

UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

**MÉMOIRE POUR LE DIPLÔME
D'HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES**

**Des traits de vie des bioagresseurs à leurs
interactions avec l'agroécosystème**

- TOME 1 -

- Document de synthèse -

Pierre-François DUYCK

2010

UPR Systèmes bananes et ananas
Département Persyst
CIRAD - PRAM
Quartier Petit-Morne - BP 214
97285 Le Lamentin Cedex 2 – Martinique



RESUME

Au cours de mon expérience, je me suis intéressé à différents aspects de l'écologie des bioagresseurs allant de l'étude de leurs traits de vie jusqu'à leurs interactions avec l'agroécosystème. Les organismes que j'ai étudiés sont variés : depuis différentes espèces de mouches des fruits, d'aleurodes, de nématodes phytophages jusqu'au charançon du bananier. Deux axes principaux ont structuré mes recherches : un premier concernant la biodémographie et le comportement des bioagresseurs, et un second sur les interactions entre espèces en étudiant en particulier plusieurs espèces envahissantes.

Dans le premier axe, j'ai conduit une série de travaux dans lesquels j'ai étudié les traits de vie de différentes espèces au laboratoire et mis en évidence sur le terrain leurs relations avec certains facteurs environnementaux (température, pluviosité, gamme et type de plantes hôtes, type de sol...). Une partie des travaux de ce premier axe a également porté sur la mise au point de systèmes de piégeage contre certains de ces bioagresseurs, et l'étude des biais en termes de structure en âge des populations capturées par ces systèmes. Enfin, des études sur les comportements liés à dispersion du charançon du bananier ont été menées.

Dans le second axe, j'ai étudié le lien entre les traits de vie de ravageurs envahissants (mouches des fruits et biotypes d'aleurode) et leur aptitude à l'invasion dans une communauté résidente. Certains traits de vie comme une durée de vie plus longue, une plus grande taille des adultes et des œufs, permettent une meilleure aptitude à la compétition interspécifique (par exploitation et interférence). L'étude de la distribution géographique de différentes espèces en compétition (mouches des fruits, aleurodes et nématodes phytophages) en fonction des différents facteurs environnementaux a permis de caractériser leurs niches écologiques. Celles-ci conditionnent les possibilités de coexistence des espèces, notamment pour les espèces de bioagresseurs envahissants introduits dans une communauté d'espèces déjà établies dans un environnement hétérogène.

Deux nouveaux projets de recherche sont proposés dans la continuité de cette synthèse. Le premier projet porte sur la caractérisation de l'habitat, la dynamique et la dispersion des populations des bioagresseurs en milieux hétérogènes. Le deuxième projet s'intéresse à la caractérisation du réseau trophique du charançon du bananier, et à sa modification par les pratiques culturales. Il s'agit notamment d'identifier les liens trophiques entre espèces et la façon dont ils peuvent être modifiés en vue d'augmenter la régulation du bioagresseur.

ABSTRACT

From life-history traits of crop pests to their interactions with the agroecosystem.

During my experience, I have worked on diverse aspects of the ecology of crop pests from the study of their life-history traits to their interactions with the agroecosystem. I studied various organisms: different species of fruit flies, whiteflies, phytophagous nematodes of banana crops, and the banana black weevil. Two main themes have structured my researches: a first one regarding biodemography and behaviour of crop pests, a second one on interactions among species with a focus on several invasive species.

In the first theme, I have conducted a series of work for which I studied life-history traits of different species in the laboratory and highlighted their interactions with some environmental factors (temperature, rainfall, host-plants range and type, soil type...) in the field. A part of my work on this first theme applied to the adjustment of trapping systems against some crop pests, and the study of age structure bias of populations trapped by these systems. Finally, studies have been conducted on the behaviours linked to the dispersion of the banana black weevil.

In the second theme, I studied the relationship between life-history traits of invasive crop pests (fruit flies and whiteflies biotypes) and their ability to invade a resident community. Some life-history traits such as a longer lifespan, or a bigger size of adults and eggs, allow a better ability to interspecific competition (by exploitation and interference). The study of the distribution of different species in competition (fruit flies, whiteflies, phytophagous nematodes) according to the different environmental factors has allowed characterising their ecological niches. These niches determine the coexistence possibilities among species, particularly in the case of crop pests introduced in a community of species that were already established in a heterogeneous environment.

Two new research projects are proposed in the continuation of this synthesis. The first project applies to the characterisation of crop pests' habitat and to the dispersal dynamics in heterogeneous environments. The second project concerns the description of the banana black weevil food web and its modification by agricultural practices. In particular the aim is to identify trophic links among species and to study how they can be modified in order to increase pest control.

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier les personnes qui m'ont formé et donné goût au travail de chercheur : Serge Quilici qui m'a encadré dès mon stage de fin d'étude puis durant les sept années qui ont suivi au CIRAD à La Réunion. Il m'a transmis sa passion de l'étude de l'écologie des insectes. Merci à Philippe Tixier, à enthousiasme contagieux, voisin de bureau et ami, qui m'a accueilli et guidé dans mon nouveau poste dès mon arrivée au CIRAD en Martinique. Nos échanges permanents ont largement contribué à l'établissement de mon projet de recherche actuel. Merci à Patrice David pour m'avoir donné l'envie d'étudier ces ravageurs, non seulement pour remédier aux dégâts qu'ils causent mais aussi pour répondre à des questions plus générales en écologie.

Merci à Fabrice Vinatier et Grégory Mollot, étudiants en thèse, pour leur sympathie au quotidien et pour me faire partager leurs travaux et réflexions, ainsi qu'aux différents stagiaires, VCATs et techniciens qui ont contribué à mes recherches. Merci à Françoise Lescourret pour avoir accepté la direction de ces thèses et pour son implication dans leur bon déroulement.

Je souhaite remercier Bernard Reynaud et François Côte, pour la confiance qu'ils m'ont accordée, et pour m'avoir donné les moyens de travailler dans leur unité respective : UMR PVBMT et UR26. Merci également à la direction de Persyst et à la direction scientifique du CIRAD pour leurs encouragements et leur soutien à mes recherches dès mon recrutement.

Merci à Claude Bouchon d'avoir accepté de parrainer ce travail d'HDR, merci aux rapporteurs et membres du jury pour avoir accepté de relire et juger ce travail.

Merci à toutes les personnes qui ont collaboré à mes travaux présentés dans ce document ; leurs compétences dans des disciplines souvent complémentaires m'ont permis d'élargir progressivement mes sujets de recherche et de continuer à me former à ces disciplines par la même occasion. Je tiens à remercier tout particulièrement Patrick Quénéhervé pour m'avoir fait partager ses problématiques de recherche dès mon arrivée en Martinique. Merci également à Raphaël Achard pour les dispositifs expérimentaux mis en place, les discussions, et les footings après le boulot !

SOMMAIRE

Résumé	3
Abstract	5
Remerciements	7
Curriculum vitae	11
<hr/>	
Parcours scientifique.....	11
Liste des publications.....	13
Activités d'encadrement.....	21
Animation scientifique.....	23
Des traits de vie des bioagresseurs à leurs interactions avec l'agroécosystème	25
<hr/>	
Introduction.....	25
<i>I. Document de synthèse de l'activité scientifique</i>	27
I.A. Biodémographie et comportement des bioagresseurs.....	27
I.B. Interactions entre espèces, cas particulier des espèces envahissantes.....	32
<i>II. Perspectives</i>	41
II.A. Caractérisation de l'habitat des bioagresseurs, dynamique et dispersion des populations en milieux hétérogènes.....	43
II.B. Comment les réseaux trophiques des bioagresseurs sont-ils modifiés par les pratiques culturales ?.....	45
<i>III. Références citées</i>	53

CURRICULUM VITAE

Nationalité :	Française
Date de naissance :	Né le 28 Novembre 1977 à Grande-Synthe (59)
Adresse professionnelle :	CIRAD-PRAM BP 214 – 97285 Le Lamentin Cedex 2 Téléphone : 05 96 42 30 47 Fax : 05 96 42 30 01 Adresse électronique : duyck@cirad.fr
Profession :	Chercheur, Docteur en biologie animale
Fonction actuelle :	Chercheur en écologie dans l'Unité Propre de Recherche 26 – Systèmes de culture bananier, plantain et ananas, affecté au Pôle de Recherche Agro-environnementale de Martinique (PRAM)
Organisme :	Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) Département PERSYST
Diplômes, titres universitaires :	- Thèse de Doctorat en Biologie Animale (UMR PVBMT - Université de La Réunion) - Mention très honorable avec félicitations du jury – soutenue le 9 décembre 2005, Directeur : Serge QUILICI <u>Jury</u> : Christophe THEBAUD, Patrice DAVID, Jean-Paul MONGE, Serge QUILICI, Bernard REYNAUD - DESS « Technologie du végétal » - (Faculté des Sciences d'Angers / I.N.H.), Mention Bien (2000) 1995 - 1999 : Faculté Libre des Sciences (Lille) : - Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Mention Assez-Bien - Licence de Biologie des Organismes, Mention Assez-Bien - DEUG Science de la Vie, Mention Assez-Bien
Langues	Langue maternelle : Français Langue de travail : Anglais

<p>Expérience professionnelle :</p>	<p>2008 – ... : Chercheur au CIRAD sur l'étude de l'écologie des ravageurs du bananier (charançons et nématodes) au PRAM, Martinique (UPR 26)</p> <p>2007 : Contrat postdoctoral « Déterminants biodémographiques de la durée de vie chez les insectes ». Financement postdoctoral à l'université de Californie (Davis) avec James R. CAREY / Accueil à l'UMR PVBMT, CIRAD Réunion</p> <p>2006 : Chercheur associé à l'UMR PVBMT (Pôle de Protection des Plantes (3P), Université de La Réunion)</p> <ul style="list-style-type: none"> - démographie comparée et coexistence entre un biotype invasif et un biotype indigène chez <i>Bemisia tabaci</i> (en collaboration avec H. DELATTE et B. REYNAUD, CIRAD Réunion). - analyses des traits de vie chez différentes espèces de Tephritidae (en collaboration avec T. BREVAULT, CIRAD Cameroun ; J.F. VAYSSIERES, CIRAD Bénin). <p>2003 – 2005 : Thèse de Doctorat (Mention très honorable avec félicitations du jury) à l'UMR PVBMT, 3P, CIRAD Réunion avec plusieurs séjours de plusieurs mois au CEFÉ/CNRS, «Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion»</p> <p>2002 : CDD Cadre CIRAD (3P, CIRAD Réunion) - Surveillance et étude de la biologie et du comportement de la mouche de la pêche.</p> <p>2001 - 2002 : Volontaire à l'aide technique au CIRAD Réunion: - Optimisation d'attractifs alimentaires pour la mouche du melon - Suivi de la dynamique des populations de la teigne du chou et d'aleurodes et de leurs parasitoïdes respectifs.</p> <p>2000 – Stage de DESS au laboratoire d'entomologie du CIRAD-FLHOR, La Réunion.</p>
<p>Distinctions scientifiques et honorifiques</p>	<p>Nominé lors du concours « Jeunes Chercheurs 2004» de l'Institut Français de la Biodiversité (IFB).</p>

LISTE DES PUBLICATIONS

Tableau récapitulatif des publications par année et par revue, classées par ordre d'Impact Factor 2008 (Articles acceptés au 2 juin 2010)

Revue	IF 2008	Année									Total
		2002	-03	-04	-05	-06	-07	-08	-09	-10	
<i>Ecology</i>	4.9					1					1
<i>Journal of Animal Ecology</i>	4.2					1					1
<i>Diversity and Distributions</i>	3.4						1				1
<i>Soil Biology and Biochemistry</i>	2.9							1			1
<i>Animal Behaviour</i>	2.8								1		1
<i>Biological Invasions</i>	2.8							1			1
<i>Ecological Modelling</i>	2.2							1			1
<i>Applied Soil Ecology</i>	2.2									2	2
<i>Biological Journal of the Linnean Society</i>	2.0									1	1
<i>Ecological Entomology</i>	1.9			1				2			3
<i>Bulletin of Entomological Research</i>	1.4	1		1							2
<i>Entomologia Experimentalis et Applicata</i>	1.3								1		1
<i>Journal of Economic Entomology</i>	1.3		1	1							2
<i>Environmental Entomology</i>	1.2							1			1
<i>Annals of the Entomological Society of America</i>	1.2				1						1
<i>Methods in Ecology and Evolution</i>	-*									1	1
Total		1	1	3	1	2	1	3	4	5	21

* nouvelle revue de la *British Ecological Society*, impact facteur prévu pour 2012

Articles publiés dans revue à comité de lecture à facteur d'impact:

[P21] Vinatier, F., Tixier, P., Duyck, P.F., & Lescourret, F. (2010) Factors and mechanisms explaining spatial heterogeneity. A review of methods for insect populations. *Methods in Ecology and Evolution*, doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00059.x

[P20] Duyck, P.F., Kouloussis, N.A., Papadopoulos, N.T., Quilici, S., Wang, J-L., Jiang, C-R., Müller H-G, & Carey J.R. (2010) Lifespan of a *Ceratitis* fruit fly increases with higher altitude. *Biological Journal of the Linnean Society*, in press

[P19] Vinatier, F., Chailleux, A., Duyck, P.F., Salmon, F. Lescourret, F. & Tixier, P. (2010) Radiotelemetry unravels movements of a walking insect species in heterogeneous environments. *Animal Behaviour*, 80, 221-229.

- [P18] Chabrier C., Tixier P., Duyck P.F., Cabidoche Y.M., & Quénéhervé P. (2010) Survival of the burrowing nematode *Radopholus similis* (Cobb) Thorne without food: Why do males survive so long? *Applied Soil Ecology*, 45, 85-91.
- [P17] Chabrier C., Tixier P., Duyck P.F., Carles C, & Quénéhervé P. (2010) Factors influencing the survivorship of the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb.) Thorne in two types of soil from banana plantations in Martinique. *Applied Soil Ecology*, 44, 116-123.
- [P16] Duyck, P.F., Pavoine, S., Tixier, P., Chabrier, C. & Quénéhervé, P. (2009) Host range as an axis of niche partitioning in the plant-feeding nematode community of banana agroecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1139-1145.
- [P15] Vinatier, F., Tixier, P., Le Page, C., Duyck, P.F., & Lescourret, F. (2009) COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields. *Ecological Modelling*, 220, 2244-2254.
- [P14] Delatte, H., Duyck, P.F., Triboire, A., David, P., Becker, N., Bonato, O. & Reynaud, B. (2009) Differential invasion success among biotypes. Case of *Bemisia tabaci*. *Biological Invasions*, 11, 1059-1070.
- [P13] Kouloussis, N.A., Papadopoulos, N.T., Müller, H-G., Wang, J-L., Mao, M., Katsoyannos, B.I., Duyck, P.F., & Carey, J.R. (2009) Life table assay of field-caught Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata*, (Diptera: Tephritidae) reveals age bias. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 132, 172-181.
- [P12] Duyck, P.F., David, P., Pavoine, S. & Quilici, S. (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, 33, 439-452.
- [P11] Brévault, T., Duyck, P.F., & Quilici, S. (2008) Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology*, 33, 529-536.
- [P10] Vayssières, J.F., Carel, Y., Coubes, M. & Duyck, P.F. (2008) Development of immature stages and comparative demography of two cucurbit-attacking fruit flies in Reunion island: *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* (Diptera Tephritidae). *Environmental Entomology*, 37, 307-314.

- [P9] Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2007) Can more *K*-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 13, 535-543.
- [P8] 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, 1170-1780.
- [P7] 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.
- [P6] Rouse, P., Duyck, P.F., Quilici, S., & Ryckewaert, P. (2005) Adjustment of field cage methodology for testing food attractants for fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98, 402-408.
- [P5] 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.
- [P4] Duyck, P.F., Rouse, P., Ryckewaert, P., Fabre, F., & Quilici, S. (2004) Influence of adding borax and modifying pH on effectiveness of food attractants for melon fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 97, 1137-1141.
- [P3] 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.
- [P2] Fabre, F., Ryckewaert, P., Duyck, P.F., Chiroleu, F., & Quilici, S. (2003) Comparison of the efficacy of different food attractants and their concentration for melon fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 96, 231-238.
- [P1] Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitidis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92, 461-469.

Articles soumis dans revue à comité de lecture à facteur d'impact:

[S1] Duyck, P.F., Lavigne, A., Vinatier, F., Achard, R., Okolle, J.N., & Tixier, P. Addition of a new resource in agroecosystems: do cover crops alter the trophic positions of generalist predators?

[S2] Tixier, P., Côte, F.X., Duyck, P.F., Caron-Lormier, G. & Malézieux, E. Computational agro-ecology: toward food web-based simulation.

[S3] Duyck, P.F., Kouloussis, N., Papadopoulos, N.T., Quilici, S., & Carey J.R. Exceptional longevity in the tephritid, *Ceratitis rosa*, a close relative of the Mediterranean fruit fly.

Chapitre d'ouvrage:

Quilici S. & Duyck P.F. (2010) Mouches des fruits invasives : L'exemple du genre *Bactrocera*. Maladies émergentes chez les plantes, les animaux et l'homme : Stratégies et méthodes d'analyse épidémiologique (ed. by I. Sache and J. Barnouin). Editions QUAE, à paraître.

Autres articles publiés:

Duyck, P.F., & Quilici, S. (2007) Interspecific competition and invasion ability in Tephritidae: A case study in Reunion island. *TEAM Newsletter*, No 5 - December 2007, 2-5.

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 – La Défense des Végétaux*, 584, 44-47.

Communications lors de congrès (communications orales, communications invitées et proceedings):

2009 Conference ISEM. Ecological modelling for enhanced sustainability in management, October 6-9, 2009, Québec, Canada

- Linking cropping system and food web models to assess agroecosystem community stability: Example of litter macrofauna in banana systems. Tixier, P & Duyck, P.F. (communication orale)

Farming Systems Design, International symposium on Methodologies for Integrated Analysis of Farm Production Systems, , August 23-26 2009, Monterey, USA

- COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields. Vinatier, F., Tixier, P., Le Page, C., Duyck, P.F., & Lescourret, F. (communication orale)
- 2008 1st Meeting of TEAM (Tephritid Workers of Europe Africa and the Middle East), 7-8 April 2008, Palma de Mallorca, Spain.
- The demography of invasion: Tephritids of La Reunion, a unique model to study invasion and competition. Duyck, P.F., & Quilici S. (communication orale invitée)
- VIIème Conférence OILB sur la Production Fruitière Intégrée, 27-30 octobre 2008, Avignon, France.
- COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of banana weevil (*Cosmopolites sordidus*). Vinatier, F., Tixier, P., Le Page, C., Bruchou, C., Duyck, P.F., & Lescourret, F. (poster)
- 2007 Proceedings of a final research coordination meeting organized by the joint FAO/IAEA programme, Vienna, Austria.
- Development of improved attractants and their integration into fruit fly SIT management programmes : final report for the period 2001-2005
Quilici, S., Franck, A., Duyck, P.F., Rousse, P., Ryckewaert, P., Simiand, C. (communication + proceedings)
- 2006 VII International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Salvador de Bahia, Brazil.
- Interspecific competition and related demographic traits explain successive invasions by fruit flies in La Réunion. Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R. & Quilici. S. (communication orale + poster)
 - Niche partitioning via climate and host-plants following successive invasions by fruit flies in La Réunion. Duyck, P.F., David, P. & Quilici S. (poster)
- 2nd RCM of the FAO-IAEA on improving sterile male performance in fruit fly SIT, Salvador de Bahia, Brazil. Influence of exposure to methyleugenol on mating success of males in the Peach fruit fly, *Bactrocera zonata*. Duyck, P.F., Franck, A. & Quilici S. (communication orale)
- 2005 IX International Congress of Ecology; 90th Annual Meeting of the Ecological Society of America, Montréal, Canada. Interspecific competition and invasive ability. A case study of Tephritidae in La Réunion Island. Duyck, P.F., David, P. & Quilici S. (communication orale)

X Congress of the European Society for Evolutionary Biology (ESEB), Krakow, Pologne. Invasions and evolution along the competition-colonization trade-off: of flies and snails. David, P., Facon, B., Duyck, P.F., Quilici, S., Jarne, P. & Pointier, J.P. (communication orale)

2004 XXII International Congress of Entomology, Brisbane, Australie.

- Life history traits as predictors for biological invaders? Duyck, P.F., David, P., Glénac, S. & Quilici S. (communication orale)

- Humidity and host-plant as important factors influencing the pre-imaginal development of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Duyck, P.F., David, P., Glénac, S. & Quilici S. (poster)

Workshop on biodiversity dynamics on la Réunion Island, St Pierre, France. Life history traits as predictors of biological invaders? Duyck, P.F., David, P. & Quilici S. (communication orale invitée)

Concours “jeunes chercheurs” de l’Institut Français de la Biodiversité, Porquerolles, France. Peut-on identifier les espèces à potentiel invasif à l'aide de leurs traits démographiques? Duyck, P.F. & David, P. (communication orale invitée)

FAO/IAEA. 1st RCM of the FAO-IAEA on improving sterile male performance in fruit fly SIT, Antigua, Guatemala. Preliminary experiments on the influence of exposure to methyleugenol on mating success of males in the Peach fruit fly, *Bactrocera zonata*. Quilici, S., Duyck, P.F. & Franck, A. (communication orale)

Final research co-ordination meeting on quality assurance of mass produced and released fruit flies, Chiapas, Mexique. Relationships between host-fruit, pupal weight and fecundity in fruit flies (Diptera: Tephritidae). Duyck, P.F., David, P, Brunel, C. & Quilici S. (communication orale)

2003 Annual Meeting of Agricultural Scientists, Le Réduit, Maurice. Développement et optimisation d'attractifs alimentaires vis à vis des mouches des légumes. Rousse, P., Duyck, P.F., Quilici, S. & Ryckewaert, P. (communication orale + proceedings)

2002 VI International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, Afrique du Sud.

- Comparative study of the developmental biology of three species of fruit flies (*Ceratitis* spp.) (Diptera: Tephritidae), pests of fruit crops in Reunion Island. Duyck, P.F., Quilici S. & Glénac S. (poster + proceedings)

- Comparison and optimisation of the efficacy of different food attractants for both sexes of the melon fly (Diptera: Tephritidae). Duyck, P.F., Quilici, S., Fabre, F. & Ryckewaert, P. (poster + proceedings)

2001 Annual Meeting of Agricultural Scientists, Le Réduit, Mauritius. Etude comparée de la biologie du développement chez trois espèces de mouches des fruits (*Ceratitis* spp.) (Diptera: Tephritidae), nuisibles aux cultures fruitières à La Réunion. Duyck, P.F., Quilici S. (communication orale + proceedings)

ACTIVITES D'ENCADREMENT

Encadrement de Doctorants

2009 - 2012 : Encadrant principal de la thèse de **Grégory Mollot**, ED SIBAGHE, Etude des régulations biologiques de *Cosmopolites sordidus* dans les réseaux trophiques des bananeraies, approches isotopiques et modélisation, Directrice : Françoise Lescourret (INRA-PSH, Avignon).

2007 - 2010 : Co-encadrant de la thèse de **Fabrice Vinatier**, ED SIBAGHE, Modélisation spatialisée de l'épidémiologie du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère, Encadrant principal : Philippe Tixier (CIRAD, UR26), Directrice : Françoise Lescourret (INRA-PSH, Avignon).

→ **3 articles publiés avec le doctorant en premier auteur (P15, P19, P21)**

→ **1 article soumis avec le doctorant en co-auteur (S1)**

Membre de comités de thèse :

- Fabrice Vinatier, CIRAD UR26, PRAM, Martinique. (2007-2010) Modélisation spatialisée de l'épidémiologie du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère.

- Cathy Jacquard, UMR PVBMT, La Réunion (2009-2011). Structuration génétique des populations et compétition interspécifique au sein du complexe des *Dacini* nuisibles aux Cucurbitaceae à l'île de La Réunion.

Encadrement de stagiaires de Master 2

2009 : Rémy Kulagowski. Stage M2. ENITA Bordeaux, « Influence d'une gamme d'intensification de systèmes de culture sur le réseau trophique du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* (Germar). »

2008 : Anaïs Lavigne. Stage M2. Agrocampus Ouest, « Etude de la structure des réseaux trophiques des bananeraies antillaises par approche isotopique. Potentialités de régulation des bioagresseurs. »

→ **1 article soumis avec l'étudiante en co-auteur (S1)**

2004 : Caroline Brunel. Stage M2. INH Angers, « Aspects de la compétition chez les Diptères Tephritidae : Mise en évidence de phéromones de marquage, relations entre poids des pupes et potentiel biotique »

→ **1 article publié avec l'étudiante en co-auteur (P8)**

2004 : Guillemette Junod. Stage M2. ENSAIA Nancy, « La compétition larvaire interspécifique chez les Tephritidae : cas de quatre espèces de mouches des fruits de l'île de la Réunion ».

→ 1 article publié avec l'étudiante en co-auteur (P8)

2004 : Raphaël Dupont. Stage M2. INH Angers, « Stimuli olfactifs et compétitivité dans l'appropriation du fruit-hôte par quatre espèces de Tephritidae de l'île de la Réunion ».

→ 1 article publié avec l'étudiant en co-auteur (P8)

2002 : Joseph Sterlin. Stage M2. AgroParisTech, Paris, « Etude de la biologie et du comportement de *Bactrocera zonata* (Saunders), mouche des fruits invasive à l'île de La Réunion »

→ 1 article publié avec l'étudiant en co-auteur (P3)

ANIMATION SCIENTIFIQUE

- **Rédaction du projet quadriennal de l'UR26** « Dynamique des bioagresseurs et des communautés en conditions d'intensification écologique » (5 ETP Chercheur, 4 thèses en cours) contenant 2 sous-projets : Projet 1 - Etude de la dynamique des populations de bioagresseurs en fonction de l'organisation spatio-temporelle de la culture ; Projet 2 - Etude des relations entre réseaux trophiques et régulation des bioagresseurs. Le projet de l'UR a obtenu la note A par l'évaluation de l'AERES en mai 2010.
- **Montage et rédaction du sujet de thèse** « Etude des régulations biologiques de *Cosmopolites sordidus* dans les réseaux trophiques des bananeraies, approches isotopiques et modélisation ». Obtention du financement par la direction scientifique du CIRAD et recrutement de l'étudiant (Grégory Mollot).
- **Evaluation de manuscrits pour revues internationales :**

Ecology, Global Change Biology, Diversity and Distributions, Biological Invasion, Biological Journal of the Linnean Society, Animal Behaviour, Crop protection, Journal of Economic Entomology, Environmental Entomology, Entomologia Experimentalis et Applicata, Journal of Applied Entomology, Crop Protection, Fruits, African Entomology, African Journal of Agricultural Research

- **Evaluation de projets:**

Bourses de recherche de l'*International Foundation for Science* (IFS), soutenant les projets de jeunes chercheurs dans les pays en voie de développement

DES TRAITES DE VIE DES BIOAGRESSEURS A LEURS INTERACTIONS AVEC L'AGROECOSYSTEME

Au cours de mon expérience de chercheur, je me suis intéressé à différents aspects de l'écologie des bioagresseurs, allant de l'étude de leurs traits de vie jusqu'à leurs interactions avec l'agroécosystème. J'ai étudié différents modèles biologiques : les mouches des fruits de la famille des Tephritidae dont 4 espèces inféodées aux cultures fruitières et 3 espèces inféodées les cultures maraîchères, 2 biotypes de l'aleurode *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), les nématodes phytophages dans les bananeraies (6 espèces appartenant à différentes familles), le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* (Coleoptera: Curculionidae) et différentes espèces (prédateurs et phytophages) appartenant au réseau trophique de ce dernier. Ma démarche scientifique va dans le sens d'une prise en compte d'une complexité croissante des interactions entre les espèces et leur environnement. Cette évolution a nécessité l'utilisation de méthodes d'étude de plus en plus complexes et diverses, en particulier en biostatistiques et en modélisation.

J'ai orienté mes recherches suivant deux axes, présentés dans ce document: (i) la biodémographie et le comportement des bioagresseurs et (ii) les interactions entre espèces en étudiant en particulier plusieurs espèces envahissantes. L'étude des traits de vie des espèces est essentielle car ceux-ci conditionnent les interactions entre les espèces et l'environnement et *in fine* leur épidémiologie et leurs dégâts sur les cultures.

Dans une première partie, je présenterai des travaux sur la caractérisation des paramètres démographiques et l'influence de facteurs du milieu sur les traits de vie de différentes espèces. Si j'ai coordonné la plupart des études présentées sur les Tephritidae s'attaquant aux cultures fruitières avec l'aide de Serge Quilici, une partie des études sur les traits de vie est le fruit de collaborations avec : Thierry Brévault pour la mouche de la tomate, Jean-François Vayssières pour les mouches des Cucurbitaceae, Hélène Delatte pour les aleurodes et enfin Christian Chabrier et Patrick Quénéhervé pour les nématodes.

Dans une seconde partie je présenterai des résultats sur le comportement et le piégeage des insectes. L'étude des systèmes de piégeages et la connaissance des biais engendrés sur la structure en âge des insectes capturés est importante pour la mise au point de moyens de lutte contre les bioagresseurs des cultures. Elle est également nécessaire pour les études sur la

dynamique et la distribution spatiale des populations. Les études sur la mise au point d'attractifs ont été réalisées pour la mouche du melon en collaboration avec Philippe Ryckewaert, Serge Quilici, Frédéric Fabre et Pascal Rouse. Les études sur les biais pouvant être associés aux systèmes de piégeage ont été coordonnées par moi-même, en relation avec une équipe de chercheurs de différents pays travaillant sur la longévité des insectes, et animée par James R. Carey. Aussi, les comportements des bioagresseurs, en particulier ceux liés à la mobilité vont influencer les capacités de dispersion et donc la dynamique spatiale. L'étude des comportements de mobilité a été réalisée sur le charançon du bananier dans le cadre de la thèse de Fabrice Vinatier.

Les différents traits de vie des bioagresseurs conditionnent également les interactions interspécifiques comme la compétition ou la prédation, ainsi que les interactions avec les facteurs biotiques et abiotiques du milieu. Je présenterai premièrement une série d'études sur la relation entre stratégie démographique, aptitude à la compétition et possibilité d'invasion. L'étude de l'influence de ces facteurs environnementaux sur l'abondance des espèces peut permettre de caractériser leurs niches écologiques et conditionne leurs possibilités de coexistence, notamment pour des bioagresseurs envahissants introduits dans une communauté d'espèces déjà établies. La coexistence entre espèces envahissantes et espèces résidentes via leur tolérance aux facteurs climatiques et aux plantes-hôtes sera traitée dans le dernier point de la synthèse de mon activité scientifique. La plupart des études présentées dans cette partie ont été coordonnées par moi-même et ont bénéficié de l'appui plus théorique de Patrice David sur la thématique des invasions biologiques.

En perspective, deux nouveaux projets de recherche sont proposés dans la continuité de cette synthèse. Le premier projet de recherche porte sur la caractérisation de l'habitat des bioagresseurs, la dynamique et la dispersion des populations en milieux hétérogènes. Les traits de vie comme la fécondité, la mortalité et les capacités de dispersion ont également un rôle important dans cette thématique car ils contribuent à comprendre et à modéliser la dynamique temporelle et spatiale des populations de bioagresseurs sur le terrain.

Le deuxième projet de recherche s'intéresse à la caractérisation et la modification du réseau trophique du charançon du bananier par les pratiques culturales. Ce projet prend en compte les différentes espèces de l'agroécosystème pouvant interagir avec le ravageur, en se focalisant sur les prédateurs potentiels. Il s'agit notamment d'identifier les liens trophiques entre espèces et la façon dont ils peuvent être modifiés avec l'objectif d'augmenter la régulation du bioagresseur.

I. DOCUMENT DE SYNTHÈSE DE L'ACTIVITÉ SCIENTIFIQUE

I.A) Biodémographie et comportement des bioagresseurs

I.A.1) Traits de vie et influence des facteurs de l'environnement

Publications : P1, P3, P7, P10, P11, P12, P14, P17, P18

L'étude des traits de vie des bioagresseurs est essentielle pour une meilleure connaissance de l'interaction des espèces avec le milieu environnant. Les traits de vie, comme la longévité, la fécondité et la taille, ont un lien direct avec la gamme de plantes-hôtes, l'aptitude à la compétition et les sensibilités aux facteurs biotiques et abiotiques du milieu. Dans la synthèse ci-après, sont présentés les résultats de travaux sur la caractérisation des paramètres démographiques et l'influence de facteurs du milieu (température, humidité, plante-hôte, type de sol et potentiel hydrique) sur les traits de vie de différentes espèces.

Les stratégies démographiques des insectes sont liées à leurs fonctions écologiques dans l'écosystème (Schowalter, 2000). Chez les insectes phytophages, ces traits biologiques dépendent principalement de la gamme de plantes-hôtes (Bernays & Chapman, 1994). Nous avons montré que chez les mouches des fruits de la famille des Tephritidae, les paramètres démographiques (basés sur la fécondité et la longévité) dépendent de l'envergure de la gamme de plantes-hôtes des espèces considérées. Une espèce oligophage comme la mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens*, spécialisée sur la famille des Solanaceae, montre des traits de vie intermédiaires entre les Tephritidae polyphages et monophages [P11]. Par exemple, *N. cyanescens* possède des pontes de taille plus réduite que espèces de Tephritidae polyphages et plus importantes que les espèces monophages.

Les plantes-hôtes ont également un effet direct sur la survie et le temps de développement des larves de Tephritidae. La nature du fruit-hôte affecte le développement des mouches des fruits par des effets directs sur la survie pré-imaginale, le temps de développement pré-imaginal et le poids pupal (Fitt, 1986) mais aussi par des effets indirects sur la fécondité *via* le poids pupal (Krainacker *et al.*, 1987; Krainacker *et al.*, 1989). Chez quatre espèces de mouches des

fruits de La Réunion, les quatre plantes-hôtes principales (goyavier, manguier, goyavier de Chine, badamier) ont montré une influence marquée sur les différents traits de vie étudiés [P12]. En conséquence, le taux de reproduction net R_0 est largement dépendant du fruit-hôte. Par exemple, pour certaines des espèces étudiées, le R_0 peut être plus de dix fois plus grand pour des populations qui se sont développées sur mangue que sur goyavier de chine.

La température a une influence très importante sur le développement et la survie des insectes (Dangles *et al.*, 2008). J'ai étudié l'influence de la température sur les stades de développement pré-imaginaux (embryonnaire, larvaire, pupal) et sur la maturation ovarienne de femelles adultes de différentes espèces de bioagresseurs. La survie et le temps de développement ont été mesurés pour une série de températures constantes pour les différents stades de mouches des fruits et d'aleurodes. Les seuils minimums de développement des différents stades ont été calculés pour 6 espèces de Tephritidae de La Réunion : 4 espèces inféodées aux cultures fruitières [P1, P3] et 2 espèces inféodées aux Cucurbitaceae [P10]. Un travail similaire a également été réalisé afin de comparer 2 biotypes d'aleurodes de l'espèce *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [P14]. Ces résultats permettent de prédire l'accroissement des populations grâce aux seuils de développement et aux constantes thermiques (Wagner *et al.*, 1984). Ces résultats permettent également d'expliquer la distribution et de prévoir les zones potentielles d'invasion dans le monde.

L'humidité peut également affecter le développement des Tephritidae de plusieurs façons. Tsitsipis et Abatzis (1980) ont montré que la dessiccation affecte fortement l'éclosion des oeufs chez *Bactrocera oleae*. Cependant, dans la nature, les oeufs et les larves des Tephritidae 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. Ils la trouvent dans la nature sous forme d'eau libre, de nectar produit par les plantes, de fruit décomposé ou de miellat (Prokopy & Roitberg, 1984). 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 (Eskafi & Fernandez, 1990). L'influence de l'humidité relative et de l'immersion temporaire sur le développement de quatre Tephritidae de La Réunion ont donc été étudiés sur le stade pupal [P7]. Il a été montré que les différentes espèces étudiées avaient des tolérances très différentes à la sécheresse et à l'humidité et que pour la plupart des espèces, il existe un compromis entre ces deux aptitudes (Figure 1).

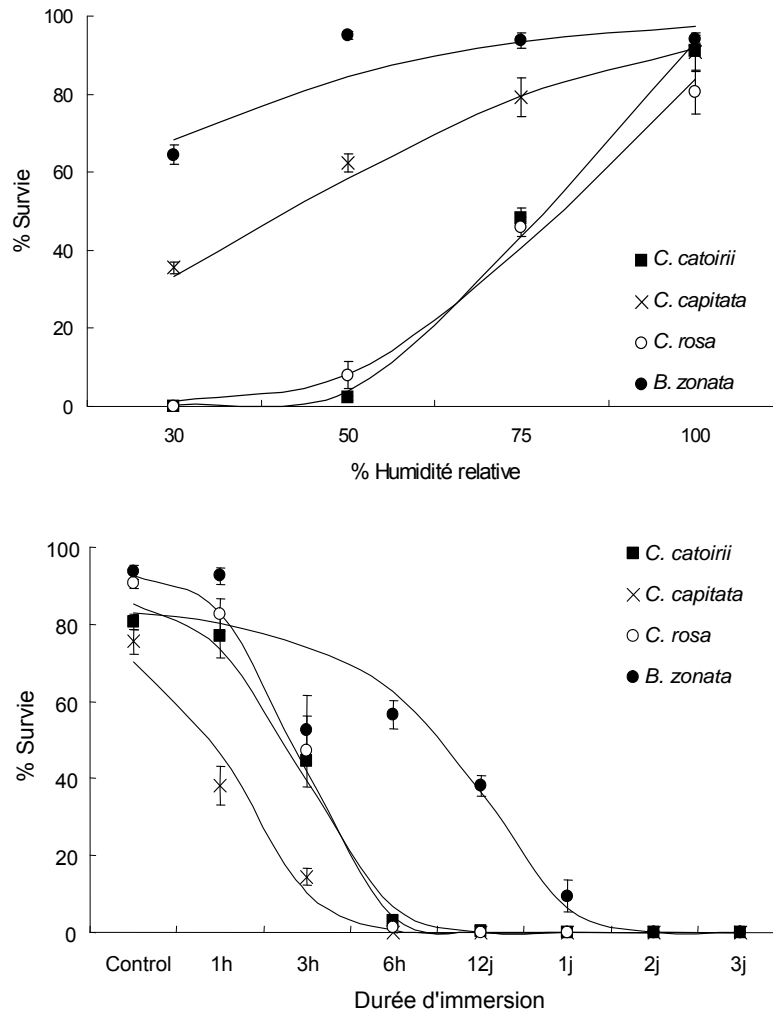


Figure 1. Influence de l'humidité relative et de la durée d'immersion sur la survie des pupes de quatre espèces de mouches des fruits.

Le potentiel hydrique et le type de sol ont une influence majeure sur la survie des bioagresseurs du sol (De Waele & Elsen, 2007). La survie des nématodes *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae*, principaux bioagresseurs du bananier au niveau mondial, a été étudiée en fonction de différents sols (Andosol et Nitisol) et sur une gamme de potentiels hydriques [P17]. La survie des nématodes augmente quand les sols sont humides (proches de la capacité au champ). L'espèce *R. similis* survit aussi plus longtemps dans les Nitisols que dans les Andosols, ce qui n'est pas le cas pour *P. coffeae* dans les sols humides. D'un point de vue appliqué, les résultats montrent que la durée des jachères sans plantes-hôtes pour assainir les sols ne peut être réduite à moins d'une année sans risques. La survie de *R. similis* a également été étudiée dans différentes solutions aqueuses afin de mieux comprendre le risque de dissémination par les eaux de ruissellement [P18]. Les résultats montrent une survie très

faible des femelles comparée à celle des mâles et suggèrent une allocation des ressources des femelles envers des comportements de recherche alimentaire et de ponte au détriment de la survie en l'absence de plantes-hôtes.

1.A.2) Comportement et piégeages des insectes

Publications : P2, P4, P6, P13, P19, P20, S3

Le comportement des bioagresseurs vis-à-vis des systèmes de piégeage est à la fois important d'un point de vue appliqué en tant que moyen de lutte ou de surveillance, mais également nécessaire pour des études sur la dynamique des populations et la distribution des espèces. Les objectifs des expérimentations ont été de maximiser l'efficacité des systèmes de piégeage et d'estimer les biais engendrés par ceux-ci.

Un premier axe de recherche était lié à la mise au point de "traitements par tâches" pour la lutte contre les mouches des Cucurbitaceae. Le "traitement par tâches" consiste au mélange d'un attractif alimentaire et d'un insecticide que l'on pulvérise sur une partie restreinte de la culture au lieu de pulvériser l'ensemble de celle-ci. Pour mettre au point ce type de technique, il faut tout d'abord pouvoir comparer et sélectionner des attractifs alimentaires efficaces. Nous avons mis au point une méthode afin de pouvoir tester un grand nombre de solutions possibles en grandes cages extérieures [P6]. Les pièges doivent notamment être placés aléatoirement au début de l'expérimentation, puis pivotés régulièrement pour diminuer l'influence des conditions climatiques. La présence de plantes-hôtes dans la cage permet une meilleure dispersion des adultes de mouches des fruits et augmente la discrimination potentielle entre traitements. Les femelles initialement privées de protéines et matures font l'objet de meilleurs pourcentages de recapture. En utilisant cette méthode, l'attractivité de différents hydrolysats de protéines à différentes concentrations a été testée sur la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae* [P2]. Il a été montré des différences très importantes entre les produits testés, qui semblent liées au pH des solutions. Nous avons donc ensuite étudié les effets de la modification du pH et de l'ajout de Borax (conservateur généralement ajouté dans les pièges afin de garder les spécimens d'insectes identifiables) sur certains de ces attractifs [P4]. Nous avons montré que le Borax diminue l'efficacité des attractifs et que le pH optimal dépend de l'attractif alimentaire utilisé et de l'espèce considérée.

Lors d'études sur la longévité et la dynamique des populations, les systèmes de piégeage d'insectes peuvent engendrer des biais, en particulier sur la structure en âge des individus capturés. Alors que les pièges sont communément utilisés pour échantillonner des insectes pour la recherche ou le contrôle des populations, les biais potentiels provenant de réponses variables d'individus d'âges différents n'avaient jamais été examinés. Grâce à la longévité résiduelle d'insectes capturés sur le terrain (Carey *et al.*, 2008), nous avons montré qu'en fonction du type de piégeage utilisé et de la saison de capture, la structure en âge des populations de la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* au champ était modifiée [P13]. *Ceratitis rosa*, espèce phylogénétiquement et écologiquement proche de *C. capitata* a montré une longévité exceptionnellement élevée [S3]. Nous avons montré chez cette espèce que les générations F₁ issues de populations de haute altitude ont une longévité plus importante que celles issues de populations de basse altitude [P20]. Cette relation entre altitude et longévité peut être expliquée par l'effet de la température sur la reproduction. En effet, la reproduction chez les insectes est généralement liée à la température : les températures basses, caractéristiques des sites de haute altitude entraînent généralement un ralentissement de la reproduction. Parce qu'il existe généralement un compromis important entre reproduction et longévité, une longévité plus importante est donc observée dans les sites de haute altitude. Cette relation d'augmentation de la longévité avec l'altitude n'a pas été observée pour les femelles capturées au champ (F₀). Ceci peut être attribué à la réponse pour l'attractif alimentaire utilisé qui peut dépendre du stade physiologique des femelles. Bien que les populations provenaient de différents habitats, l'attractif utilisé a pu attirer des femelles ayant un stade physiologique proche, et ayant des longévités résiduelles similaires au laboratoire.

De bonnes estimations du comportement individuel de dispersion sont également nécessaires pour étudier différents mécanismes en écologie (Samietz & Berger, 1997). En effet, la dispersion des individus est un processus fondamental affectant la dynamique des populations (Chapman *et al.*, 2007), jouant un rôle en particulier dans la recherche d'alimentation, la sélection de l'habitat, l'extension des populations et la redistribution entre les patches d'habitats favorables (Stacey & Taper, 1992; Doak, 2000; Clobert *et al.*, 2004). Dans le cadre de la thèse de Fabrice Vinatier que j'encadre sur les aspects entomologie et écologie, nous nous sommes intéressés au comportement de déplacement du charançon du bananier, *C. sordidus* [P19]. La mise au point d'une technique de radio-télémetrie (puce RFID, *Radio Frequency IDentification tagging*) a permis d'évaluer le déplacement individuel de chaque

charançon avec des taux de recapture allant jusqu'à 80%. Nous avons notamment montré que la dispersion de cet insecte est affectée par la présence/absence et l'orientation des résidus de culture (Figure 2).

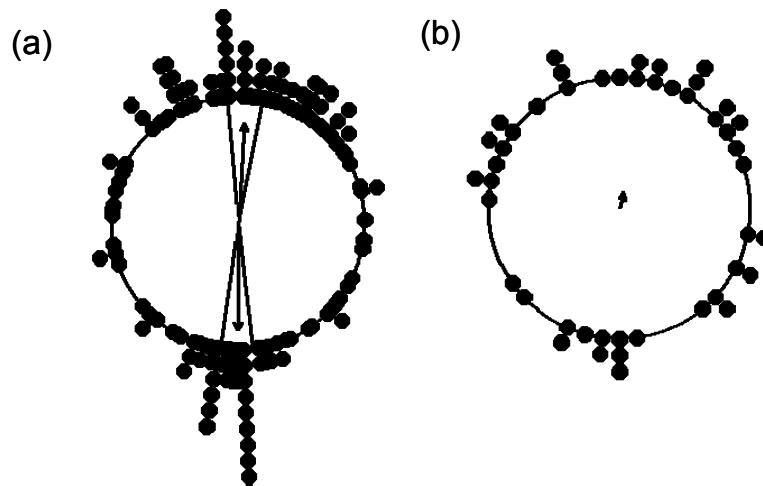


Figure 2. Distribution des angles (statistiques circulaires) des trajectoires de *C. sordidus* suivies par puce RFID pour (a) des mouvements orientés du sol nu vers les résidus de culture (disposés sur un axe 0-180°) et (b) des mouvements aléatoires pour une placette recouverte intégralement de ces résidus (travail de thèse de Fabrice Vinatier). Ce travail démontre un déplacement préférentiel de *C. sordidus* dans les résidus de culture.

I.B) Interactions entre espèces, cas particulier des espèces envahissantes

L'étude de la répartition et de l'abondance des espèces sur le terrain peut permettre de caractériser les niches écologiques des différentes espèces et donc de faire des hypothèses sur les possibilités de coexistence entre celles-ci. J'ai étudié notamment le cas particulier d'espèces envahissantes en compétition avec les communautés résidentes. En effet, en rassemblant des taxa précédemment isolés, les invasions biologiques ont des effets marqués sur la fonction des écosystèmes et la structure des communautés (Williamson, 1996; Juliano *et al.*, 2002; Lounibos, 2002). Bien que leurs conséquences soient souvent désastreuses (Myers *et al.*, 2000), les invasions biologiques fournissent une opportunité unique d'observer les processus d'assemblage des communautés en temps réel. Prédire comment une communauté va être affectée par les invasions, en se basant sur les traits de vie des espèces

envahissantes et des communautés résidentes, constitue à la fois un enjeu fondamental, ainsi qu'un objectif important pour la conservation et la gestion des bioagresseurs.

I.B.1) Relation entre stratégie démographique, aptitude à la compétition et possibilité d'invasion

Publications P5, P8, P9, P14

Alors que la prédiction des invasions se basant sur des règles écologiques a eu un certain succès (Hobbs & Huenneke, 1992; Kolar & Lodge, 2001; Levine *et al.*, 2004), l'importance de la compétition interspécifique dans l'aptitude à l'invasion reste ambiguë.

Certaines études ont souligné les liens entre traits de vie et aptitude à la compétition. Une dichotomie classique a été introduite par Mac Arthur et 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 (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.

Manifestement, la compétition prend place entre les espèces envahissantes et les communautés résidentes (Shea & Chesson, 2002). Cependant, cela ne signifie pas forcément que la compétition agit comme un crible important capable de garder les espèces envahissantes à partir d'une gamme d'espèces candidates. Bien que cette hypothèse ou d'autres similaires aient été mises en avant (Byers, 2000; Vila & Weiner, 2004), dans d'autres cas l'accent a été mis sur les traits sélectionnés *r* et la capacité des espèces à coloniser des espaces vides (Lodge, 1993; Rejmanek & Richardson, 1996).

Mon premier travail de recherche conduit sur ce sujet a été de dresser un inventaire des cas connus d'invasion chez les Tephritidae polyphages à l'échelle mondiale, en soulignant le rôle probable de la compétition interspécifique dans ces interactions [P5]. J'ai ensuite comparé les

traits de vie de quatre espèces d'une communauté présente à La Réunion afin de vérifier si une stratégie démographique particulière était corrélée avec une bonne aptitude à l'invasion [P9]. Enfin, j'ai pu 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 existait une hiérarchie de compétition et si elle était en accord avec le rang d'invasion [P8].



Photo 1. Une femelle de mouche des Mascareignes, *Ceratitidis catairii*. Cette espèce endémique des Mascareignes (archipel tropical de l'océan Indien) est moins compétitive comparée aux trois mouches des fruits successivement invasives de la même famille (Tephritidae) maintenant présentes dans l'archipel. *Ceratitidis catairii* s'est éteinte à l'île Maurice et devenue très rare à La Réunion (Photo : A. Franck, Cirad).

Les quatre espèces de Tephritidae étudiées ont montré des différences importantes au niveau de leurs traits de vie et de leur aptitude à la compétition. Une correspondance entre cette aptitude à la compétition et certains traits de vie des espèces a pu être établie. Les données ont montré que l'espèce indigène, *C. catairii* possède de faibles performances à la fois en situation de compétition et de non compétition (Photo 1). L'exclusion de *C. catairii* reflète probablement une forme de non-adaptation 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 en ressources alimentaires. Les différences entre les trois espèces invasives sont plus facilement interprétables dans le cadre r - K . Le principal contraste, à la fois en termes d'invasion dans la nature et de traits d'histoire de vie au laboratoire, existe entre *Bactrocera zonata* et les deux *Ceratitis* spp. Cette comparaison renforce l'idée que la possession de traits plus K orientés 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.

Les stratégies démographiques en lien avec l'aptitude à la compétition ont également été comparées entre un biotype invasif et un biotype indigène de La Réunion chez l'aleurode *Bemisia tabaci* (Homoptera : Aleyrodidae) [P14]. Le biotype invasif semble avantagé sur le résident en termes de croissance démographique (taux d'accroissement naturel plus élevé) et de compétition (taille plus importante des adultes et des œufs).

Plus généralement, la capacité à la compétition d'une espèce est toujours relative à un environnement local et à une communauté résidente. Les invasions primaires (en l'absence d'espèces résidentes apparentées) et secondaires (en présence d'espèces résidentes apparentées) ne devraient donc pas être mélangées pour chercher des généralités sur les invasions (Facon *et al.*, 2006). 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 qui concluent 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), et de stratégie K (en comparaison avec les espèces apparentées de la communauté résidente, lorsque celles-ci sont présentes : invasion secondaire).

I.B.2) Coexistence entre espèces envahissantes et espèces résidentes via leur tolérance aux facteurs climatiques et aux plantes-hôtes

Publications P5, P7, P12, P14, P16

Deux modèles extrêmes peuvent gouverner les 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). Dans ce second modèle 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 successives de bioagresseurs dans le monde, l'exclusion compétitive complète est rare, suggérant que les espèces résidentes persistent généralement dans des niches refuges. Du point de vue de la gestion des bioagresseurs, il est important de prévoir si les espèces successivement introduites sont capables de coexister.

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 différenciation 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 différenciation de niche dans l'assemblage des communautés, et vérifier dans quelle mesure les expériences de laboratoire sur les axes de la niche peuvent être utilisées pour prédire les combinaisons d'espèces qui vont pouvoir coexister.

L'étude de l'influence des facteurs climatiques sur le développement des Tephritidae de La Réunion montre que les 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 sur le terrain [7]. Cependant, certains couples d'espèces ont des optima de développement assez différents et une différenciation de niche climatique peut ainsi avoir lieu. *Ceratitis rosa* 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, permettant à ces deux espèces de coexister. Le fait que les niches climatiques de *C. capitata* et *C. catoirii* soient entièrement incluses dans celles des deux autres espèces plus compétitives, pourraient ainsi les conduire à terme à l'extinction.

Les facteurs climatiques peuvent donc promouvoir la coexistence à la suite d'une invasion 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. En effet, 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 des espèces à la température et à l'humidité. 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 sera soit absente, soit à son avantage.

En ce qui concerne les plantes-hôtes, les quatre espèces de Tephritidae se chevauchent largement dans l'exploitation des fruits-hôtes [P12]. Cependant une espèce, *C. capitata*, semble capable d'exploiter des fruits non exploités par les autres. Si ces fruits sont suffisamment disponibles tout au long de l'année, ceci pourrait permettre la persistance à long terme de *C. capitata* en présence de *B. zonata*, espèce très compétitive dans une gamme climatique identique. On ne connaît pas de fruit où l'espèce endémique *C. catoirii* se trouve dominante et cette espèce pourrait à terme être conduite à l'extinction.

La possibilité de coexistence entre deux biotypes de l'aleurode *Bemisia tabaci* a également été examinée en fonction de facteurs climatiques (température et pluviosité) et de la gamme de plantes-hôtes [P14]. Il semble notamment que le biotype invasif B soit davantage associé aux plantes cultivées tandis que le biotype indigène Ms reste dominant sur les plantes indigènes et sous un climat particulier (humidité élevée). Il est suggéré que les biotypes invasifs sont caractérisés par des adaptations physiologiques, morphologiques et biologiques aux

environnements perturbés créés par les activités humaines à différents endroits du monde, alors que les biotypes résidents peuvent persister dans les habitats moins altérés.

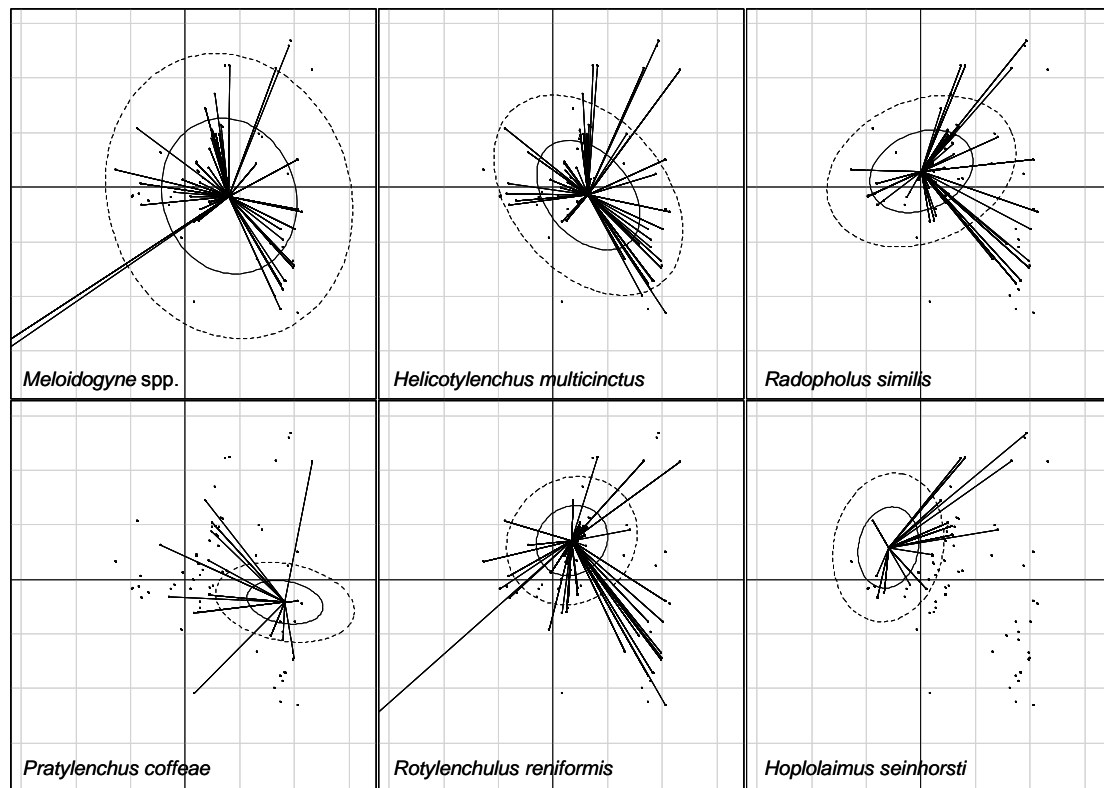


Figure 3. Représentation de niche « plantes-hôtes » pour six espèces de nématodes phytoparasites du bananier en Martinique par analyse Canonique des Correspondance orthogonale. Dans chaque plot, les points indiquent les échantillons, les lignes droites indiquent la présence des espèces de nématodes dans les échantillons, et les ellipses entourent la position de chaque espèce de nématodes donnant un indice de la dispersion autour du centroïde de chaque espèce (50% et 90% des individus collectés sont présents dans les ellipses formées par la ligne continue et la ligne pointillée, respectivement). Ces ellipses sont des représentations de la diversité des espèces de plantes-hôtes utilisées par les nématodes.

L'hypothèse de partage de niche par les plantes-hôtes a également été testée avec 6 espèces de nématodes phytophages ravageurs du bananier en Martinique [P16]. Les plantes-hôtes présentes dans les agroécosystèmes à base de bananiers ont une influence marquée sur la structure de la communauté de nématodes. Celles-ci permettent une partition de niche entre certaines espèces de la communauté (Figure 3). Cette séparation de niche est la plus marquée pour trois espèces de nématodes considérées comme établies depuis longtemps en Martinique, ce qui est en accord avec le fait que ces espèces ont probablement été en contact pendant une longue durée et ont pu co-évoluer. Au contraire, il y a peu de potentiel pour une partition de niche entre les espèces envahissantes récentes (*Radopholus similis* et *Helicotylenchus*

multicinctus). D'un point de vue appliqué, la modification de l'abondance de certaines plantes-hôtes, qui peuvent être utilisées comme plantes de couverture entre les rangs de bananiers ou pendant la jachère, peut modifier l'équilibre entre les espèces. Pour les espèces ne présentant pas de partition de niche *via* les plantes-hôtes, des études sur la colonisation et la dynamique des populations dans le temps, à la fois à l'échelle de la racine et de l'agroécosystème, permettraient d'améliorer notre compréhension des équilibres entre espèces dans cette communauté.

Si certaines espèces peuvent dominer en dehors de la niche principale, pourquoi les invasions réciproques ne sont-elles pas observées ? En effet, dans les cas où une espèce A a envahi en présence d'une espèce B, nous n'avons jamais observé de cas où l'espèce B a envahi en présence de l'espèce A. Pourquoi une espèce ne pourrait-elle pas envahir un environnement où elle serait dominante, directement dans des niches refuges, indépendamment de sa capacité à la compétition en conditions optimales ? Des espèces de type *r* pourraient ainsi dominer dans les habitats plus restreints, non optimaux, ou moins accessibles. Les espèces envahissantes nouvellement introduites sont souvent concentrées dans un type d'habitat particulier. A La Réunion ou en Martinique, il s'agit plutôt des zones cultivées de basse altitude où la densité de population humaine est plus importante et donc le risque d'importation des ravageurs est le plus important. Cet habitat pourrait agir comme une niche filtre, dans laquelle les espèces candidates doivent être capables d'établir une population viable et de résister à la compétition des espèces résidentes avant de s'étendre éventuellement dans les autres habitats (Figure 4).

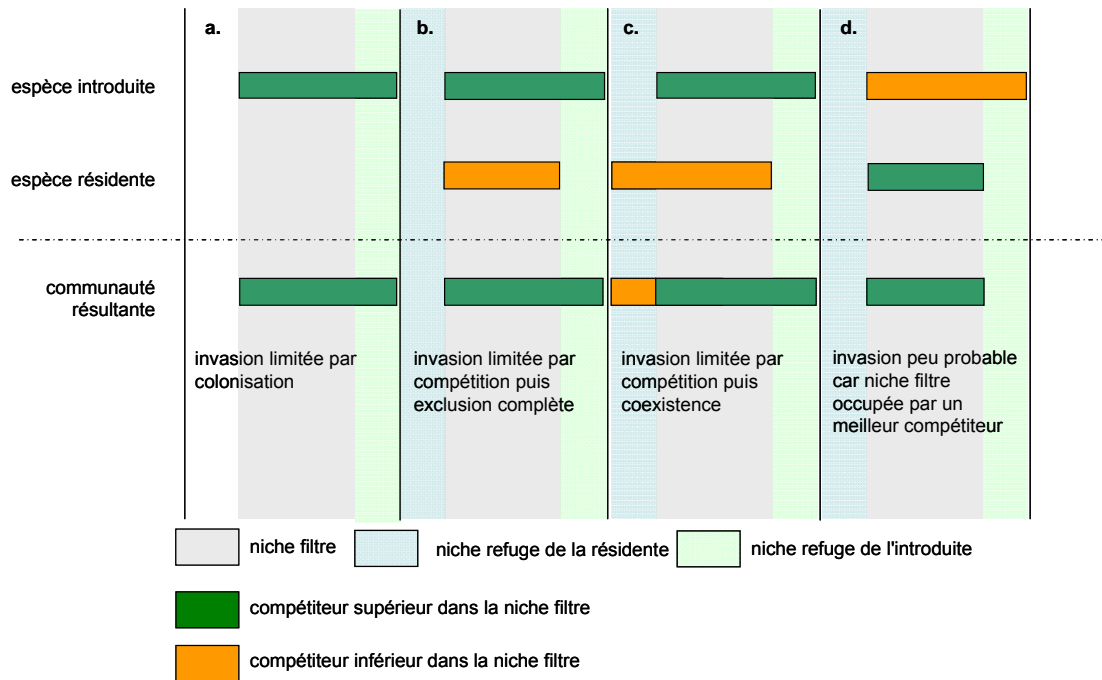


Figure 4. Différents scénarios simplifiés d'invasions et prédiction de la communauté résultante en fonction de la présence d'une espèce résidente, de la capacité à la compétition et de la largeur de la niche écologique de celle-ci. La niche «filtre» correspond à l'habitat dans lequel une espèce introduite 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 l'espèce dominante est représentée en vert foncé et l'espèce dominée dans la niche filtre en orange.

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.

II – PERSPECTIVES

Dans la première partie de synthèse de l'activité scientifique, je me suis intéressé principalement à l'étude des traits de vie des ravageurs, à leur lien avec les facteurs abiotiques et biotiques de l'environnement, aux systèmes de piégeages des ravageurs ainsi qu'aux interactions avec les autres espèces. Des activités sont toujours en cours sur ces sujets, l'étude des traits de vie des espèces étant indispensable à la compréhension des interactions entre les ravageurs et l'agroécosystème et à leur intégration dans les modèles de simulation de dynamique de populations. Les modèles biologiques concernés par ces études sont le charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus* (photo 2) et les nématodes phytophages des bananeraies. Les traits de vie de *C. sordidus* seront étudiés au laboratoire afin de mieux comprendre son potentiel démographique et sa dispersion. La compétition interspécifique entre les six espèces de nématodes phytophages des bananeraies sera étudiée afin d'améliorer la compréhension et la modification possible des équilibres entre les espèces de cette communauté.



Photo 2. Charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus*. (Photo : Fabrice Vinatier, Cirad)

Ce chapitre de perspectives propose deux nouveaux projets de recherche dans la continuité de mes activités. Par rapport à la première partie de mon expérience qui était davantage ciblée sur les espèces elles-mêmes, ces deux projets intègrent mieux la notion d'agroécosystème. Cette évolution est liée à la volonté de prendre en compte une complexité croissante

d'interactions entre les espèces et leur environnement. Ce changement résulte également de mon embauche au sein du département Persyst en 2008 (Performances des systèmes de production et de transformation tropicaux) du CIRAD. Si ma discipline centrale reste centrée sur l'écologie, j'ai eu depuis cette nouvelle affectation, davantage d'interactions avec des collègues formés en agronomie et modélisation, qui m'ont permis de mieux appréhender cette notion d'agroécosystème.

Le premier projet de recherche présenté porte sur la caractérisation de l'habitat des bioagresseurs, la dynamique et la dispersion des populations en milieux hétérogènes. Une première partie est en fait le prolongement des études sur la caractérisation des niches écologiques que j'avais réalisées sur les mouches des fruits. Il s'agit maintenant de l'étendre à davantage de variables de l'environnement, en intégrant également des variables caractérisant les agroécosystèmes. Les nématodes et le charançon du bananier sont les modèles d'étude de ce projet. Ce premier projet comprend également un volet sur l'influence des éléments de l'agroécosystème sur la distribution du charançon du bananier, en utilisant des méthodes statistiques et la modélisation. Ce dernier volet se réalise en interaction forte avec Philippe Tixier et constitue une partie de la thèse de Fabrice Vinatier.

Le deuxième projet porte sur les réseaux trophiques et leur modification par les pratiques culturales dans l'agroécosystème, projet dans lequel s'inscrit la thèse de Grégory Mollot. Différentes approches innovantes seront utilisées, comme l'utilisation conjointe d'analyses isotopiques et de PCR, dans l'objectif de caractériser le réseau trophique lié au charançon du bananier. Cette partie comprend également la mise au point d'un modèle de réseau trophique avec lequel nous testerons l'influence de la quantité de différentes ressources (matière organique, plante de couverture) dans l'agroécosystème sur la régulation du ravageur.

II.A) Caractérisation de l'habitat des bioagresseurs, dynamique et dispersion des populations en milieux hétérogènes.

Publications: P15, P19, P21

Alors que le concept de niche écologique établit le lien entre une gamme de variables environnementales et la valeur adaptative ou *fitness* de l'espèce, la caractérisation de l'habitat s'intéresse au lien entre ces variables environnementales et la probabilité d'occurrence de cette espèce (Hirzel & Le Lay, 2008). En l'absence d'immigration, une espèce peut subsister uniquement si la combinaison locale des variables environnementales permet un taux d'accroissement naturel positif. La niche écologique est un volume à n dimensions, représentées par ces variables, dans l'espace environnemental permettant une croissance positive (Hutchinson, 1957). La diminution du taux d'accroissement naturel de l'optimum de la niche à l'enveloppe où il devient nul (Tilman, 1980) définit la forme de la niche. Au-delà, le taux d'accroissement naturel devient négatif.

La présence d'une espèce dans un site donné obéit à trois types de contraintes (Soberon & Nakamura, 2009) : (i) l'environnement local doit permettre la croissance de la population (Grinnell, 1917), (ii) les interactions avec les autres espèces locales (prédation, compétition, etc...) doivent permettre à l'espèce de persister (Elton, 1927) et (iii) le site doit être réellement accessible, considérant la capacité à la dispersion de l'espèce. Ces contraintes déterminent la distribution géographique de l'espèce. Il est donc théoriquement possible de reconstruire une niche écologique pour une espèce à partir des variables environnementales mesurées aux sites qu'elle occupe. Cette reconstruction et les prédictions spatiales qui en dérivent sont les objectifs des modèles de caractérisation de l'habitat (Hirzel & Le Lay, 2008). En pratique, l'importance du lien entre distribution et niche dépend de l'écologie de l'espèce, des contraintes locales et des événements historiques.

Les facteurs déterminant la distribution spatiale du charançon et les équilibres entre les différentes espèces de nématodes du bananier sont encore peu connus. En revanche, il existe des données sur la présence et l'abondance de ces espèces dans différentes zones de la Martinique. Depuis mon affectation en Martinique, je me suis attaché à rassembler ces données diverses afin de constituer des bases utilisables pour des analyses écologiques sur la caractérisation de leur habitat et des facteurs modulant la dynamique de leurs populations. Les

données collectées concernent le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* entre 2003 et 2008 (environ 40 000 lignes de données) et six espèces de nématodes phytophages présents en bananeraie (*Radopholus similis*, *Pratylenchus spp.*, *Meloidogyne spp.*, *Helicotylenchus spp.*, *Hoplolaimus seinhorstii*, *Rotylenchulus reniformis*) entre 2002 et 2009 (environ 4000 fiches provenant du laboratoire de nématologie du PRAM ont été saisies). Les données comprennent les abondances pour les différentes espèces, les coordonnées géographiques, les dates de prélèvement, les dates de plantation, différentes variables environnementales (température, pluviosité, type de sol) et les pratiques culturales (précédent, présence et type de jachère, ...). Les données étant géolocalisées, il sera possible de les compléter par d'autres couches de données provenant de systèmes d'information géographiques (SIG). Ces bases seront analysées par différentes méthodes statistiques afin de mettre en évidence les grands facteurs déterminant l'habitat des différentes espèces (Calenge & Basille, 2008; Calenge *et al.*, 2008; Hirzel & Le Lay, 2008). Ces analyses permettront d'identifier quelles combinaisons de types de sols, de conditions climatiques et de pratiques culturales favorisent les populations de charançons ou modifient les équilibres de la communauté de nématodes. En outre, ces bases serviront également à valider les résultats sur les capacités de dispersion des espèces [P19] ou les simulations des modèles mécanistes mis au point.

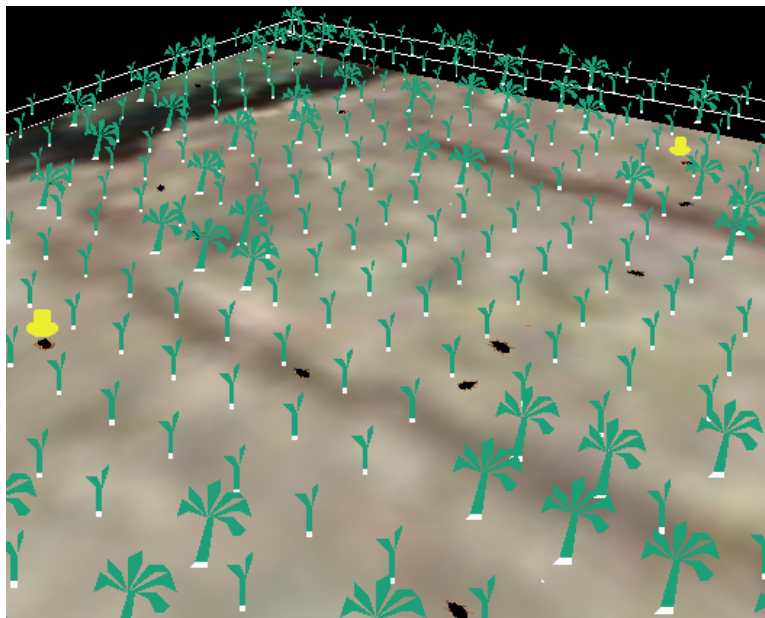


Figure 5. Représentation d'une sortie du modèle COSMOS simulant l'épidémiologie du charançon du bananier dans une parcelle spatialement hétérogène contenant des bananiers à différents âges et des pièges à phéromone figurés en jaune (Travail de thèse de Fabrice Vinatier).

Grâce à une partie de ces données collectées pour lesquelles nous possédons une maille fine (> 16 pièges. ha^{-1}), l'effet de l'hétérogénéité spatiale sera ensuite étudié sur les populations de *C. sordidus*. Une revue des méthodes disponibles pour mettre en évidence les facteurs et mécanismes expliquant l'hétérogénéité spatiale [P21] a été réalisée dans le cadre de la thèse de Fabrice Vinatier. Un premier objectif est de définir le type d'organisation spatiale des populations. Différentes analyses géostatistiques sont adaptées en fonction des procédures d'échantillonnage. Un modèle mécaniste peut ensuite être réalisé pour représenter les mécanismes sous-jacents à l'organisation spatiale décrite. Nous avons recensé les différents mécanismes possibles incluant la dispersion, l'interaction entre les individus, les facteurs affectant la dispersion et leurs interactions, et la façon dont ils sont représentés dans les modèles de métapopulation, les modèles individus-centrés et les modèles d'automate cellulaire. L'explication de l'hétérogénéité spatiale des insectes peut bénéficier d'une combinaison d'approches statistiques et d'approches de modélisation mécanistes ; par exemple, les modèles statistiques spatiaux facilitent les tests d'hypothèses sur les mécanismes d'hétérogénéité spatiale. Cependant, les études combinant les deux types d'approches sont rares. Fabrice Vinatier a développé un modèle spatialement explicite capable de simuler l'épidémiologie de *C. sordidus* [P15]. Le modèle est basé sur le déplacement local des adultes et les traits de vie de base (fécondité, développement larvaire, mortalité, ...). Ce modèle a été utilisé pour tester différents arrangements spatiaux de bananiers, sur l'épidémiologie du ravageur (Figure 5). Ce modèle servira également à tester des ressources hétérogènes réparties dans l'espace, comme des mosaïques de variétés ayant des sensibilités différentes.

II.B) Comment les réseaux trophiques des bioagresseurs sont-ils modifiés par les pratiques culturales ?

Publications: S1, S2

Les différentes espèces des réseaux trophiques des agroécosystèmes, en particulier les prédateurs généralistes, peuvent jouer un rôle important dans le contrôle des bioagresseurs (Carter & Rypstra, 1995; Cardinale *et al.*, 2003; Costamagna *et al.*, 2007). L'objectif de ce projet est de comprendre comment les populations du charançon du bananier, *C. sordidus*, sont régulées par des facteurs biotiques. Abera-Kalibata *et al.* (2007) ont montré le potentiel important de la régulation des populations de *C. sordidus* par des prédateurs généralistes. Ce potentiel de régulation est dépendant de la structure des réseaux trophiques qui peut être

modifiée par différentes pratiques agricoles, telles que l'ajout de plantes de couverture, et plus généralement par le niveau d'intensification de la culture. La thèse de Grégory Mollot (2009-2012), dont je suis l'encadrant principal fait partie intégrante de ce projet.

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote peut être particulièrement intéressante pour comprendre comment une plante de couverture modifie le réseau trophique dans les agrosystèmes à base de bananiers. Les variations en abondance naturelle des isotopes stables du carbone et de l'azote peuvent révéler la structure des réseaux trophiques (Ponsard & Ardit, 2001). Les isotopes stables sont particulièrement utiles quand des consommateurs polyphages prédominent, comme dans la litière et le sol (Oelbermann & Scheu, 2002). Les tissus animaux des consommateurs sont faiblement enrichis en ^{13}C en comparaison de leur source alimentaire: moyenne $\Delta_{\text{C}} = 0.4 \pm 1.4 \text{ ‰}$ (Gearing *et al.*, 1984). Ainsi, les valeurs en ^{13}C fournissent des informations sur l'identité du producteur primaire, en particulier si ces producteurs primaires du système diffèrent par leur valeur en ^{13}C . Notre modèle biologique est constitué d'une plante de couverture en C4 (*Brachiaria decumbens*) et de bananiers en C3, qui diffèrent substantiellement pour leur valeur en ^{13}C . Par rapport aux valeurs de référence, la déviation $\delta^{13}\text{C}$ du bananier est d'environ -26.5 ‰ (Yakir & Israeli, 1995) alors que les plantes en C4 varient entre -17.0 ‰ à -9.0 ‰ (Staddon, 2004). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des herbivores et des prédateurs indiquent donc si le producteur primaire à la base du réseau trophique était le bananier ou *B. decumbens*.

Alors que $\delta^{13}\text{C}$ est utile pour déterminer l'identité du producteur primaire à la base du réseau trophique, $\delta^{15}\text{N}$ est utile pour indiquer le niveau trophique de l'organisme dans le réseau. L'enrichissement isotopique Δ_{N} est la différence entre le $\delta^{15}\text{N}$ d'un organisme et le $\delta^{15}\text{N}$ de sa source alimentaire : moyenne $\Delta_{\text{N}} = 3.3 \pm 1.5 \text{ ‰}$ (Minagawa & Wada, 1984). Le $\delta^{15}\text{N}$ étant substantiellement enrichi à chaque transfert, les organismes se nourrissant à la base du réseau trophique seront moins enrichis que ceux se nourrissant au sommet du réseau trophique. Ainsi, la signature isotopique en azote d'un organisme indique son niveau trophique (Vander Zanden & Rasmussen, 1999; Ponsard & Ardit, 2000).

Ces ratios isotopiques sont déterminés par un spectromètre de masse couplé à un analyseur élémentaire. Pour nos études, les échantillons sont envoyés au Scottish Crop Research Institute laboratory for stable isotope analysis (Dundee, Ecosse).

Dans une première étude [S1], nous avons évalué l'effet de l'ajout d'une plante de couverture,

Brachiaria decumbens, sur la structure du réseau trophique dans une bananeraie, en analysant les variations en isotopes stables du carbone et de l'azote pour *C. sordidus*, et ses prédateurs potentiels (araignées, fourmis, scolopendres et forficules). L'ajout d'une plante de couverture ne modifie pas la niche trophique du charançon, indiquant l'absence d'effet *bottom up* de *B. decumbens* sur les populations de *C. sordidus* (Figure 6). Au contraire, la nouvelle ressource modifie la position trophique (indiquée par la signature en $\delta^{13}\text{C}$) des prédateurs généralistes. La plante de couverture, *B. decumbens*, forme une nouvelle ressource pour une communauté plus diverse d'insectes herbivores, ceux-ci constituant une ressource alternative pour les prédateurs généralistes. La plante de couverture peut donc potentiellement favoriser les populations de prédateurs et ainsi participer à la régulation du bioagresseur. Cette hypothèse de régulation doit être vérifiée dans les études futures.

Dans ce projet nous testerons les deux hypothèses suivantes :

- (i) les pratiques culturales modifient la structure des réseaux trophiques
- (ii) la structure des réseaux trophiques agit sur le potentiel de régulation du charançon, par des mécanismes tels que contrôle *top-down* et *bottom-up*, et prédation intra-gilde.

Le travail consiste à comprendre et à mesurer la régulation du charançon par les différentes espèces de la communauté (ressources, compétiteurs, prédateurs), puis d'estimer l'influence de la diversité spécifique de l'agroécosystème et plus généralement des pratiques culturales, sur cette régulation. Les mécanismes de régulation seront étudiés à trois niveaux : premièrement au champ par des mesures d'abondance et isotopiques ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$) des taxa visant à identifier les espèces régulatrices et les liens trophiques. En outre, ces analyses, couplées à des modèles basés sur la signature isotopique des sources (Phillips & Gregg, 2003), peuvent permettre d'identifier les taxa ayant un rôle clef dans l'écosystème (Coat *et al.*, 2009). Deuxièmement, les liens trophiques entre le charançon et certaines espèces ciblées dans le premier point devront être confirmés par différentes études au champ et au laboratoire. Enfin, les connaissances acquises dans les deux premiers points seront intégrées dans un modèle de simulation du réseau trophique, permettant de quantifier ces régulations et de les optimiser pour proposer des prototypes de systèmes de culture plus durables.

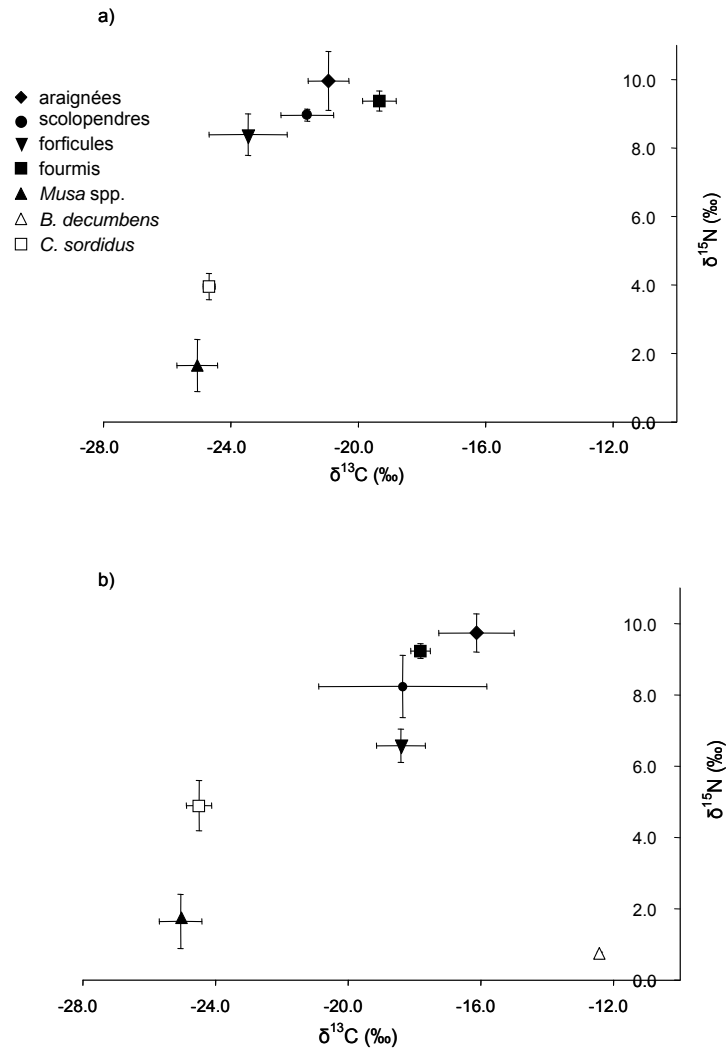


Figure 6. Modification du régime alimentaire des prédateurs généralistes de la litière dans un agroécosystème à base de bananier suite à l'ajout d'une plante de couverture (*Brachiaria decumbens*) attestée par les signatures en isotopes stables. Echantillons collectés dans des placettes (a) sans plantes de couverture ou (b) avec plantes de couverture. (Moyennes \pm SE)

Dans le cadre de la thèse de Grégory Mollot, une première étude a été réalisée afin d'établir un inventaire des différents taxa présents en bananeraie, de déterminer les groupes trophiques et d'estimer les liens trophiques possibles d'après la littérature (Figure 7). Les études sur les réseaux trophiques des arthropodes sont généralement rendues difficiles par l'incapacité à observer les événements de prédation. La PCR (*Polymerase Chain Reaction*) peut être utilisée pour étudier les contenus stomacaux de différents arthropodes prédateurs (Symondson, 2002). L'utilisation de cette technique peut permettre d'identifier les fréquences relatives de prédation. Cette mesure peut être utile pour classer l'importance des liens trophiques entre un

phytophage et chaque membre de sa communauté de prédateurs (Lundgren *et al.*, 2009). L'association des deux techniques, PCR et analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, n'a été réalisée que dans une étude récente (Hardy *et al.*, 2010). Cela constitue une voie prometteuse permettant une meilleure analyse des réseaux trophiques associant à la fois la caractérisation des liens proie-prédateur et les flux d'énergie dans le réseau (Carreon-Martinez & Heath, 2010). Dans une première série d'études, nous allons associer observation et estimation des taux de prédation par expérimentations au champ, analyses isotopiques et PCR (après mise au point d'amorces spécifiques des populations de charançon du bananier en Martinique) afin d'identifier les prédateurs du charançon et de caractériser l'intensité de la prédation. Une fois les prédateurs du charançon identifiés, nous nous intéresserons à l'identification de leurs proies alternatives en utilisant en particulier des amorces spécifiques des taxa identifiés comme proies potentielles dans les études préliminaires. Nous pourrions également comparer les résultats d'amplification aux accèsions GenBank®. La structure du

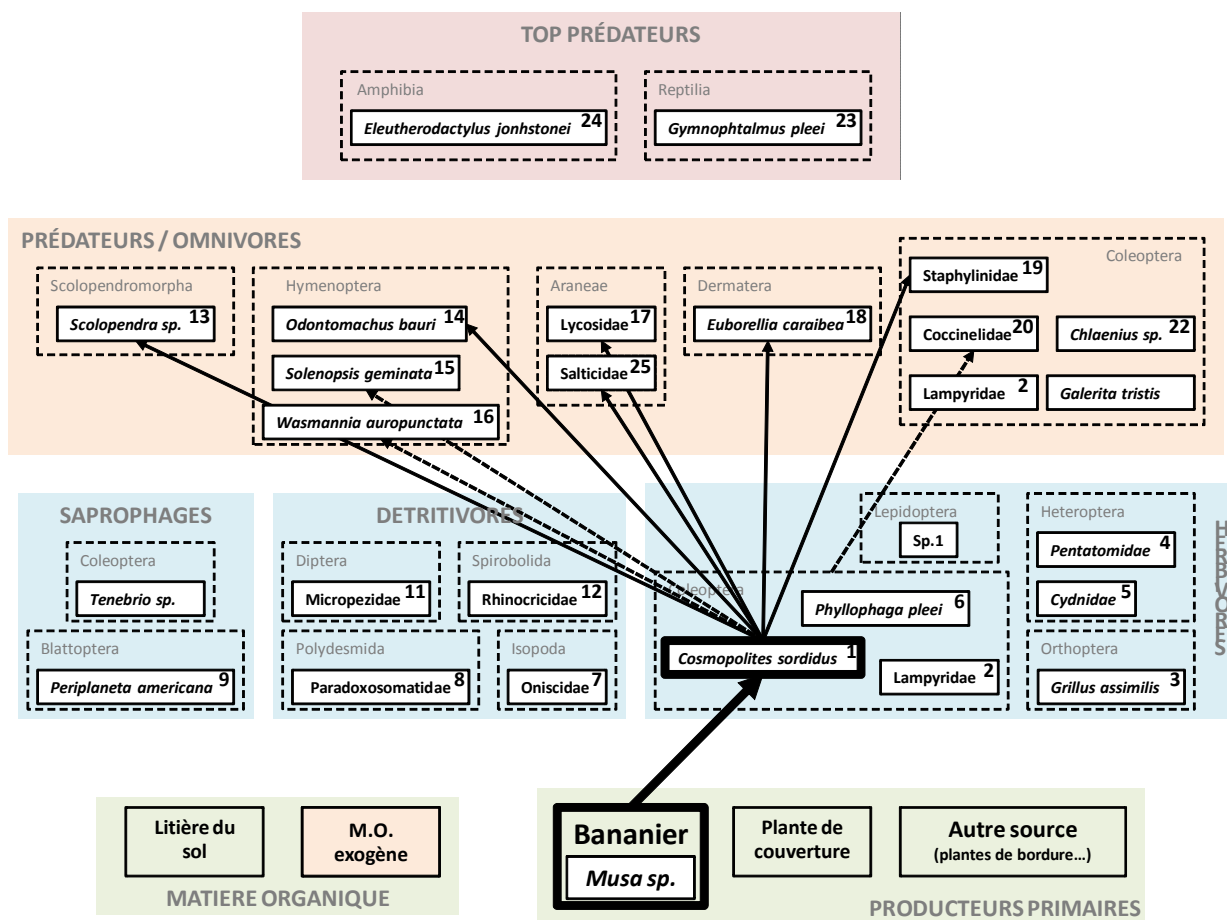


Figure 7. Ressources basales et taxa présents en bananeraies classés en fonction de leur groupe trophique. Les flèches représentent les liens entre le charançon du bananier, sa ressource et ses prédateurs potentiels (étude préliminaire issue du travail de thèse de Grégory Mollot).

réseau identifié, ainsi que la résultante sur la prédation du charançon seront étudiées en fonction de l'ajout de ressources dans l'agroécosystème, comme des plantes de couverture ou de la matière organique exogène.

A terme, ce projet de recherche inclut également la construction de modèles de fonctionnement d'agroécosystème permettant de simuler les liens entre sol, plantes et réseaux trophiques [S2]. Les thématiques sur la modélisation sont coordonnées par Philippe Tixier, modélisateur à l'UR26 avec qui je travaille étroitement. La modélisation des agroécosystèmes pourrait davantage prendre en compte les concepts d'écologie, tel que celui de réseau trophique. Un nombre croissant d'écosystèmes sont manipulés pour l'agriculture ou la conservation (Tilman *et al.*, 2002) et leurs fonctions écologiques ont besoin d'être maintenues (Cardinale *et al.*, 2006). Il est nécessaire de simuler le fonctionnement des systèmes agricoles afin d'aider à la conception de nouveaux agroécosystèmes productifs et durables basés sur des processus écologiques de régulation en remplacement de produits chimiques externes. Les structures des réseaux trophiques des agroécosystèmes affectent énormément leur performance agronomique et leur stabilité (Neutel *et al.*, 2007). Bien qu'il ait été reconnu depuis longtemps que les communautés sous-terraines et aériennes sont impliquées dans les fonctions basiques des agroécosystèmes, leurs actions ont souvent été ignorées en agronomie. En simulant les systèmes agricoles, les agronomes se focalisent souvent sur le continuum sol-plante-atmosphère (Jones *et al.*, 2003). Les modèles de réseaux trophiques pourraient ainsi être liés aux modèles sol-plante. Pour ce faire, les futures études doivent inclure les propriétés émergentes des agroécosystèmes, comme les interactions entre les communautés souterraines et aériennes, le contrôle des bioagresseurs par le biais des chaînes trophiques et les répercussions positives sur les propriétés des sols.

Ce projet s'inscrit dans l'axe prioritaire 1 du CIRAD « Intensification écologique ». En effet, la compréhension des processus écologiques de la régulation des bioagresseurs est un enjeu majeur pour élaborer des systèmes de culture économes en intrants (produits chimiques, énergie) et moins générateurs d'effets négatifs pour l'environnement. Le pilotage des systèmes vivants nécessite de comprendre et de mesurer les interactions entre les espèces présentes dans les agroécosystèmes.

En conclusion, les deux projets de recherche présentés explorent deux thèmes importants en écologie : le premier en écologie spatiale sur la dynamique spatiale en milieu hétérogène ; le second sur le lien entre productivité primaire, structure et régulation dans les réseaux trophiques. A un niveau plus appliqué, ces deux projets correspondent également à des leviers importants pour des pratiques pouvant être utilisées dans la conception de systèmes de culture : l'agencement spatial de la culture et des espèces associées et l'augmentation de la régulation par les ennemis naturels. Si dans un premier temps il est nécessaire d'accumuler résultats et expériences sur les projets proposés qui n'ont débuté que récemment, ces axes gagneraient à être rapprochés dans le futur. Des études sur la dynamique spatiale des réseaux trophiques ou des couples proie-prédateurs identifiés pourront être proposés, afin de répondre aux problématiques appliquées d'agencement spatial dans les nouveaux agroécosystèmes et de tester les travaux théoriques sur ces sujets (McCann *et al.*, 2005).

III – RÉFÉRENCES CITÉES

- Abera-Kalibata, A.M., Gold, C.S., Van Driesche, R.G., & Ragama, P.E. (2007) Composition, distribution, and relative abundance of ants in banana farming systems in Uganda. *Biological Control*, 40, 168-178.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F. (1994) *Host plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Byers, J.E. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology*, 81, 1225-1239.
- Calenge, C. & Basille, M. (2008) A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*, 252, 674-685.
- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., & Jullien, J.M. (2008) The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, 89, 555-566.
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., & Ives, A.R. (2003) Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6, 857-865.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992.
- Carey, J.R., Papadopoulos, N.T., Muller, H.G., Katsoyannos, B.I., Kouloussis, N.A., Wang, J.L., Wachter, K., Yu, W., & Liedo, P. (2008) Age structure changes and extraordinary lifespan in wild medfly populations. *Aging Cell*, 7, 426-437.
- Carreon-Martinez, L. & Heath, D.D. (2010) Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis. *Molecular Ecology*, 19, 25-27.
- Carter, P.E. & Rypstra, A.L. (1995) Top-down effects in soybean agroecosystems - spider density affects herbivore damage. *Oikos*, 72, 433-439.
- Chapman, D.S., Dytham, C., & Oxford, G.S. (2007) Modelling population redistribution in a leaf beetle: an evaluation of alternative dispersal functions. *Journal of Animal Ecology*, 76, 36-44.
- Clobert, J., Ims, R.A., & Rousset, F. (2004) Causes, mechanisms and consequences of dispersal. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*, 307-335.

- Coat, S., Monti, D., Bouchon, C., & Lepoint, G. (2009) Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*, 54, 1028-1041.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., & Difonzo, C.D. (2007) Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybeans. *Ecological Applications*, 17, 441-451.
- Dangles, O., Carpio, C., Barragan, A.R., Zeddiam, J.L., & Silvain, J.F. (2008) Temperature as a key driver of ecological sorting among invasive pest species in the tropical Andes. *Ecological Applications*, 18, 1795-1809.
- 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 Waele, D. & Elsen, A. (2007) Challenges in tropical plant nematology. *Annual Review of Phytopathology*, 45, 457-485.
- Doak, P. (2000) Population consequences of restricted dispersal for an insect herbivore in a subdivided habitat. *Ecology*, 81, 1828-1841.
- Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, 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.
- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., & David, P. (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 130-135.
- 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.
- 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.
- Gearing, J.N., Gearing, P.J., Rudnick, D.T., Requejo, A.G., & Hutchins, M.J. (1984) Isotopic variability of organic-carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1089-1098.
- Grinnell, J. (1917) Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51, 115-128.

- Hardy, C.M., Krull, E.S., Hartley, D.M., & Oliver, R.L. (2010) Carbon source accounting for fish using combined DNA and stable isotope analyses in a regulated lowland river weir pool. *Molecular Ecology*, 19, 197-212.
- Hirzel, A.H. & Le Lay, G. (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372-1381.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992) Disturbance, diversity, and invasion - Implications for conservations. *Conservation Biology*, 6, 324-337.
- 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.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Jones, J.W., Hoogenboom, G., Porter, C.H., Boote, K.J., Batchelor, W.D., Hunt, L.A., Wilkens, P.W., Singh, U., Gijsman, A.J., & Ritchie, J.T. (2003) The DSSAT cropping system model. *European Journal of Agronomy*, 18, 235-265.
- 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.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 199-204.
- Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1987) Effect of larval host on life-history traits of the mediterranean fruit fly, *Ceratitidis 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.
- Levine, J.M., Adler, P.B., & Yelenik, S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7, 975-989.
- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions - Lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 133-137.
- Lounibos, L.P. (2002) Invasions by insects vectors of human disease. *Annual Review of Entomology*, 47, 233-266.
- Lundgren, J.G., Ellsbury, M.E., & Prischmann, D.A. (2009) Analysis of the predator community of a subterranean herbivorous insect based on polymerase chain reaction. *Ecological Applications*, 19, 2157-2166.

- Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., & Ulanowicz, R.E. (2005) The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8, 513-523.
- Minagawa, M. & Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food-chains - further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M., & Carey, J.R. (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 316-320.
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P., Van De Koppel, J., Hoenderboom, G., Vos, A., Kaldewey, C., Berendse, F., & De Ruiter, P.C. (2007) Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 449, 599-602.
- Oelbermann, K. & Scheu, S. (2002) Stable isotope enrichment ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae : Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia*, 130, 337-344.
- Phillips, D.L. & Gregg, J.W. (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136, 261-269.
- Ponsard, S. & Arditì, R. (2000) What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology*, 81, 852-864.
- Ponsard, S. & Arditì, R. (2001) Detecting omnivory with $\delta^{15}\text{N}$ - Comment from Ponsard & Arditì. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 20-21.
- Prokopy, R.J. & Roitberg, B.D. (1984) Foraging behavior of true fruit flies [Tephritidae]. *American Scientist*, 72, 41-49.
- 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.
- Samietz, J. & Berger, U. (1997) Evaluation of movement parameters in insects - bias and robustness with regard to resight numbers. *Oecologia*, 110, 40-49.

- 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.
- Schowalter, T.D. (2000) *Insect ecology: an approach*. Academic Press, San Diego.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170-176.
- Soberon, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19644-19650.
- Stacey, P.B. & Taper, M. (1992) Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications*, 2, 18-29.
- Staddon, P.L. (2004) Carbon isotopes in functional soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 148-154.
- Symondson, W.O.C. (2002) Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11, 627-641.
- Tilman, D. (1980) Resources - a graphical mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist*, 116, 362-393.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418, 671-677.
- 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.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (1999) Primary consumer delta $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80, 1395-1404.
- Vila, M. & Weiner, J. (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 105, 229-238.
- Wagner, T.L., Wu, H.I., Sharpe, P.J.H., Schoolfield, R.M., & Coulson, R.N. (1984) Modelling insect development rates : a literature review and application of a biophysical model. *Annals of the Entomological Society of America*, 77, 208-225.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Yakir, D. & Israeli, Y. (1995) Reduced solar irradiance effects on net primary productivity (NPP) and the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values in plantations of *Musa* sp., Musaceae. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59, 2149-2151.