette espèce a un temps de développement larvaire plus court (moyenne ± se : 10.7 ± 1.2 jours dans les témoins) comparés aux *Ceratitis spp.* (12.3 ± 1.0, 13.0 ± 1.0 et 11.2 ± 0.9 jours, respectivement pour *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. rosa*) et pourrait donc exploiter les ressources du fruit avant les autres. Ceci suggère également que la hiérarchie peut être différente à d'autres températures, car la norme de réaction du temps de développement à la température varie entre les espèces. Par exemple, le temps de développement larvaire de *B. zonata* à 15°C devient plus long comparé aux trois autres espèces (Chapitre VI). Il faut également remarquer que dans cette expérience les larves des deux espèces en compétition ont le même âge, alors qu'il est connu que les larves âgées ont un effet compétiteur disproportionné sur les jeunes larves chez les Tephritidae (Averill & Prokopy, 1987; Dukas *et al.*, 2001).

Une compétition directe peut aussi avoir lieu quand on propose simultanément aux adultes de différentes espèces une même ressource. Ceci dépend (i) de quelle espèce est capable de localiser, occuper et pondre dans les fruits hôtes en premier, et (ii) du fait que les femelles d'une espèce puissent déplacer ou non les autres espèces des sites de ponte. Dans des conditions standard, *B. zonata* atterrit davantage sur le fruit et pond plus souvent dans les fruits que les autres espèces. *Ceratitis catoirii* possède la valeur la plus faible pour ce dernier paramètre, alors que *C. capitata* et *C. rosa* sont intermédiaires. Curieusement, alors que *C. capitata* atterrit plus souvent sur le fruit, son activité de ponte n'est pas plus élevée que celle de *C. rosa*. Ceci est en accord avec le fait que *B. zonata* et *C. rosa* sont capables de déplacer *C. capitata* du fruit. En effet, les interactions agressives entre les femelles sur les sites de ponte sont fortement asymétriques. Comme pour la compétition larvaire, il existe un arrangement hiérarchique strict des interactions deux à deux: *B. zonata* > *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii*. Une espèce de rang plus élevé déplace toujours plus une espèce de rang moins élevé. Cette hiérarchie est similaire, bien que non complètement identique, à celle observée dans les expériences de compétition larvaire (inversion entre *C. capitata* et *C. catoirii*).

D'après l'histoire d'invasion à La Réunion (Chapitre II) il est possible de résumer l'histoire des invasions comme suit *B. zonata* > *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii* où le signe > dénote la capacité d'une espèce d'établir de nouvelles populations, croître en nombre et s'étendre dans des zones occupées par une autre espèce. Parmi les cas d'invasions chez les Tephritidae dans le monde (Chapitre III), on peut noter que ces liens tendent à être directionnels et non réciproques, suggérant des mécanismes déterministes derrière les séquences d'invasions. Les résultats de l'ensemble des expériences de compétition supportent le fait que la compétition interspécifique avec les espèces résidentes est un facteur limitant majeur pour les invasions. En prenant en compte tous les types de compétition (exploitation chez les larves et interférence pour les sites de ponte chez les adultes), le rang des espèces et la séquence d'invasion sont ordonnés de la même façon: les envahisseurs successifs sont des compétiteurs toujours plus efficaces. *Bactrocera zonata*, l'espèce établie la plus récemment, apparaît dominante dans toutes les formes de compétition. Sa taille importante pourrait être un avantage aussi bien pour la compétition par exploitation que par interférence. D'un autre côté, l'espèce endémique, *C. catoirii* possède également une taille importante mais ne tire pas d'avantages de celle-ci, que ce soit pour la compétition par exploitation ou par interférence.

Bien qu'elle puisse exercer au stade larvaire des effets compétitifs forts sur les autres espèces, elle résiste mal elle-même à la compétition. Ceci peut condamner cette espèce à l'extinction en présence de Tephritidae envahissantes, comme le suggère sa rareté actuelle à l'île de La Réunion et son extinction avérée à l'île Maurice (White *et al.*, 2000).

Chapitre VI - Influence du climat

Ce chapitre correspond à une version résumée des articles référés en Annexes 4, 5 et 6:

Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*, 75, 518-526.

Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis spp.* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92, 461-469.

Duyck, P.F., Sterlin, J.F., & Quilici, S. (2004) Survival and development of different life stages of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 89-93.

VI.A Contexte

Les espèces envahissantes modifient les communautés locales en formant de nouveaux réseaux d'interactions interspécifiques. L'émergence de nouvelles relations trophiques a souvent des conséquences spectaculaires sur les communautés indigènes, en particulier dans le cas d'introductions de prédateurs dans des îles isolées, initialement dépourvues de prédateurs (Fritts & Rodda, 1998). Cependant, les interactions compétitives et la différentiation de niche peuvent également être très importantes quand des espèces écologiquement et phylogénétiquement proches de l'envahisseur sont déjà présentes (Holway *et al.*, 2002; Reitz & Trumble, 2002). Ces situations sont intéressantes pour évaluer le rôle de la différentiation de niche dans l'assemblage des communautés, et de vérifier dans quelle mesure les expériences de laboratoire sur les axes de la niche peuvent être utilisés pour prédire quelles combinaisons d'espèces vont coexister.

Deux modèles extrêmes peuvent gouverner ces invasions successives, avec un gradient continu entre les deux : (i) exclusion séquentielle : chaque nouvelle espèce introduite exclut les espèces préalablement établies; (ii) coexistence cumulative (par exemple par séparation de la niche): une nouvelle espèce occupe uniquement une partie de l'espace écologique, soit sans

affecter les autres espèces, soit en diminuant une partie de leur répartition, mais en ne les conduisant pas à l'extinction. Les proportions relatives de ces deux modes vont déterminer la richesse spécifique de la communauté après les invasions. Parmi les invasions de Tephritidae dans le monde, l'exclusion compétitive complète est rare, suggérant que les espèces résidentes persistent généralement dans des niches refuges (Chapitre III). Dans ce chapitre, seules les composantes climatiques de la niche sont abordées. Les plantes hôtes seront traitées dans le Chapitre VII.

Les quatre espèces de Tephritidae polyphages de La Réunion sont étudiées afin de quantifier la réponse à différentes variables climatiques au laboratoire et d'évaluer ensuite comment ces traits peuvent permettre de prédire les situations de coexistence sur le terrain. L'objectif est donc (i) d'étudier la réponse des espèces à une gamme de températures constantes et à différents niveaux d'humidité (dessiccation et immersion) et (ii) d'analyser les répartitions de ces espèces sur le terrain et en liaison avec les facteurs climatiques afin d'aborder les questions suivantes:

1. Les quatre espèces diffèrent-elles par leurs tolérances aux facteurs climatiques?
2. La répartition de ces espèces sur le terrain peut-elle être prédite par les réponses observées au laboratoire ?
3. Y a-t-il une différentiation de niche entre les différentes espèces permettant la coexistence à l'issue des différentes invasions ?

VI.B Démarche

Les expériences de laboratoire ont été conduites à partir d'élevages des quatre espèces sur milieu larvaire artificiel. Les résultats de ces études ne sont pas détaillés ici mais synthétisés dans le Tableau 6. Les survies relatives à 15 et 30°C ont été calculées en divisant la survie (de l'oeuf à l'émergence des adultes) à ces températures par la survie à 25°C (température optimale pour les 4 espèces). De la même façon, les vitesses de développement relatives ont été calculées en divisant les vitesses de développement à 15°C et 30°C par celles à 25°C. Pour l'influence de l'humidité, les survies relatives à 30%HR et à 3h d'immersion ont été calculées en divisant la survie à ces modalités par la survie à 100%RH et le contrôle sans immersion, respectivement (modalités optimales pour les 4 espèces dans chaque expérience).

VI.B.1 Influence de la température au laboratoire

L'influence de la température a été étudiée séparément (en utilisant différentes cohortes) sur les différents stades de développement préimaginaux: embryonnaire, larvaires, pupal, et sur la maturation ovarienne des femelles adultes. Pour chacun des stades, la survie et le temps requis pour que 50% des individus achèvent leur développement ont été mesurés pour une série de températures constantes : 15, 20, 25, 30 et 35°C ($\pm 1^{\circ}\text{C}$). La vitesse de développement correspond à l'inverse du temps de développement. Les seuils minimums de développement ont été calculés en extrapolant la ligne de régression entre la vitesse de développement et température pour une vitesse de développement nulle (Fletcher, 1989).

VI.B.2 Influence de l'humidité au laboratoire

L'humidité peut affecter le développement des Tephritidae de plusieurs façons. Tsitsipis & Abatzis (1980) ont montré que la dessiccation affecte fortement l'éclosion des œufs chez *Bactrocera oleae* (Gmelin). Cependant, dans la nature, les œufs et les larves des quatre espèces étudiées se développent à l'intérieur des fruits qui procurent un milieu protecteur avec une forte teneur en eau. Les adultes ont besoin de peu d'eau pour survivre, et la trouvent dans la nature sous forme d'eau libre, de nectar produit par les plantes, de fruit décomposé ou de miellat (Prokopy & Roitberg, 1989). On suppose généralement que les mouches des fruits adultes satisfont leur faible besoin en eau lors de la recherche de protéines (Meats, 1989). D'un autre côté, les pupes étant le seul stade présent dans le sol, l'humidité du sol a un effet direct et important sur le développement pupal des Tephritidae (Neilson, 1964; Shoukry & Hafez, 1979; Eskafi & Fernandez, 1990; Teruya, 1990). L'influence de l'humidité sur le développement des quatre Tephritidae de La Réunion a donc été étudiée sur le stade pupal.

L'influence de l'humidité relative (HR) a été obtenue en utilisant de l'eau distillée et des solutions saturées de différents sels (NaCl , $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ et $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) dans des boîtes hermétiques (Solomon, 1951; Winston & Bates, 1960). Les valeurs de HR mesurées étaient de 100, 73.5, 50.6 et 28.4 %HR, respectivement. Pour chaque HR et chaque répétition, 100 jeunes pupes (<4h) de chaque espèce étaient placées dans une boîte de pétri grillagée, elle-même placée dans les boîtes contenant l'eau distillée ou les solutions saturées. Quatre répétitions étaient effectuées pour chaque espèce et chaque HR.

Afin de mesurer la résistance à l'immersion, des pupes étaient placées par groupes de 50 dans des boîtes en plastique percées à chaque extrémité, permettant à l'eau de passer. Ces boîtes étaient placées dans des récipients contenant de l'eau durant 1 h, 3 h, 6 h, 12 h, 1 j, 2 j ou 3 j. Après la période d'immersion, les pupes étaient transférées dans une boîte en plastique, contenant une éponge légèrement humide. Pour les témoins, les pupes étaient directement placées dans cette dernière boîte sans période d'immersion. Quatre répétitions étaient effectuées pour chaque espèce et chaque période d'immersion.

VI.B.3 Collecte des données de terrain

Deux types de données de terrain collectées par le CIRAD étaient disponibles pour décrire la répartition des quatre espèces de Tephritidae. (i) Des données sur l'abondance absolue des adultes attrapés dans les pièges et (ii) des données sur l'abondance relative des larves provenant de fruits ont été analysées. Les données sur les adultes étaient disponibles uniquement avant l'expansion de *B. zonata* (en 2000), alors que les données sur l'abondance larvaire étaient disponibles avant et après l'expansion de *B. zonata*.

Une étude à grande échelle fut conduite en 1996 et 1997 par l'équipe du laboratoire d'Entomologie du CIRAD Réunion. A ce moment, les trois espèces de *Ceratitis* (*C. catoirii*, *C. capitata* et *C. rosa*) étaient déjà présentes depuis plus de 40 ans alors que l'expansion de *B. zonata* n'avait pas encore eu lieu. Quarante-neuf sites, choisis dans différentes zones et altitudes partout dans l'île, à proximité de stations météorologiques, ont été suivis pendant ces deux années. Les sites étaient des vergers non traités ou des jardins privés, ces derniers incluant différentes plantes hôtes. Pour chaque site, les populations ont été suivies avec deux pièges de type McPhail contenant un hydrolysat de protéine et deux pièges de type Nadel contenant une paraphéromone (trimedlure) et une plaquette de DDVP pour tuer les mouches. Chaque piège était placé à 25 m au moins du piège le plus proche. Les mâles et les femelles adultes de chaque espèce étaient comptés et collectés une fois par semaine pendant toute la durée de l'étude.

Les données sur l'abondance des adultes n'étaient pas disponibles pour *B. zonata* car cette étude sur les fluctuations des populations de mouche n'a pas poursuivie après 2000. Cependant, des données ont été obtenues sur l'abondance des larves entre 1991 et 2005. Des tournées sur le terrain ont été régulièrement conduites par le CIRAD au cours de cette période

pour détecter les sites infestés. L'ensemble de l'île était prospecté toute l'année, en cherchant des fruits hôtes potentiellement infestés dans les vergers, jardins privés et habitats secondaires. Les échantillons de fruits infestés (identifiés par les piqûres de ponte des Tephritidae) étaient collectés, amenés au laboratoire, et placés sur une grille dans une boîte fermée contenant une couche de sable ou de sciure. Après émergence des adultes provenant des pupes tombées dans le sable, le nombre d'individus par espèce était compté. Contrairement aux données de terrain sur les adultes, les résultats ont été exprimés en abondance relative car il est impossible d'évaluer correctement la proportion de fruits infestés sur le terrain. Les données larvaires représentent 98 221 mouches distribuées dans 874 échantillons de fruits.

VI.C Résultats

VI.C.1 Influence des facteurs abiotiques au laboratoire

Le Tableau 6 résume les données de laboratoire relatives à l'influence de la température et de l'humidité sur le développement des quatre espèces étudiées. La survie relative des trois *Ceratitis* spp à 15°C est relativement élevée alors qu'elle est quasi nulle pour *B. zonata*. La vitesse de développement relative à cette température est plus élevé pour *C. rosa* et *C. catoirii* que pour *C. capitata*. Par ailleurs, les seuils minimums de développement sont inférieurs pour *C. rosa* par rapport aux autres espèces. A 30°C, *C. capitata* et *B. zonata* détiennent les

Tableau 6. Synthèse des effets de la température et de l'humidité sur les quatre espèces étudiées. Les tolérances à l'humidité et à la température, comparativement aux autres espèces, sont résumées par des symboles : -- très intolérant, - intolérant, 0 moyen, + tolérant, ++ très tolérant.

	<i>C. catoirii</i>		<i>C. capitata</i>		<i>C. rosa</i>		<i>B. zonata</i>	
influence de la température	15°C	30°C	15°C	30°C	15°C	30°C	15°C	30°C
survie relative	0.62	0.52	0.94	0.94	0.73	0.13	0.01	0.70
vitesse de développement relative	0.37	1.32	0.28	1.36	0.37	1.29	0.18	1.41
tolérance au froid	0		0		+		--	
tolérance à la chaleur	0		+		-		++	
influence de l'humidité	30%HR	3h im.	30%HR	3h im.	30%HR	3h im.	30%HR	3h im.
survie relative	0.00	0.46	0.36	0.15	0.01	0.45	0.70	0.91
tolérance à l'immersion	+		-		+		++	
tolérance à la dessiccation	-		+		-		++	

meilleures survies relatives, *C. catoirii* possède une survie relative moyenne alors que celle de *C. rosa* est très faible. Par ailleurs, *B. zonata* a une vitesse de développement relative à 30°C élevé comparé aux autres espèces. Le seuil minimum de développement pour chaque stade de cette espèce est aussi plus élevé que le seuil correspondant des autres espèces. Concernant l'influence de l'humidité, *B. zonata* possède les survies relatives les plus élevées à la fois pour des périodes d'immersions longues et pour des humidités faibles. *Ceratitis catoirii* et *C. rosa* ont une survie relative moyenne à l'immersion et une survie quasi nulle à 30%HR, alors que le schéma inverse est observé chez *C. capitata*.

VI.C.2 Répartition des espèces sur le terrain.

La température, les précipitations et l'interaction température-précipitations ont des effets significatifs sur l'abondance des adultes des trois *Ceratitis* spp. en 1996-1997. L'interaction significative avec le facteur espèce indique que les trois espèces réagissent différemment à ces deux facteurs. En 1996-1997, l'abondance de *C. capitata* était maximale dans les zones

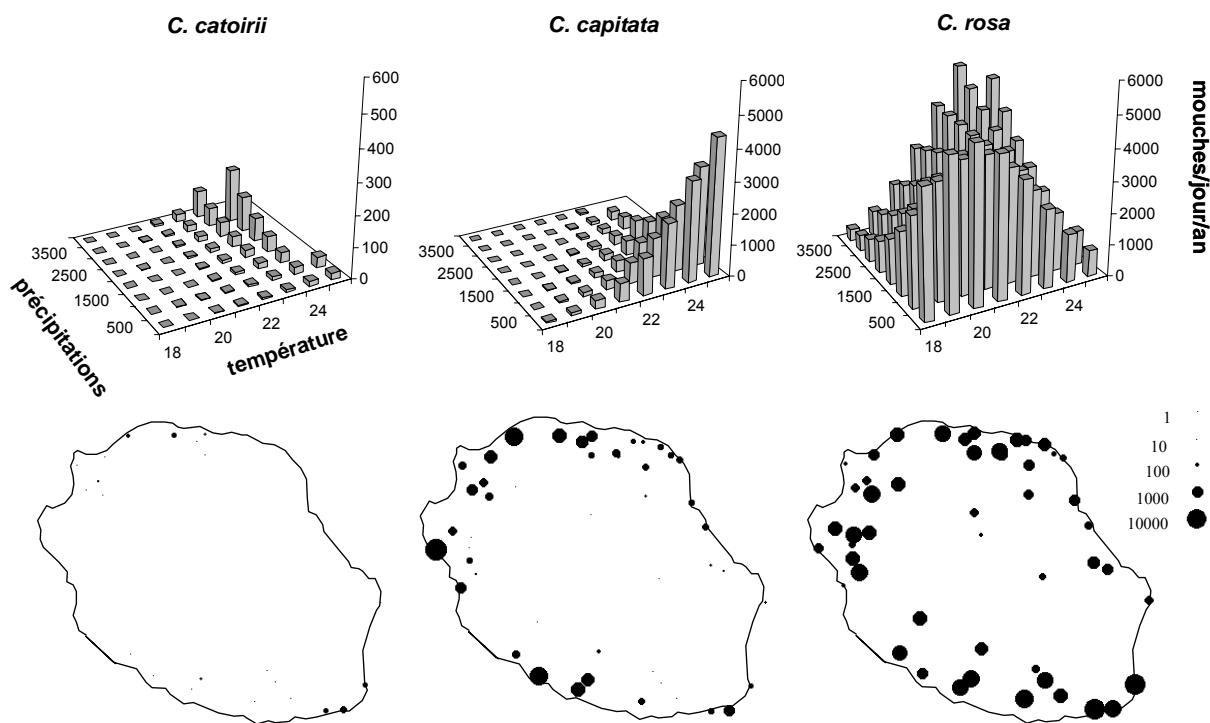


Figure 9. Abondance des adultes attrapés dans des pièges (en fonction de la température et des précipitations) et répartition à La Réunion des adultes des trois *Ceratitis* spp. Notez le changement d'échelle entre *C. catoirii* et les deux autres espèces sur les graphiques supérieurs.

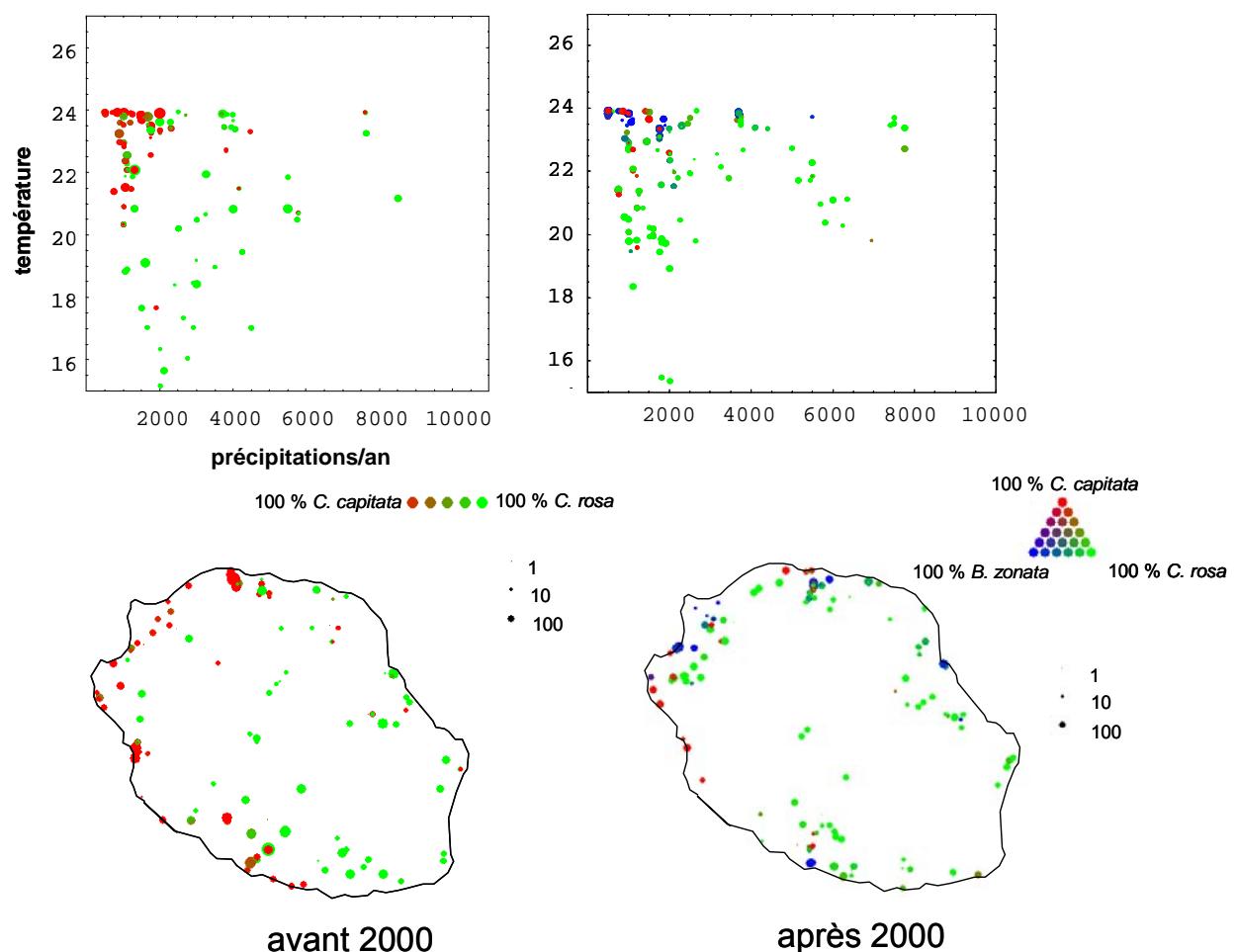


Figure 10. Abondance relative des larves dans les fruits (en fonction de la température et des précipitations) et leur répartition à La Réunion avant et après 2000. Chaque échantillon est représenté par un cercle, la taille et la couleur de chacun représente, respectivement, le nombre total de mouches capturées et les proportions des trois espèces. En tant extrêmement rare *C. catoirii* n'est pas représentée.

chaudes et sèches (où elle constituait l'espèce dominante) alors que *C. rosa* était abondante et dominante pour toutes les autres combinaisons de température et précipitations (Figure 9). Ces réponses différentes aux facteurs climatiques correspondent à des répartitions géographiques différentes. *Ceratitis capitata* était trouvée principalement dans les zones de basse altitude de l'ouest (près de la côte), où les températures sont élevées et les précipitations peu abondantes. Au contraire, *Ceratitis rosa* dominait largement les autres espèces dès 100-200m (et jusqu'à 1100m), là où la température moyenne passe en dessous de 23°C ; elle dominait également sur la côte Est, aussi chaude que la côte Ouest mais beaucoup plus humide (pluviosité annuelle entre 2000 et 6000 mm). *Ceratitis catoirii* était globalement très rare (et jamais dominante) dans le jeu de données étudié, et présente seulement dans les zones chaudes ($>22^{\circ}\text{C}$) et humides (3000-4000mm), aux extrémités nord et sud de l'île.

Les données d'abondance relative des larves avant 2000 sont en accord avec les données sur les adultes en 1996-1997 (Figure 10). *Ceratitis catoirii* représente une infime fraction de tous les individus capturés (avant 2000: 0.36%, 259 individus ; après 2000: 0.17%, 44 individus), et se trouvait limitée aux mêmes zones géographiques que dans les échantillons d'adultes. Pour chaque période (avant et après 2000), les abondances relatives des larves sont significativement affectées par les variables climatiques. *Ceratitis rosa* est dominante avant et après 2000 dans toute l'île sauf dans la région chaude et sèche (Figure 10). Dans cette région, où *C. capitata* était la seule espèce présente avant 2000, *B. zonata* est apparue et est devenue localement l'espèce dominante.

VI.D Discussion

D'après les résultats de laboratoire, *Ceratitis capitata* est adaptée aux climats secs (elle tolère la dessiccation mais pas l'immersion temporaire). *Ceratitis catoirii* et *C. rosa* présentent un schéma opposé et devraient préférer les précipitations élevées. *Bactrocera zonata* est tolérante à la fois aux conditions humides et sèches et ne devrait donc pas être limitée par la pluviosité. Dans l'ensemble, *Ceratitis capitata* tolère toutes les températures dans la gamme 15-30°C, bien que son développement soit ralenti par rapport aux autres espèces aux températures froides. *Ceratitis rosa* ne tolère pas les températures élevées, et *C. catoirii* est intermédiaire entre les deux autres *Ceratitis* (Tableau 6). *Bactrocera zonata* est largement mieux adaptée aux conditions chaudes et est plus sensible au froid que les trois autres espèces.

En prenant en compte les deux facteurs climatiques, on peut prédire (i) qu'une séparation de niche a lieu entre *C. capitata*, qui préfère les zones sèches et intermédiaires à chaudes, et *C. rosa*, qui préfère les zones humides et intermédiaires à froides, (ii) que la niche de *C. catoirii* se chevauche avec celle de *C. rosa* dans les zones intermédiaires à froides, et (iii) que *B. zonata*, préférant les zones chaudes (sans contrainte sur l'humidité), recouvre à la fois la niche de *C. capitata* et une partie de celle de *C. catoirii*.

Globalement, la répartition des adultes sur le terrain en 1996-1997 est en accord avec ces prédictions (voir Figure 9). *Ceratitis capitata* et *C. rosa* sont séparées écologiquement et géographiquement. L'abondance de *C. catoirii* est beaucoup moins importante que celles des deux autres *Ceratitis* spp.; sa niche réalisée (chaude, humide) et sa distribution géographique sont incluses dans celles de *C. rosa*. Bien que les données de laboratoire suggèrent un

optimum thermique plus élevé pour *C. catoirii* que pour *C. rosa*, les températures sur le terrain ne sont peut être pas suffisamment élevées pour atteindre un niveau potentiellement restrictif pour *C. rosa* et non pour *C. catoirii*. De plus, même si elle est relativement insensible aux températures élevées, *C. catoirii* possède des survies absolues faibles pour les stades pré-imaginaires (0.29 comparé à 0.75 pour *C. rosa* et 0.73 pour *C. capitata* de l'oeuf à l'émergence à 25°C). *Bactrocera zonata* colonise l'île seulement depuis 2000 et n'a probablement pas atteint sa répartition définitive. Cependant, comme attendu, sa répartition actuelle est écologiquement et géographiquement proche à celle de *C. capitata*; elle a aussi atteint la zone humide et chaude correspondant à la niche de *C. catoirii*.

La séparation de niche observée entre *C. capitata* et *C. rosa* a pu se faire par deux voies possibles. (i) La répartition de *C. capitata* a été réduite suite à l'arrivée de *C. rosa*. Dans ce cas le schéma observé serait du à une compétition niche-dépendante menant chaque espèce à être dominante dans son optimum respectif. (ii) La distribution de *C. capitata* n'a pas changé après l'arrivée de *C. rosa* et cela signifie que les deux espèces ne sont pas naturellement en compétition car leurs niches fondamentales ne se chevauchent pas. Cependant, Rivals (1951) mentionne des dégâts attribués à *C. capitata* sur pêches présentes dans les cirques de La Réunion (altitude élevée et climat froid correspondant à l'actuelle répartition de *C. rosa*) entre 1939 et 1946 (avant l'arrivée de *C. rosa*). Cette observation montre la capacité de *C. capitata* de maintenir des populations importantes dans de telles conditions ce qui est en faveur de la première hypothèse de compétition niche-dépendante. Quel que soit l'hypothèse retenue, il est clair qu'une différentiation de la niche climatique seule est suffisante pour assurer la coexistence entre ces deux espèces.

Ceratitis catoirii ne possède pas de niche propre en termes de facteurs climatiques. La différentiation de niche le long des facteurs climatiques ne peut assurer la coexistence avec *C. rosa* et *B. zonata*. De plus cette espèce n'est pas capable d'exclure *C. rosa* ou *B. zonata* (Chapitre V). *Ceratitis catoirii* n'est maintenant retrouvée que très rarement et pourrait être en cours d'extinction, comme cela s'est déjà produit à Maurice à la suite des invasions de *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata* (White *et al.*, 2000). La question se pose de savoir s'il existe une niche refuge où *C. catoirii* pourrait échapper à la compétition des autres espèces. Dans le jeu de données sur les abondances des larves dans les fruits, il n'a pas été trouvé d'espèces de fruits attaquées par *C. catoirii* qui ne soient pas infestés par d'autres espèces. Dans chaque fruit hôte où *C. catoirii* a été trouvée, elle représente toujours une fraction très faible de toutes

les mouches capturées (badamier: 0.00772, elengi: 0.00015, goyave: 0.00012, goyavier fraise: 0.00769, jamrosat: 0.04328, pomme étoilée: 0.00025). Cependant, il reste toujours la possibilité que certains fruits particuliers n'aient jamais été échantillonnés et constituent l'habitat préférentiel de *C. catoirii*. En particulier, il pourrait être intéressant de prospecter dans les fragments restants de forêt primaire.

Bactrocera zonata, intolérante au froid, ne menace pas *C. rosa*; cependant, il semble qu'il n'y ait pas de ségrégation de niche entre elle et *C. capitata*. Il est encore trop tôt pour connaître dans quelle mesure l'abondance absolue de *C. capitata* va diminuer suite à l'invasion par *B. zonata*. Dans l'ensemble, le ratio ($C. capitata / (C. capitata + C. rosa)$) a diminué de 41 à 22% dans les échantillons de fruit collectés avant et après l'expansion de *B. zonata*, ce qui corrobore le fait que *B. zonata* infeste préférentiellement les zones où *C. capitata* est relativement abondante. Des études complémentaires seront nécessaires pour suivre l'évolution de l'abondance absolue des adultes et l'évolution de l'aire de répartition de *C. capitata*.

Chapitre VII - Influence de la plante hôte

VII.A Contexte

Les mouches des fruits sont capables d'attaquer une large gamme d'hôtes incluant de nombreux fruits commerciaux (White & Elson-Harris, 1992). Parmi ces espèces infestant les fruits, certaines sont spécialistes comme la mouche de l'olive, *Bactrocera oleae* (Gmelin), ou la mouche de la cerise, *Rhagoletis cerasi* (L.), alors que d'autres sont des généralistes pouvant se développer dans des hôtes appartenant à de nombreuses familles. Cette polyphagie peut être très importante: Liquido *et al.* (1991) ont mentionné 353 hôtes différents appartenant à 67 familles pour la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* (Wiedemann).

Au niveau mondial, plusieurs invasions impliquant des Tephritidae exotiques ont abouti à des changements de niches des espèces résidentes; c'est notamment le cas bien connu de *C. capitata* à Hawaii (voir détails dans le Chapitre III). On suppose que ces changements de niche sont la conséquence de la compétition interspécifique et du refuge des espèces résidentes sur des hôtes particuliers. La nature du fruit hôte peut affecter le développement des mouches des fruits de différentes façons. Premièrement, elle peut avoir une effet direct sur la survie, le temps de développement larvaire et le poids pupal (Fitt, 1986), mais aussi, indirectement, sur la fécondité via le poids pupal (Krainacker *et al.*, 1987; 1989). Deuxièmement, le fruit joue aussi un rôle majeur dans le choix des sites de ponte par la femelle (Fitt, 1986).

Parmi les nombreuses plantes hôtes des mouches des fruits polyphages présentes à La Réunion, quatre sont particulièrement importantes en raison de leur abondance sur l'île : la goyave (*Psidium guajava* L.), la mangue (*Mangifera indica* L.), le badamier (*Terminalia catappa* L.) et le goyavier de Chine (*Psidium cattleianum* Sabine) (Quilici & Jeuffraut, 2001). A La Réunion, on trouve la goyave entre 0 et 600 m, principalement dans les jardins créoles. Le goyavier de Chine est une plante très envahissante dans les pâturages et dans les sous-bois des habitats naturels ; il est établi entre 0 et 1200 m, principalement dans les zones les plus humides de l'île (sud et est). Le badamier, principalement présent en bord de mer, n'a

pas d'importance économique mais est considéré comme un réservoir majeur pour les mouches des fruits. La mangue est présente de 0 à 400 m, notamment sur la côte ouest dans de nombreux jardins créoles et vergers (470 ha) (Quilici & Jeuffraut, 2001; Agreste, 2004).

L'objectif de ce chapitre est d'estimer la possibilité de différenciation de niche des quatre espèces de Tephritidae entre les quatre plantes hôtes majoritaires mentionnées ci-dessus. Pour estimer cette possibilité, il est nécessaire de répondre à plusieurs questions: (i) les quatre espèces de mouches des fruits montrent-elles un développement différent dans chacune des quatre espèces de fruit? (ii) L'ordre de préférence des fruits varie-t-il selon les espèces de mouches ? (iii) De la même façon, le classement des espèces de mouches diffère-t-il selon les espèces de fruit? Pour ce faire on détermine, au laboratoire, l'influence de chaque espèce de fruit hôte sur la survie, le temps de développement larvaire et le poids pupal des quatre espèces de Tephritidae. En outre, la relation entre poids pupal et fécondité est étudiée pour chaque espèce de Tephritidae afin d'estimer le taux de reproduction net pour chaque espèce dans chacun des fruits.

VII.B Démarche

Les différentes expérimentations ont été conduites avec les élevages de laboratoire décrits dans le Chapitre IV. Les conditions expérimentales au laboratoire étaient 25°C, 80%RH, photopériode 12 :12. Dans un premier temps, on établit la correspondance entre poids pupal et fécondité. On détermine ensuite l'effet du fruit hôte sur la survie larvaire et le poids pupal ce qui nous permet d'estimer le taux de reproduction net.

VII.B.1 Relation entre poids pupal et fécondité

Afin d'obtenir une variabilité importante de poids pupal, des fruits de goyave, mangue et goyavier de Chine ont été infestés avec différentes densités de jeunes larves (1, 2 ou 4 larves par gramme). Les pupes étaient collectées quotidiennement, pesées individuellement, et groupées par classe de poids (de mg en mg). Les estimations de fécondité étaient réalisées au pic de ponte de chaque espèce (Chapitre IV) en plaçant cinq femelles d'un même groupe de poids pupal par cage. Les œufs (récoltés à partir du dispositif décrit dans le Chapitre IV) étaient collectés pendant 6 jours de suite. Six répétitions ont été réalisées pour chaque espèce et chaque classe de poids.

VII.B.2 Développement larvaire dans les quatre fruits hôtes

Pour chaque espèce de fruit et chaque répétition, des fruits (d'un poids total égal à 100 g) étaient lavés et lacérés en surface pour permettre l'introduction de 100 jeunes larves d'une seule espèce de Tephritidae dans la pulpe. Une telle densité d'infestation correspond à ce que l'on peut observer dans la nature et a déjà été utilisée lors d'études sur le développement des Tephritidae (Fitt, 1986; Krainacker *et al.*, 1987). Les fruits infestés étaient placés dans une boîte en plastique contenant une couche de sable pour permettre la pupaison des larves. Le sable était tamisé quotidiennement pour collecter les pupes. Le temps de développement, la survie et le poids pupal étaient mesurés. Quatre répétitions ont été effectuées pour chaque combinaison d'espèce de mouche des fruits et de plante hôte.

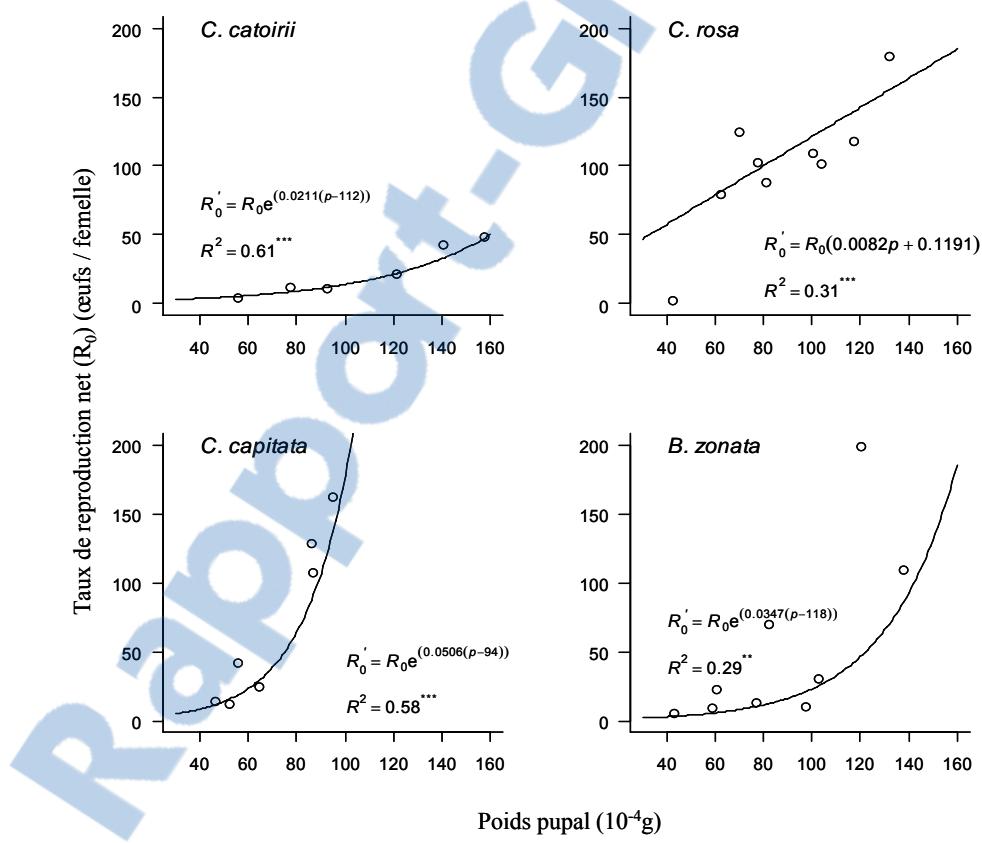


Figure 11. Estimation du taux de reproduction net (R_0') en fonction du poids pupal pour les quatre espèces de Tephritidae. Seules les moyennes sont représentées. Les modèles sont testés à partir de toutes les répétitions (** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

VII.C Résultats

VII.C.1 Relation entre poids pupal et fécondité

Pour chaque espèce étudiée, des relations entre poids pupal et fécondité (et donc entre poids pupal et taux de reproduction net (R_0) estimé) ont été observées (Figure 11). Cette relation est exponentielle pour *C. catoirii*, *C. capitata* et *B. zonata* et linéaire pour *C. rosa*.

VII.C.2 Développement larvaire dans les quatre fruits hôtes

Pour les trois paramètres (poids pupal, survie larvaire et temps de développement larvaire), les facteurs «espèce de Tephritidae» et «espèce de fruit», ainsi que l'interaction sont significatifs ($P < 0.005$) (Figure 12). *Ceratitis catoirii* a le poids pupal le plus élevé dans les différents fruits alors que *C. capitata* a le plus faible. Pour les quatre espèces de mouche des fruits, la mangue donne le poids pupal le plus important. *Bactrocera zonata* montre la survie la plus élevée dans tous les fruits hôtes à l'exception de la goyave où la survie de *C. rosa* est supérieure. *Bactrocera zonata* montre également le temps de développement le plus court dans les quatre fruits hôtes. *Ceratitis catoirii* a le temps de développement le plus long dans tous les fruits hôtes sauf dans la mangue où *C. rosa* se développe le plus lentement. Pour les quatre espèces de Tephritidae, la durée de développement larvaire est plus longue dans le goyavier de Chine que dans les trois autres espèces.

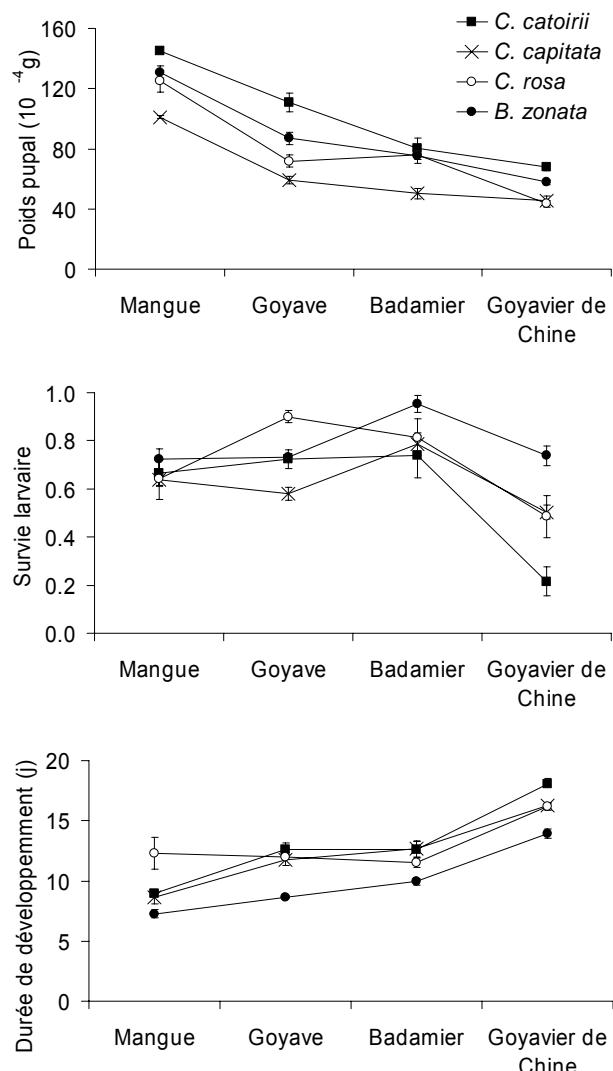


Figure 12. Poids pupal, survie et durée de développement larvaire (moyenne \pm erreur type) pour les quatre espèces de Tephritidae élevées sur quatre espèces de plantes hôtes.

Pour le R_0 , les facteurs «espèce de Tephritidae», «espèce de fruit», ainsi que l'interaction sont significatifs ($P < 0.0001$) (Figure 13). Pour les quatre espèces, la valeur la plus élevée de R_0 est obtenue pour la mangue et la plus faible pour le goyavier de Chine. La différence de R_0 sur mangue entre *C. rosa* et *C. capitata* n'est pas significative ($P = 0.28$). Comparée aux trois autres téphritides, *Ceratitis rosa* montre des R_0 élevés sur la goyave, le badamier et le goyavier de Chine.

Pour la goyave, le badamier et le goyavier de Chine, des relations linéaires ($P < 0.01$) sont observées entre le temps de développement larvaire et le poids pupal (Figure 14). Pour ces trois hôtes, le poids pupal diminue significativement avec la durée de développement, alors que cette relation n'est pas observée pour la mangue.

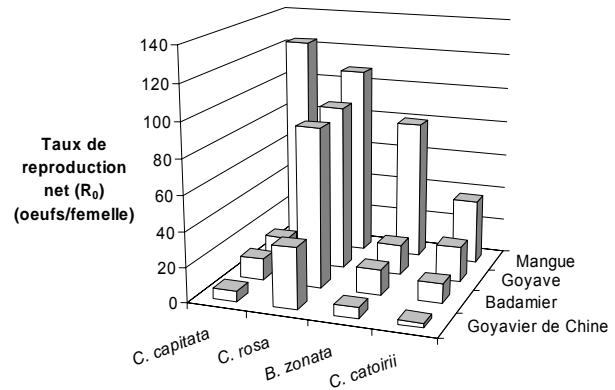


Figure 13. Influence du fruit hôte sur le taux de reproduction net (R_0) des quatre espèces de Tephritidae.

VII.D Discussion

La plante hôte a une influence importante sur le développement des mouches des fruits. L'interaction entre les espèces de plantes hôtes et les espèces de mouches est significative pour tous les paramètres étudiés: poids pupal, survie larvaire, durée de développement et R_0 . Cela signifie que les espèces de mouches ne se développent pas de la même façon dans les quatre espèces de fruit. Selon les fruits utilisés pour le développement larvaire, des différences importantes de R_0 ont été observées pour les quatre espèces étudiées. Un tel phénomène a déjà été observé chez *C. capitata* (Krainacker *et al.*, 1987). Dans cette dernière étude, la mangue est également classée comme le meilleur hôte sur 30 espèces étudiées. La mangue produisant de grosses pupes ceci est, en partie, dû à la relation positive entre poids de la pupe et fécondité, particulièrement marquée pour *C. capitata*. Une telle relation a déjà été démontrée chez *C. capitata* (Krainacker *et al.*, 1989) et chez d'autres Tephritidae comme *Bactrocera dorsalis* (Hendel) et *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Averill & Prokopy, 1987; Krainacker *et al.*, 1989).

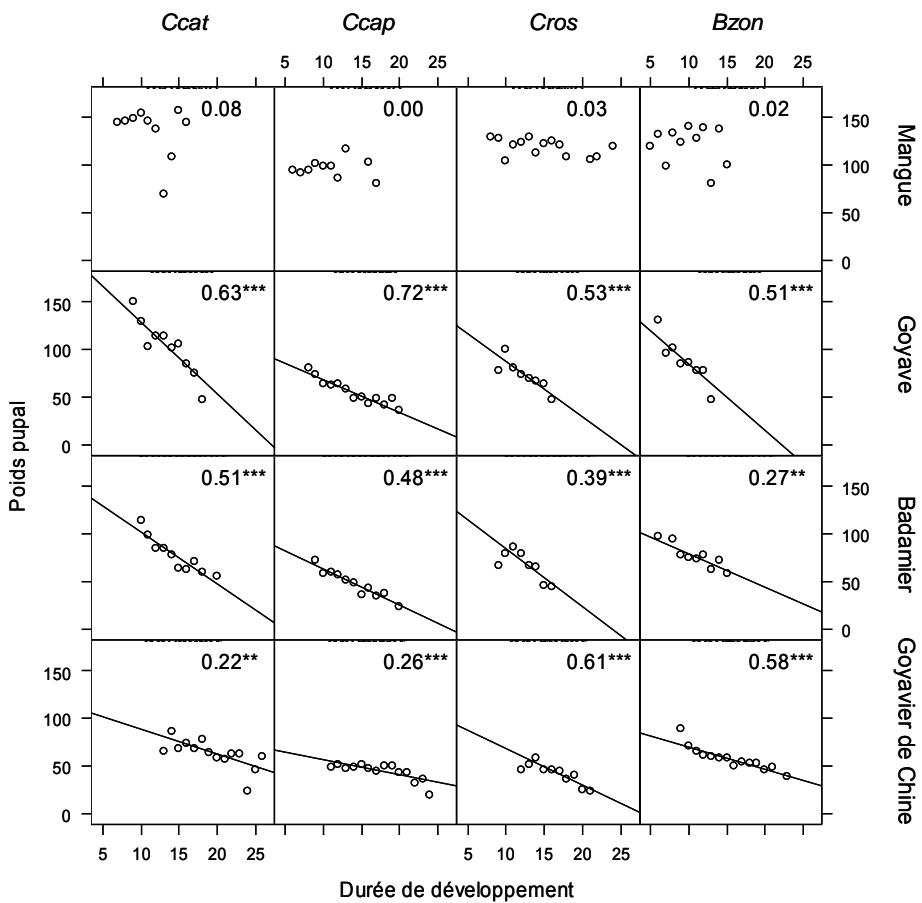


Figure 14. Relation entre poids pupal (10^{-4} g) et durée de développement (j) pour les quatre espèces de Tephritidae élevées sur quatre espèces plantes hôtes. Les coefficients de corrélation (R^2) sont donnés sur le graphique. Seules les moyennes sont représentées. Les modèles sont testés à partir de toutes les répétitions (** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). Ccat = Ceratitis catoirii, Ccap = C. capitata, Cros = C. rosa, Bzon = Bactrocera zonata.

Des relations linéaires ont été mises en évidence entre poids pupal et durée de développement pour les quatre espèces de mouches dans la goyave, le badamier et le goyavier de Chine. Ce phénomène peut être expliqué par la préemption compétitive des ressources, les premières larves à se développer bénéficiant de plus de ressources que les suivantes (Blanckenhorn, 1999; Krijger et al., 2001). De plus, les premières larves à se développer pourraient avoir une action de dégradation du fruit ainsi qu'un effet direct sur les autres larves par l'excrétion des déchets métaboliques (Fitt, 1989). La relation observée peut également être expliquée par l'hétérogénéité de la valeur nutritive d'un fruit donné ; les larves de Tephritidae sont, en effet, capables de détecter et de consommer préférentiellement la partie la plus nutritive d'un fruit (Zucoloto, 1991). Cette relation n'est pas observée pour la mangue où les dernières larves à

s'empuper ne montrent pas de réduction de leur poids pupal en comparaison avec les larves plus précoces. A la densité de larves utilisée, des ressources résiduelles sont apparemment toujours disponibles dans ce fruit hôte après le développement de toutes les larves, ce qui traduit probablement une valeur nutritive élevée de la mangue pour les larves de mouches des fruits.

L'ordre de la préférence des fruits pour chaque espèce de mouche diffère selon les paramètres étudiés. Pour le poids pupal et la durée de développement, cet ordre varie peu entre les espèces : la mangue est le fruit le plus favorable alors que le goyavier de Chine est le moins favorable pour toute les espèces. Pour la survie, cet ordre est différent selon les espèces. Si la survie la plus faible est dans le goyavier pour toutes les espèces, *C. rosa* a sa meilleure survie dans la goyave alors que les trois autres espèces survivent mieux dans le badamier. Si on s'intéresse à la résultante de ces différents paramètres (R_0), l'ordre de préférence n'est pas différent selon les Tephritidae étudiées: les quatre espèces ont le taux de reproduction net le plus élevé sur mangue et le plus faible sur goyavier de Chine. Pour chaque espèce de mouches, le développement dans la goyave et dans le badamier aboutit sensiblement à la même valeur de R_0 , intermédiaire entre celles obtenues sur mangue et goyavier de Chine. Malgré des différences de développement, les quatre espèces ont donc les mêmes préférences vis à vis des quatre fruits dominants sur l'île.

Le classement des performances des quatre espèces de mouches pour chaque fruit dépend également des paramètres étudiés. Pour le poids pupal, l'ordre (*C. catoirii* > *B. zonata* > *C. rosa* > *C. capitata*) est bien conservé entre les quatre espèces de fruits hôtes. Quel que soit le fruit-hôte, *B. zonata* montre toujours une durée de développement plus courte que les autres espèces. Les trois autres espèces ont des valeurs très proches pour ce paramètre excepté *C. rosa* qui présente la durée de développement la plus longue sur la mangue. Au niveau de la survie, le classement est différent selon les plantes hôtes: *C. rosa* présente la meilleure survie sur goyave alors que *B. zonata* domine sur les trois autres espèces de fruits. Pouvant maintenir une fécondité importante même pour des femelles issues de petites pupes, *C. rosa* possède le R_0 le plus élevé sur la goyave, le badamier et le goyavier de Chine, les trois autres espèces de mouches étant similaires entre elles. Sur mangue le classement est différent: *C. capitata* montre une valeur de R_0 un peu plus élevée que *C. rosa*. Même si les quatre espèces de mouche présentent un développement différent dans quatre les fruits hôtes, elles montrent globalement les mêmes préférences. En effet, toutes préfèrent la mangue et se développent le

moins bien dans le goyavier de Chine. Par ailleurs *C. rosa* possède le meilleur taux de reproduction net dans tous les fruits sauf dans la mangue.

Globalement les quatre espèces de mouches des fruits étudiées n'apparaissent donc spécialisées par rapport aux quatre fruits étudiés au laboratoire: on observe un gradient de qualité du fruit qui est qualitativement le même pour toutes les espèces. Cela limite les possibilités de coexistence par différence de niche en particulier pour *C. catoirii* et *C capitata* par rapport à *B. zonata*. *Ceratitis capitata* est une espèce très peu résistante à des fruits pauvres : dès lors qu'elle se développe dans un fruit autre que la mangue, sa fécondité est très réduite. Inversement, *C. catoirii* ne profite pas des fruits très riches (mangue) car sa fécondité augmente de façon modérée avec le poids pupal. En revanche *C. rosa* se distingue des trois autres espèces par une bonne capacité à maintenir de bonnes performances reproductives dans des fruits de médiocre qualité (goyave, badamier et même goyavier).

La possibilité de différenciation de niche des différentes espèces sur les quatre fruits hôtes majoritaires apparaît assez limitée. Sur le terrain, en accord avec les résultats de cette étude, *C. rosa* dominait dans de nombreux fruits avant l'arrivée de *B. zonata*. La fitness élevée de *C. capitata* sur mangue ne se traduit apparemment pas par des populations importantes de cette espèce dans ce fruit-hôte. Depuis sa phase invasive, *B. zonata* domine sur plusieurs de ces plantes dans les zones de basse altitude. Cependant le badamier sur lequel *B. zonata* domine largement les autres espèces dans la nature est surtout présent en bord de mer, zone climatique très favorable à *B. zonata* et assez défavorable à *C. rosa* (Chapitre VI). Sur le terrain, il est, en effet, difficile de séparer l'effet de la plante hôte de celui des facteurs abiotiques. La possibilité de coexistence liée à la gamme de fruit hôte est masquée par les préférences des espèces vis à vis des facteurs climatiques qui, au contraire des plantes hôtes, permettent une coexistence par différenciation de niche très nette (Chapitre VI). Les fruits hôtes étant eux même distribués en fonction de la température et des précipitations, il est probable que dans certains cas de déplacements compétitifs apparemment liés à l'hôte, on observe l'interaction entre plantes hôtes et climat plutôt qu'un réel déplacement le long d'un axe plantes hôtes. La poursuite des collectes de fruits, ainsi qu'une analyse permettant de séparer l'effet des plantes hôtes de celui du climat serait nécessaire pour préciser le rôle des plantes hôtes dans les déplacements compétitifs des Tephritidae de La Réunion.

Chapitre VIII - Discussion générale

VIII.A Capacité à la compétition, axe *r-K* et rang d'invasion

Les quatre espèces de Tephritidae étudiées lors de cette thèse montrent des différences importantes au niveau de leurs traits d'histoire de vie et de leur aptitude à la compétition. Une correspondance entre cette aptitude à la compétition et certains traits des espèces peut être établie. Entre les trois espèces exotiques invasives, les plus compétitives sont celles qui possèdent une taille plus élevée à la naissance comme à l'âge adulte. La taille de l'œuf peut être liée à la capacité à la compétition larvaire: une forte taille d'œuf peut permettre de réduire la durée de développement larvaire et ainsi de consommer la ressource avant les autres. Une grande taille à l'âge adulte peut, par ailleurs, constituer un avantage dans l'interférence entre femelles ou dans la localisation de l'hôte en améliorant la mobilité. Cette relation entre taille et capacité à la compétition n'est cependant pas présente chez l'espèce endémique *C. catoirii*. En effet, cette dernière, malgré une taille importante à la naissance et à l'âge adulte possède une capacité à la compétition faible quel que soit le mécanisme considéré.

D'un autre côté, un tel avantage compétitif se paie en termes de capacité à une croissance rapide des populations en conditions non limitantes (temps de génération long et taux d'accroissement naturel limité chez les espèces les plus compétitives). Il existe donc un compromis ou trade-off entre les traits liés à la compétition (traits de type *K*) et les traits liés à la colonisation (traits de type *r*). Si ce trade-off est valide pour les trois espèces exotiques invasives, l'espèce endémique *C. catoirii* est cependant désavantagée pour les deux types de traits. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer que *C. catoirii* se place en dessous ce qui serait attendu compte tenu du de trade-off observé sur les trois autres espèces. Cette espèce pourrait souffrir de consanguinité ; ou bien il existe une variable non mesurée en compromis à la fois avec l'aptitude à la colonisation et l'aptitude à la compétition. Cette variable pourrait être la résistance au stress (Grime, 1977) ou une autre forme d'adaptation particulière aux milieux natifs.

Dans le cadre des études sur les invasions biologiques, il est généralement admis que les espèces envahissantes ont une stratégie démographique de type r (Lodge, 1993; Rejmanek & Richardson, 1996; Richardson & Rejmanek, 2004). L'hypothèse sous-jacente est que la probabilité de réussite et la vitesse d'une invasion sont limités par la capacité à la multiplication et à la dispersion et donc que les espèces invasives sont sélectionnées pour une croissance rapide de la population dans des habitats non saturés. D'un autre côté, si la plus grande partie de l'habitat est déjà occupée par une ou plusieurs espèces apparentées, l'invasion peut être limitée par la capacité à la compétition de l'espèce invasive confrontée aux espèces locales, auquel cas seules les espèces exotiques avec une stratégie plus orientée K que les espèces résidentes seraient capables d'envahir.

L'exclusion de *C. catoirii*, espèce endémique au taux d'accroissement naturel faible, par les trois autres espèces semble, à première vue, en accord avec la première hypothèse. Cependant, le cas de *C. catoirii* ne supporte ni ne réfute cette hypothèse car cette espèce se trouve en dessous de la ligne du trade-off commun aux autres Tephritidae étudiées. Les données permettent de prévoir que *C. catoirii* ait de faibles performances à la fois en situations de compétition et de non compétition. L'exclusion de *C. catoirii* reflète probablement une forme de maladaptation à un environnement largement modifié par l'Homme plutôt qu'une position le long d'un axe r - K . On peut supposer par exemple que cette espèce était adaptée antérieurement à des habitats forestiers relativement pauvres.

Les différences entre les trois espèces invasives sont plus facilement interprétables dans le cadre r - K . Le principal contraste, à la fois en terme d'invasion dans la nature et de traits d'histoire de vie au laboratoire, existe entre *B. zonata* et les deux *Ceratitis* spp. Cette comparaison renforce l'idée que la possession de traits plus orientés K que ceux des espèces résidentes favorise l'invasion, même au prix d'un taux de croissance de la population plus faible en conditions optimales de non compétition. Un cas similaire a été signalé à Hawaii, où *Bactrocera dorsalis* (Hendel) a largement déplacé *C. capitata*, elle-même invasive et établie auparavant (Debach, 1966; Keiser *et al.*, 1974). Vargas *et al.* (2000) ont montré que, bien qu'ayant une fécondité élevée, *B. dorsalis* montre un taux d'accroissement naturel plus faible, une plus grande taille, un début d'oviposition tardif et une durée de vie plus longue comparativement à *C. capitata*. Ces auteurs concluent que *B. dorsalis* possède une stratégie plus K que *C. capitata*, ce qui est en accord avec les résultats de notre étude. Il est probable que l'ensemble des espèces genre *Bactrocera* possède en général un profil plus K que celui

des espèces du genre *Ceratitis*, ce qui expliquerait pourquoi le premier genre a souvent déplacé le second et non l'inverse. Nos données permettent aussi de comparer deux espèces de *Ceratitis* invasives: *C. rosa* et *C. capitata*. Bien que les contrastes soient moins importants qu'avec le genre *Bactrocera*, les données peuvent être interprétées de la même façon. L'espèce qui a envahi en présence de l'autre et qui est devenue dominante (*C. rosa*) possède un taux d'accroissement naturel et une fécondité plus faibles, ainsi qu'une taille et un investissement par descendant plus importants, suggérant également un avantage des traits *K* pour l'invasion.

D'autres études ont déjà montré que certaines espèces invasives ont une capacité supérieure à la compétition par rapport aux espèces indigènes (Juliano, 1998; Holway, 1999; Byers, 2000; Vila & Weiner, 2004). L'étude des invasions des Tephritidae à La Réunion confirme et étend ces résultats en montrant que ces mécanismes sont répétables et constants dans un groupe d'espèces phylogénétiquement et écologiquement proches ayant envahi le même habitat. Cette capacité à la compétition des espèces invasives peut se traduire par une meilleure efficacité dans l'exploitation des ressources (Byers, 2000). Comme il a été signalé par des travaux expérimentaux (Case *et al.*, 1994; Holway & Suarez, 1999) et théoriques (Amarasekare, 2002), les résultats de cette étude supportent l'idée que l'interférence joue également un rôle important dans le succès des invasions. Récemment, Yasuda *et al.* (2004) ont démontré que la prédation intragUILDE, forme avancée d'interférence, était importante dans le succès des invasions chez les coccinelles.

Notre hypothèse de départ est donc partiellement confirmée par cette étude: dans la série invasive de mouche des fruits de La Réunion, des valeurs de *r* décroissantes et des styles de vie de plus en plus orientés *K*, corrélés à une dominance compétitive effective en conditions de laboratoire, sont observés chez les envahisseurs successifs. Cependant, cette hypothèse n'explique pas tout: des espèces peuvent être à la fois faibles en terme de colonisation et de compétition (ex : *C. catoirii*). Leur exclusion par les autres espèces est logique, bien que non interprétable dans la théorie *r-K*, basée sur un trade-off direct entre les traits *r* et *K*.

Il convient, cependant, de nuancer les conclusions ci-dessus. En effet, d'autres facteurs que la capacité à la compétition pourraient jouer un rôle dans la hiérarchie observée entre les espèces. Par exemple, l'interaction positive entre la modification de l'habitat par les activités humaines et les invasions a été reconnue depuis longtemps dans la littérature (Elton, 1958;

Orians, 1986; Hobbs & Huenneke, 1992; Vitousek *et al.*, 1996; Dukes & Mooney, 1999; Byers, 2002). Cependant, bien que La Réunion ait été fortement affectée par l'activité humaine du 17^{ième} au 19^{ième} siècle, l'habitat (en termes de ressources pour les mouches des fruits) n'a pas été modifié profondément depuis l'arrivée de la première espèce exotique (*C. capitata*, apparue dans les années trente). L'utilisation importante d'insecticides aurait pu également favoriser une espèce par rapport aux autres par l'apparition de phénomènes de résistance. Cependant, bien que l'usage des insecticides soit largement répandu sur les cultures fruitières, aucun symptôme de résistance aux insecticides n'a encore été remarqué chez aucune des quatre espèces étudiées. La résistance aux insecticides est en fait rarement observée chez les Tephritidae en général (Keiser, 1989).

D'une façon plus générale, la capacité à la compétition d'une espèce est toujours relative à un environnement local et à une communauté résidente. Lorsqu'on cherche à établir des généralités sur les invasions, on ne devrait pas mélanger les invasions primaires (en l'absence d'espèces résidentes apparentées) et secondaires (en présence d'espèces résidentes apparentées) (Facon, 2003). En effet, lors des invasions secondaires, il semble plus approprié de considérer les différences entre les traits biologiques des envahisseurs et ceux de la communauté résidente que les valeurs absolues des traits des envahisseurs. Les résultats de cette étude ne sont donc pas en contradiction avec les méta-analyses concluant que les envahisseurs sont de stratégie *r* (Rejmanek & Richardson, 1996; Richardson & Rejmanek, 2004). En effet, les envahisseurs peuvent être à la fois de stratégie *r*, en comparaison avec les espèces non invasives, spécialement dans le cas des invasions primaires (où la colonisation peut être le facteur le plus limitant, Figure 15a), et de stratégie *K* en comparaison avec les espèces apparentées de la communauté résidente, lorsque celles-ci sont présentes (invasion secondaire, Figure 15b).

Une limitation importante de notre étude réside dans le fait que les expériences de compétition, ainsi que le rôle attribué à la compétition dans le déterminisme des invasions secondaires, ignorent une possible différenciation de niche entre les espèces. Nos hypothèses reposent en effet implicitement sur un modèle de compétition-colonisation à une seule niche. L'environnement naturel de La Réunion (et de toute zone envahie) n'est certainement pas homogène, et l'étude des différenciations de niche est nécessaire pour avoir une vue complète des événements possibles en termes d'invasion et de coexistence et/ou exclusion des espèces.

VIII.B Opportunités de coexistence

D'après la littérature sur les invasions de Tephritidae polyphages, les espèces sont déplacées le long d'axes géographiques (réduction de l'aire de répartition) ou écologiques (déplacement de niche). L'étude de l'influence des facteurs climatiques sur le développement des Tephritidae de La Réunion montre que les quatre espèces ont des niches fondamentales qui se chevauchent, et toutes les paires possibles d'espèces sont présentes en syntopie (à des fréquences variables) sur le terrain ; la compétition peut donc intervenir en nature. Cependant, certains couples d'espèces ont des optimums de développement assez différents et une

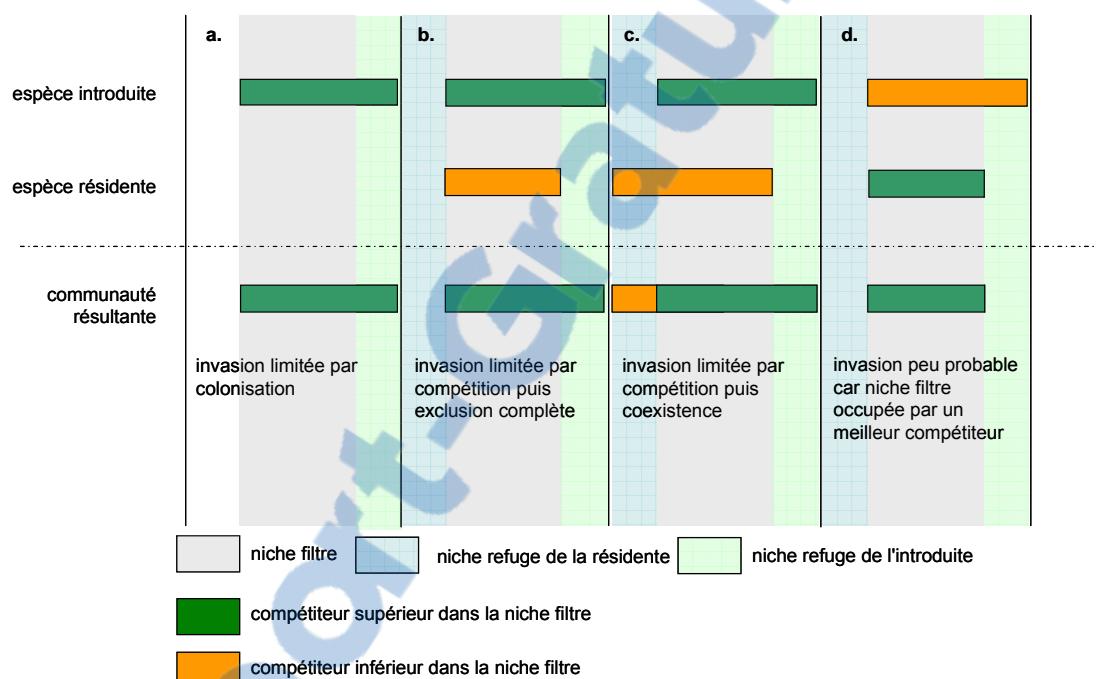


Figure 15. Différents scénarios simplifiés d'invasions et prédiction de la communauté résultante en fonction de la présence d'une espèce résidente, de la capacité à la compétition et de la largeur de la niche écologique de celle-ci. La niche «filtre» correspond à l'habitat dans lequel une espèce introduite doit établir une population viable (et donc résister à la compétition par l'espèce résidente) avant de s'étendre dans les autres habitats. La niche «refuge» d'une espèce X correspond aux habitats où elle domine compétitivement l'autre espèce ($X>Y$). Par simplicité nous représentons des situations où ces niches refuges ne sont pas du tout exploitables par Y mais ce n'est pas une obligation. Par convention on a représenté en vert foncé l'espèce dominante dans la niche filtre et en orange l'espèce dominée dans cette niche.

Scénario a : pas d'espèce résidente, l'invasion nécessite uniquement l'aptitude à coloniser la niche filtre. Dans les trois autres scénarios, en présence d'une résidente, l'espèce introduite doit dominer compétitivement la résidente dans la niche filtre pour envahir (invasion limitée par la compétition). **Scénario b :** l'espèce résidente n'a pas de refuge : elle est exclue par l'introduite. **Scénario c :** l'espèce résidente est déplacée vers sa niche refuge. **Scénario d :** l'espèce introduite pourrait survivre dans sa niche refuge mais n'y accède pas car elle est dominée par la résidente dans la niche filtre.

différenciation de niche climatique peut ainsi avoir lieu. *Ceratitis rosa*, grâce à des seuils minimums de température inférieurs à ceux des autres espèces, peut se développer à des altitudes où le développement des autres espèces ne peut avoir lieu. De la même façon, la tolérance à l'humidité et à la sécheresse de *C. capitata* et *C. rosa* est très différente, ce qui permet à ces deux espèces de coexister. Les données de laboratoire et les premières données de terrain montrent en revanche que la niche climatique de *B. zonata* recouvre celle de *C. capitata*. Le fait que les niches climatiques de *C. capitata* et *C. catoirii* soient entièrement incluses dans celles des deux autres espèces plus compétitives, pourraient les conduire à terme à l'extinction. En revanche, la coexistence entre *B. zonata* et *C. rosa* semble possible à La Réunion.

L'étude des niches climatiques des quatre espèces confirme et étend l'étude de Juliano *et al.* (2002), montrant que les facteurs climatiques peuvent permettre la persistance d'une espèce résidente face à une espèce invasive. Les facteurs climatiques peuvent donc promouvoir la coexistence à la suite d'une invasion (Figure 15c) et, plus largement, déterminer les effets des espèces invasives sur la composition des communautés après les invasions (Juliano & Lounibos, 2005). Des contrastes climatiques importants sont souvent rencontrés dans les îles océaniques jeunes comme La Réunion car le relief des îles volcaniques d'altitude élevée engendre des gradients d'altitude et des différences importantes de pluviosité entre les deux côtés des massifs montagneux (exposés aux vents dominants ou abrités). L'augmentation de la richesse spécifique des îles souvent observée à la suite des invasions (Sax *et al.*, 2002) peut être expliquée, en partie, par cette diversité climatique et la diversité des réponses à la température et à l'humidité des espèces. La possibilité de coexistence entre espèces indigènes et espèces exotiques est donc dépendante de la diversité du milieu considéré (Davies *et al.*, 2005). Plus celui-ci sera hétérogène et plus il y a de chances qu'une nouvelle espèce légèrement différente puisse trouver une partie de niche où la compétition est soit absente, soit à son avantage. La Réunion, du fait de la variété de ses microclimats, semble donc constituer un territoire propice à la coexistence d'un nombre important d'espèces invasives.

La répartition des plantes hôtes étant dépendante de la température et de l'humidité, et la gamme de plantes hôtes actuelle de *B. zonata* étant probablement encore provisoire, il est difficile pour le moment d'évaluer les possibilités de coexistence liées à ce facteur. On ne connaît pas de fruit où *Ceratitis catoirii* se trouve dominante et cette espèce pourrait à terme être conduite à l'extinction. L'éventuelle existence d'une niche particulière dans les reliquats

de forêts primaires de La Réunion devrait être explorée. Par ailleurs, à La Réunion, *C. capitata* semble posséder pour le moment une gamme d'hôtes plus large que celle de *B. zonata* qui pourrait permettre la coexistence entre ces deux espèces à condition que cette gamme autorise le développement de *C. capitata* tout au long de l'année et que *B. zonata* n'étende pas sa gamme d'hôtes à ces fruits particuliers.

Au même titre que le climat ou la ressource, les ennemis naturels peuvent modifier la résultante de la compétition (Begon *et al.*, 1996). Selon la sensibilité des espèces aux ennemis naturels, une espèce pourra être directement favorisée par rapport à une autre. De plus, la compétition apparente peut renforcer les effets de la compétition, les populations du compétiteur étant indirectement affectées par l'augmentation des populations d'un prédateur ou d'un parasitoïde commun. Si les prédateurs de mouches des fruits (ex : les fourmis) sont plutôt généralistes, les parasitoïdes ont souvent un degré de spécificité plus élevé. Depuis 2002, *Fopius arisanus* (Sonan) est élevé au CIRAD et a été lâché sur différentes sites de La Réunion (Rousse *et al.*, 2005). Les premières études sur la biologie du parasitoïde montrent un taux de parasitisme plus important sur *B. zonata* et *C. catoirii* que sur les deux autres espèces (Quilici *et al.*, 2005). Ainsi, l'établissement de cet auxiliaire pourrait contribuer à limiter les populations de *B. zonata* et renforcer le processus d'extinction de *C. catoirii*.

VIII.C Pourquoi des invasions réciproques ne sont-elles pas observées ?

Si certaines espèces peuvent dominer en dehors de la niche principale, pourquoi des invasions réciproques ne sont-elles pas observées? Dans une certaine mesure il est surprenant que l'étude des capacités à la compétition dans un environnement «neutre» uniquement choisi pour être riche (goyave) et thermiquement optimal (25°C) pour toutes les espèces puisse permettre de prédire de façon adéquate la séquence d'invasions. Pourquoi une espèce ne pourrait-elle pas directement envahir un environnement où elle serait dominante, indépendamment de sa capacité à la compétition en conditions optimales? Une réponse à cette question pourrait reposer dans la probabilité de réussite d'une invasion. Les espèces de type *K* seraient capables d'envahir en présence des espèces de type *r* et non l'inverse car elles auraient une meilleure capacité à la compétition dans la niche écologique la plus productive et la plus accessible. Les espèces de type *r* pourraient dominer dans des habitats plus restreints,

non optimaux, ou moins accessibles. Dans le cas des Tephritidae de La Réunion, et peut-être dans beaucoup d'autres cas d'invasions, la pression en propagules des espèces envahissantes est concentrée dans un certain type d'habitat particulier. A La Réunion, il s'agit plutôt des zones cultivées de basse altitude où la densité de population humaine et donc le risque d'importation de fruits infestés sont les plus importants (une niche riche et chaude relativement similaire à nos conditions de laboratoire). Cet habitat pourrait donc agir comme une niche filtre, dans laquelle chaque candidat à l'invasion doit être capable d'établir une population viable (et donc de résister à la compétition avec les espèces résidentes) avant de pouvoir s'étendre éventuellement dans les autres habitats (Figure 15c,d).

VIII.D Invasions des *Bactrocera* comparées aux *Ceratitis* spp.

Au niveau mondial, on a enregistré au cours de la première moitié du 20^{ème} siècle une première vague d'invasions par le genre *Ceratitis* (surtout représenté par *C. capitata*) dans des zones où aucune Tephritidae polyphage n'était présente excepté en Amérique du Sud et en Amérique Centrale où le genre *Anastrepha* est indigène. Ces invasions ont pu avoir lieu du fait de la présence d'une ressource abondante (notamment suite à la mise en place de vergers), d'échanges commerciaux réguliers et de la forte capacité à la colonisation de ces espèces.

Les invasions par des espèces polyphages du genre *Bactrocera* ont eu lieu pour la plupart depuis le milieu du 20^{ème} siècle, là où le genre *Ceratitis* avait soit déjà envahi, soit était indigène. Pourquoi ces dernières n'ont-elles été observées que relativement tard par rapport à celles du genre *Ceratitis*? On peut incriminer tout d'abord la pression en propagules. En effet les échanges commerciaux sont devenus de plus en plus importants au cours du vingtième siècle notamment entre l'Asie (d'où le genre *Bactrocera* est originaire) et le reste du monde. D'autre part, si les *Bactrocera* semblent avoir une bonne capacité à la compétition, il se peut que leur capacité à coloniser de nouvelles zones soit plus faible que celle des *Ceratitis* (taux d'accroissement naturel plus faible et temps de génération plus long chez les espèces de *Bactrocera* polyphages qui ont été étudiées). De ce fait la pression croissante en propagules est devenue suffisante pour leur permettre d'avoir une probabilité d'invasion équivalente à celles des *Ceratitis* spp. Le temps d'attente de l'invasion d'une espèce *K* serait donc, en moyenne, plus long que celui d'une espèce *r* car l'étape de colonisation serait plus souvent manquée (pour un même nombre d'essais elle fonderait moins souvent une population viable).

VIII.E Implications pratiques

Si ces conclusions sont confirmées par d'autres études, le trade-off r/K et la hiérarchie de compétition pourraient fournir un outil important lors des Analyses du Risque Phytosanitaire (ARP) pour la prédition d'envahisseurs potentiels en fonction des espèces de la communauté régionale résidente. Bien sûr ces prévisions doivent se faire en prenant en compte la comparaison entre les conditions environnementales de la région étudiée et la tolérance de l'espèce exotique à celles-ci. Concernant les risques d'établissement de nouvelles Tephritidae à La Réunion, il serait intéressant de comparer les traits d'histoire de vie et la capacité à la compétition entre des espèces connues pour leur aptitude à envahir de nouvelles zones (ex : *Bactrocera tryoni* et *B. dorsalis*) et les espèces présentes à La Réunion. De plus, les seuils minimums de température et les exigences en humidité des quatre espèces de Tephritidae polyphages de La Réunion peuvent être utilisés pour déterminer le risque d'exportation de ces espèces dans de nouvelles zones. Par exemple, les seuils minimums de développement thermique élevés de *B. zonata* et la sensibilité de *C. rosa* aux milieux secs devraient limiter le risque d'établissement de ces espèces en Europe.

La prédition de l'évolution de la distribution et des possibilités de coexistence entre les espèces de ravageurs est importante afin de raisonner la lutte. Dans les Hauts de l'île de La Réunion, où seule *C. rosa* se développe, les stratégies de lutte habituellement employées devraient rester utilisables (Quilici, 1993). Par contre, dans les endroits où plusieurs espèces sont maintenant présentes, il devient indispensable de raisonner la lutte de façon globale. Il est notamment nécessaire d'utiliser différents systèmes de piégeages pour surveiller les populations de plusieurs espèces de mouches réagissant à des attractifs différents. Les moyens de luttes spécifiques comme le piégeage de masse par attractifs sexuels, la lutte autocide (lâchers de mâles stériles), ou la lutte biologique devraient être utilisées avec précaution et en combinaison avec d'autres moyens de lutte en visant à la fois les espèces dominantes et dominées pour éviter de voir les populations de ces dernières augmenter. La lutte autocide est généralement mise en place en vue de l'éradication d'une seule espèce de Tephritidae. Dans une optique d'éradication, dans le cas où plusieurs espèces en compétition sont présentes, il serait plus efficace de commencer à lutter contre les espèces dominées qui se trouvent en populations moins importantes plutôt que de prendre le risque de voir augmenter ces populations en s'attaquant d'abord à l'espèce dominante.

L’immersion expérimentale des pupes de mouches des fruits a un effet très négatif sur leur survie. Au laboratoire suivant les espèces, il faut entre six heures et deux jours d’immersion pour aboutir à une mortalité complète. Il serait intéressant de mener des essais en vergers pour vérifier si une irrigation prolongée du sol pourrait avoir un effet marqué sur les populations de mouche des fruits. Si ce procédé était compatible avec la gestion des vergers, il pourrait être utilisé comme un nouvel élément des stratégies de lutte intégrée.

VIII.F Perspectives

Les expériences de laboratoire et l’étude bibliographique suggèrent fortement que la compétition interspécifique constitue le facteur limitant dans la série d’invasions des Tephritidae nuisibles aux cultures fruitières à La Réunion. L’importance de la compétition interspécifique dans la nature est pourtant rarement mesurée, notamment à cause de la difficulté intrinsèque de mener de telles expérimentations (Connell, 1983; Reitz & Trumble, 2002). La capture des adultes dans des pièges sur différents sites permet d’avoir une bonne représentation de l’évolution de l’abondance absolue des populations de mouches des fruits. La poursuite des piégeages, avec un protocole identique à celui utilisé en 1996-1997, permettrait de mesurer précisément l’impact (déplacement de niche et niveau de population) de *Bactrocera zonata* sur les populations des trois *Ceratitis* spp. De même, il serait intéressant de mettre en place des expériences de compétition sur le terrain, par exemple en plaçant dans différentes régions de l’île des fruits préalablement infestés au laboratoire par une espèce de mouche des fruits donnée au laboratoire et en mesurant ensuite l’impact des compétiteurs présents au champ sur paramètres biologiques de celle-ci.

Une validation des résultats obtenus devrait être recherchée sur d’autres complexes de Tephritidae. Ainsi l’invasion récente de *Bactrocera invadens* Drew *et al.* dans de nombreux pays d’Afrique (Drew *et al.*, 2005) où toute une gamme de *Ceratitis* spp. (*C. rosa*, *C. capitata*, *C. facsciventris* Bezzi, *C. anoneae* Graham, *C. cosyra* (Walker)) est présente, formerait la matière à une telle étude sur une série de complexes d’espèces différents.

Les conclusions sur la comparaison des traits d’histoire de vie entre les quatre espèces étudiées conduisent à formuler différentes hypothèses sur le cas particulier de l’espèce endémique *C. catoirii*. On peut penser que (i) *Ceratitis catoirii* possédait des adaptations particulières aux habitats de La Réunion avant que les humains n’arrivent ; (ii) ses

populations locales souffrent de consanguinité, du fait de l'histoire d'isolement de l'espèce sur l'île. Concernant la première hypothèse, il serait intéressant de rechercher spécifiquement les éventuels fruits hôtes endémiques des forêts primaires de La Réunion pouvant être attaqués par cette espèce. S'il est possible de trouver de tels fruits-hôtes, il conviendrait ensuite de comparer le développement de *C. catoirii* avec celui des autres espèces de Tephritidae dans ces hôtes. Afin de tester la deuxième hypothèse, il serait intéressant de comparer la diversité génétique des différentes espèces étudiées entre leur zone d'origine et La Réunion. Ceci permettrait d'appréhender en outre l'éventualité d'introductions multiples pouvant également être à l'origine du succès invasif chez certaines espèces (Facon *et al.*, 2003; Kolbe *et al.*, 2004).

D'une façon plus générale, il serait intéressant de comparer les différentes espèces entre leur zone d'origine et la (ou les) zone(s) envahie(s). Premièrement, la comparaison de données biologiques et génétiques permettrait de savoir si les traits des espèces envahissantes sont déjà présents dans la zone d'origine ou s'ils ont évolué dans la zone d'invasion. En effet, dans certains cas, les traits d'histoire de vie peuvent évoluer rapidement, passant par exemple d'une stratégie *r* au début de la phase d'invasion à une stratégie de plus en plus *K* en réponse à la l'augmentation de la densité (Bøhn *et al.*, 2004). Deuxièmement, une comparaison des communautés présentes dans la zone d'invasion et la zone d'origine permettrait de savoir si la présence ou l'absence de certaines espèces peuvent être associées au succès invasif. Une première description de ces communautés pourrait passer par un inventaire des ressources utilisées, des parasitoïdes, des prédateurs et des compétiteurs.

Bibliographie

- Agreste (2004) Mémento statistique agricole. La Réunion (résultats 2003). *Direction de l'Agriculture et de la Forêt.*
- Allwood, A., Yang, E., Quilici, S., & McInnis, D. (2002) Report of the Review of the Carambola Fruit Fly Program (Republic of Guyana, Suriname, French Guiana, and Brazil) (13 - 26 May 2002).
- Allwood, A.J. & Drew, R.A.I. (1997) Management of fruit flies in the Pacific. A regional symposium. Nadi, Fiji 28-31 October 1996. ACIAR Proceedings No 76. 267pp.
- Aluja, M. & Prokopy, R.J. (1993) Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Chemical Ecology*, 19, 2671-2696.
- Amarasekare, P. (2002) Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London-B*, 269, 2541-2550.
- Averill, A.L. & Prokopy, R.J. (1987) Intraspecific competition in the Tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. *Ecology*, 68, 878-886.
- Balasubramanian, S. (1990) Differential equation model for interspecific competition in phytophagous insects. *Environment and Ecology*, 8, 98-100.
- Baliraine, F.N., Bonizzoni, M., Guglielmino, C.R., Osir, E.O., Lux, S.A., Mulaa, F.J., Gomulski, L.M., Zheng, L., Quilici, S., Gasperi, G., & Malacrida, A.R. (2004) Population genetics of the potentially invasive African fruit fly species, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera: Tephritidae). *Molecular Ecology*, 13, 683-695.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (1996) Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Blanckenhorn, W.U. (1999) Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*, 13, 395-409.
- Bøhn, T., Sandlund, O.T., Amundsen, P.A., & Primicerio, R. (2004) Rapidly changing life history during invasion. *Oikos*, 106, 138-150.
- Boller, E.F. & Remund, U. (1989) Qualitative and quantitative life-table studies in *Rhagoletis cerasi* in Northwest Switzerland. In *Fruit Flies of Economic Importance* (ed R. Cavalloro), pp. 25-34. Balkema, Rotterdam.

- Bonizzoni, M., Malacrida, A.R., Guglielmino, C.R., Gomulski, L.M., Gasperi, G., & Zheng, L. (2000) Microsatellite polymorphism in the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Insect Molecular Biology*, 9, 251-261.
- Brévault, T. (1999) Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens*, PhD. Thesis. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier, France.
- Brévault, T. & Quilici, S. (1999) Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology*, 24, 333-338.
- Brévault, T. & Quilici, S. (2000) Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94, 25-30.
- Bunge-Vivier, V. (1993) Impact économique des mouches des fruits à La Réunion et perspectives de la lutte raisonnée, Mémoire de DAA. "Protection des cultures", ENSA/CNEARC, Montpellier, France.
- Byers, J.E. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology*, 81, 1225-1239.
- Byers, J.E. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97, 449-458.
- Byers, J.E. & Goldwasser, L. (2001) Exposing the mechanism and timing of impact of nonindigenous species on native species. *Ecology*, 82, 1330-1343.
- Carey, J.R. (1982) Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling*, 16, 125-150.
- Carey, J.R. (1984) Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Ecological Entomology*, 9, 261-270.
- Carey, J.R. (2001) Insect biodemography. *Annual Review of Entomology*, 46, 79-110.
- Carey, J.R., Yang, P., & Foote, D. (1988) Demographic analysis of insect reproductive levels, patterns and heterogeneity : case study of laboratory strains of three Hawaiian tephritids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 46, 85-91.
- Case, T.J., Bolger, D.T., & Petren, K. (1994) Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical Pacific. *Ecology*, 75, 464-477.
- Case, T.J. & Gilpin, M.E. (1974) Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 71, 3073-3077.

- Caswell, H. (2001) Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation. 2nd edn., Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Clarke, A.R., Armstrong, K.F., Carmichael, A.E., Milne, J.R., Raghu, S., Roderick, G.K., & Yeates, D.K. (2005) Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 50, 293-319.
- Connell, J.H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131-138.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122, 661-696.
- Crawley, M.J. (1986) The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-B*, 711-731.
- Crovetti, T., Conti, B., & Delrio, G. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) - II. Pupal development under constant temperatures. In Fruit Flies of Economic Importance (ed R. Cavalloro), pp. 141-147. Balkema, Rotterdam.
- Dajoz, R. (1976) Précis d'écologie. Dunod, Paris, France.
- Davies, K.E., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B.D., Melbourne, B.A., & Rice, K.J. (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, 86, 1602-1610.
- De Meyer, M. (2000a). Phylogeny of the Genus *Ceratitis* (Dacinae: Ceratitidini). In Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior (eds M. Aluja & A.L. Norrbom), pp. 409-428. CRC Press.
- De Meyer, M. (2000b) Systematic revision of the subgenus *Ceratitis* MacLeay s.s. (Diptera, Tephritidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 439-467.
- De Meyer, M. (2001) On the identity of the Natal fruit fly *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera: Tephritidae). *Entomologie*, 71.
- De Meyer, M., Copeland, R.S., Wharton, R.A., & McPheron, B.A. (2004) On the geographic origin of the Medfly *Ceratitis capitata* (Widemann) (Diptera: Tephritidae). In Proceedings of the 6th International Fruit Fly Symposium, pp. 45-53, Stellenbosch, South Africa.
- De Robillard, V. (1873) Observation sur divers insectes s'attaquant aux arbres fruitiers de l'île Maurice. Séance du mercredi 22 janvier 1873. *Trans. R. Soc. Arts. Sci. Maurit.*, 7, 85-88.
- Debach, P. (1966) Competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology*, 11, 183-212.

- Delrio, G., Conti, B., & Crovetti, A. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) - I. Egg development under constant temperatures. In *Fruit Flies of Economic Importance* (ed R. Cavalloro), pp. 133-139. Balkema, Rotterdam.
- Denno, R.F., McClure, M.S., & Ott, J.R. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects - competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40, 297-331.
- Drew, R.A.I., Tsuruta, K., & White, I.M. (2005) A new species of pest fruit fly (Diptera : Tephritidae : Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology*, 13, 149-154.
- Dukas, R., Prokopy, R.J., & Duan, J.J. (2001) Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecological Entomology*, 26, 587-593.
- Dukes, J.S. & Mooney, H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 135-139.
- Ebert, T. (1999) Plant and animal populations - methods in demography. Harcourt Brace & Company, San Diego.
- Elton, C.S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- Eskafi, F.M. & Fernandez, A. (1990) Larval-pupal mortality of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) from interaction of soil, moisture, and temperature. *Environmental Entomology*, 19, 1666-1670.
- Etienne, J. (1972) Les principales Trypétides nuisibles de l'île de La Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France*, 8, 485-491.
- Etienne, J. (1982) Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. PhD Thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, France.
- Facon, B. (2003) Histoire et dynamique d'expansion d'un groupe d'escargots envahisseurs des eaux douces tropicales. Le cas des Thiaridés. PhD Thesis. Université de Montpellier II, France.
- Facon, B., Pointier, J.P., Glaubrecht, M., Poux, C., Jarne, P., & David, P. (2003) A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology*, 12, 3027-3039.
- Feder, J.L., Reynolds, K., Go, W., & Wang, E.C. (1995) Intra- and interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, 101, 416-425.

- Fernandes da Silva, P.G. & Zucoloto, F.S. (1997) Effect of host nutritive value on egg production by *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 43, 939-943.
- Fernandes-Da-Silva, P.G. & Zucoloto, F.S. (1993) The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 39, 883-887.
- Féron, M. (1962) L'instinct de reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits (*Ceratitis capitata* Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Comportement sexuel. Comportement de ponte. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France*, 41, 1-129.
- Fitt, G.P. (1986) The roles of adult and larval specializations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia*, 69, 101-109.
- Fitt, G.P. (1989). The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 281-300. Elsevier, Amsterdam.
- Fletcher, B.S. (1986). Some issues in fruit fly ecology. In *Pest control : operations and systems analysis in fruit fly management* (eds M. Mangel, J.R. Carey & R. Plant), pp. 117-133. Springer-Verlag, Berlin.
- Fletcher, B.S. (1987) The biology of Dacine fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 32, 115-144.
- Fletcher, B.S. (1989). Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of Tephritid fruit flies. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 273-289. Elsevier, Amsterdam.
- Fritts, T.H. & Rodda, G.H. (1998) The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 113-140.
- Goldberg, D.E. & Barton, A.M. (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist*, 139, 771-801.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194.

- Hendrichs, J., Robinson, A.S., Cayol, J.P., & Enkerlin, W. (2002) Medfly areawide sterile insect techniques programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. *Florida Entomologist*, 85, 1-13.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992) Disturbance, diversity, and invasion - Implications for conservations. *Conservation Biology*, 6, 324-337.
- Holway, D.A. (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, 80, 238-251.
- Holway, D.A. & Suarez, A.V. (1999) Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 328-330.
- Holway, D.A., Suarez, A.V., & Case, T.J. (2002) Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: A test with argentine ants. *Ecology*, 83, 1610-1619.
- Hooper, G.H.S. & Drew, R.A.I. (1989). Australian and south pacific islands. In Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 67-72. Elsevier, Amsterdam.
- Huffaker, C.B. & Gutierrez, A.P. (1999) Ecological Entomology. 2nd edn., John Wiley and Sons, New York.
- Hurtrel, B., Quilici, S., Jeuffrault, E., Manikom, R., Georger, S., & Gourdon, F. (2000) Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata* : Bilan des opérations de deux années de lutte menées à La Réunion. *Phytoma*, 551, 18-21.
- Juliano, S.A. (1998) Species introduction and replacement among mosquitoes: Interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology*, 79, 255-268.
- Juliano, S.A. & Lounibos, L.P. (2005) Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecology Letters*, 8, 558-574.
- Juliano, S.A., O'Meara, G.F., Morrill, J.R., & Cutwa, M.M. (2002) Desiccation and thermal tolerance of eggs and the coexistence of competing mosquitoes. *Oecologia*, 130, 458-469.
- Kapoor, V.C. (1993) Indian fruit flies (Insecta: Diptera: Tephritidae). Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India.
- Kasana, A. & Aliniazee, M.T. (1994) Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73, 247-254.
- Keddy, P.A. (2001) Competition (2nd edition). Population and community biology series. Kluwer Academic, Dordrecht, The Nederlands.

- Keiser, I. (1989). Insecticide resistance status. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 337-344. Elsevier, Amsterdam.
- Keiser, I., Kobayashi, R.M., Miyashita, D.H., Harris, E.J., Schneider, E.J., & Chambers, D.L. (1974) Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. *Journal of Economic Entomology*, 67, 355-360.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7, 69-80.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 199-204.
- Kolbe, J.J., Glor, R.E., Schettino, L.R.G., Lara, A.C., Larson, A., & Losos, J.B. (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 431, 177-181.
- Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1987) Effect of larval host on life-history traits of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia*, 73, 583-590.
- Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1989) Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two tephritid (Diptera: Tephritidae) species: implications for mass rearing. *Journal of Economic Entomology*, 82, 104-108.
- Krijger, C.L., Peters, Y.C., & Sevenster, J.G. (2001) Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *Oikos*, 92, 325-332.
- Lawton, J.H. & Hassell, M.P. (1981) Asymmetrical competition in insects. *Nature*, 289, 793-795.
- Leblanc, L. & Putoa, R. (2000) Les mouches des fruits de Polynésie Française et des îles Pitcairn. *Fiche technique no. 29 du Service de la Protection des Végétaux, Secrétariat Général de la communauté du Pacifique*. Nouméa, Nouvelle-Calédonie.
- Liquid, N.J., Shinoda, L.A., & Cunningham, R.T. (1991) Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 77, 1-52.
- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions - Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 133-137.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.

- Lux, S.A., Copeland, R.S., White, I.M., Manrakhan, A., & Billah, M.K. (2003) A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application*, 23, 355-361.
- Mac Arthur, R.H. (1962) Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 48, 1893-1897.
- Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Meats, A. (1989). Water relations of Tephritidae. In Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 241-247. Elsevier, Amsterdam.
- Messenger, P.S. & Flitters, N.E. (1958) Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 51, 109-119.
- Munro, H. (1925) Biological notes on South African Trypaneidae (fruit - flies) I. *Entomology Memoirs, Department of Agriculture, Union of South Africa*, 3, 39-67.
- Myburgh, A.C. (1962) Mating habits of the fruit flies *Ceratitis capitata* (Wied.) and *Pterandrus rosa* (Ksh.). *South African Journal of Agricultural Sciences*, 5, 457-464.
- Neilson, W.T.A. (1964) Somme effects of relative humidity on development of pupae of the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *The Canadian Entomologist*, 96, 810-811.
- Nufio, C.R. & Papaj, D.R. (2001) Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99, 273-293.
- Orian, A.J.E. & Moutia, L.A. (1960) Fruit flies (Tryptidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'Ile Maurice*, 39, 142-150.
- Orians, G.H. (1986) Site characteristics favoring invasions. In Ecology of biological invasions of North America and Hawaii (eds H.A. Mooney & A. Drake), pp. 133-148. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Petren, K. & Case, T.J. (1996) An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, 77, 118-132.
- Pianka, E.R. (1970) On r- and k-selection. *American Naturalist*, 104, 592-597.
- Pianka, E.R. (1976). Competition and niche theory. In Theoretical Ecology: Principles and Applications (ed R.M. May), pp. 114-141.
- Pimm, S.L. (1987) Determining the effects of introduced species. *Trends in Ecology & Evolution*, 2, 106-108.

- Prokopy, R., Reissig, W., & Moericke, V. (1976) Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 20, 170-178.
- Prokopy, R.J. & Roitberg, B.D. (1984) Foraging behavior of true fruit flies [Tephritidae]. *American Scientist*, 72, 41-49.
- Prokopy, R.J. & Roitberg, B.D. (1989). Fruit fly foraging behavior. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A. Elsevier, Amsterdam.
- Quilici, S. (1989). Aménagement de la lutte chimique contre les mouches des fruits à La Réunion. In *Fruit flies of economic importance* (ed R. Cavalloro), pp. 515-524. Balkema, Rotterdam.
- Quilici, S. (1993). Protection phytosanitaire des agrumes: les ravageurs. In *La culture des agrumes à La Réunion* (ed M. Grisoni), pp. 55-89. Ouvrage collectif CIRAD-FLHOR-Réunion.
- Quilici, S., Duyck, P.F., Rousse, P., Gourdon, F., Simiand, C., & Franck, A. (2005) La mouche de la pêche sur mangue, goyave, etc. A La Réunion, évolution des recherches et des méthodes de lutte. *Phytoma*, 584, 44-47.
- Quilici, S., Franck, A., Peppuy, A., Dos Reis Correia, E., Mouniama, C., & Blard, F. (2002) Comparative studies of courtship behavior of *Ceratitis* spp. (Diptera : Tephritidae) in Reunion island. *Florida Entomologist*, 85, 138-142.
- Quilici, S. & Jeuffrault, E. (2001) Plantes-hôtes des mouches des fruits : Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. Graphica, St André.
- Quilici, S., Rivry, L., & Rossolin, G. (1994). Visual stimuli influencing the choice of oviposition site in *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera: Tephritidae). In *Current research on tropical fruit flies and their management* (eds H.S. Yong & S.G. Khoo), pp. 9-21. University of Malaya, Kuala Lumpur, Malaysia.
- Qureshi, Z.A., Hussain, T., & Siddiqui, Q.H. (1987) Interspecific competition of *Dacus cucurbitae* Coq. and *Dacus ciliatus* Loew in mixed infestation of cucurbits. *Journal of Applied Entomology*, 104, 429-432.
- Reitz, S.R. & Trumble, J.T. (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*, 47, 435-465.
- Rejmanek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655-1661.

- Reznick, D., Bryant, M.J., & Bashey, F. (2002) *r*- and *K*-selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83, 1509-1520.
- Richardson, D.M. & Rejmanek, M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10, 321-331.
- Rivals, P. (1951) Notes sur les diverses espèces à fruit comestibles existant à l'île de La Réunion. *Revue agricole de La Réunion*, 51, 261-266.
- Roitberg, B.D. & Prokopy, R.J. (1987) Insects that mark host plants. *BioScience*, 37, 400-406.
- Rousse, P., Harris, E.J., & Quilici, S. (2005) *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, 26, 59N-69N.
- 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, Evolution and Systematics*, 32, 305-332.
- Sax, D.F., Gaines, S.D., & Brown, J.H. (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: A comparative study of plants and birds. *American Naturalist*, 160, 766-783.
- Schoener, T.W. (1974) Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology*, 6, 265-307.
- Schoener, T.W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70, 586-595.
- Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122, 240-285.
- Schoener, T.W. (1985) On the degree of consistency expected when different methods are used to estimate competition coefficients from census-data. *Oecologia*, 67, 591-592.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170-176.
- Shelly, T.E. (1999) Defense of oviposition sites by female oriental fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Florida Entomologist*, 82, 339-346.
- Shoukry, A. & Hafez, M. (1979) Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Entomologia Experimentalis et applicata*, 26, 33-39.
- Simberloff, D.S. & Wilson, E.O. (1970) Experimental zoogeography of islands - a two year record of colonization. *Ecology*, 51, 934-937.

- Solomon, M.E. (1951) Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid, or other solutions. *Bulletin of Entomological Research*, 42, 543-554.
- Stewart, A.J.A. (1996) Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 233-234.
- Taher, M. (1998). *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. Disease and pest outbreaks. Arab and Near East Plant Protection Newsletter, FAO, no. 27.
- Teruya, T. (1990) Effect of relative humidity during pupal maturation on subsequent adult eclosion and flight capability of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera, Tephritidae). *Applied Entomology and Zoology*, 25, 521-523.
- Thébaud, C., Finzi, A.C., Affre, L., Debussche, M., & Escarre, J. (1996) Assessing why two introduced Conyza differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology*, 77, 791-804.
- Thomson, D. (2004) Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85, 458-470.
- Tilman, D. (1987) The importance of the mechanisms of interspecific competition. *American Naturalist*, 129, 769-774.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2-16.
- Tsitsipis, J.A. & Abatzis, C. (1980) Relative-humidity effects, at 20-degrees, on eggs of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae), reared on artificial diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28, 92-99.
- Tzanakakis, M.E. & Koveos, D.S. (1986) Inhibition of ovarian maturation in the olive fruit fly under long photophase and an increase of temperature. *Annals of the Entomological Society of America*, 79, 15-18.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1989) Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82, 55-59.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1990) Comparative survival and demographic-statistics for wild Oriental fruit fly, Mediterranean fruit fly, and Melon fly (Diptera, Tephritidae) on Papaya. *Journal of Economic Entomology*, 83, 1344-1349.
- Vargas, R.I., Miyashita, D., & Nishida, T. (1984) Life-history and demographic parameters of three laboratory-reared Tephritis (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 77, 651-656.

- Vargas, R.I., Stark, J.D., Uchida, G.K., & Purcell, M. (1993) Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai island, Hawaii - Islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology*, 22, 246-253.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Jang, E.B., Armstrong, J.W., & Kanehisa, D.T. (1996) Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 89 (1), 64-69.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Jang, E.B., & Armstrong, J.W. (1997) Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 162-168.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D., & Nishida, T. (2000) Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera : Tephritidae) at alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 75-81.
- Vera, M.T., Rodriguez, R., Segura, D.F., Cladera, J.L., & Sutherst, R.W. (2002) Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental Entomology*, 31, 1009-1022.
- Vila, M. & Weiner, J. (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 105, 229-238.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.
- White, I.M., De Meyer, M., & Stonehouse, J.M. (2000). A Review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion and Seychelles. In Proceedings of the Indian Ocean Commission regional fruit fly symposium (eds N.S. Price & S.I. Seewooruthun), pp. 15-21. Indian Ocean Commission / European Union, Flic en Flac, Mauritius.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. C.A.B. International, Wallingford, UK.
- Wiens, J.A. (1977) Competition and variable environments. *American Scientist*, 65, 590-597.
- Williamson, D.L. (1989). Oogenesis and spermatogenesis. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 141-151. Elsevier, Amsterdam.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.

- Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.
- Wilson, S.D. & Keddy, P.A. (1986) Species competitive ability and position along a natural stress disturbance gradient. *Ecology*, 67, 1236-1242.
- Winston, P.W. & Bates, D.H. (1960) Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology*, 41, 232-237.
- Yang, P., Carey, J.R., & Dowell, R.V. (1994a) Comparative demography of two cucurbit-attacking fruit-flies, *Bactrocera tau* and *B. cucurbitae* (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 538-545.
- Yang, P., Carey, J.R., & Dowell, R.V. (1994b) Temperature influences on the development and demography of *Bactrocera dorsalis* (Diptera, Tephritidae) in China. *Environmental Entomology*, 23, 971-974.
- Yasuda, H., Evans, E.W., Kajita, Y., Urakawa, K., & Takizawa, T. (2004) Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia*, 141, 722-731.
- Zucoloto, F.S. (1991) Effect of flavour and nutritional value on diet selection by *Ceratitis capitata* larvae (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 37, 21-25.