



HAL
open science

Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion.

Pierre-François Duyck

► **To cite this version:**

Pierre-François Duyck. Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion.. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de la Réunion, 2005. Français. NNT : . tel-00470566

HAL Id: tel-00470566

<https://theses.hal.science/tel-00470566v1>

Submitted on 7 Apr 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE LA REUNION

Faculté des Sciences et Technologies

THESE

présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le

DIPLOME DE DOCTORAT

Discipline: Biologie Animale

Ecole Doctorale Interdisciplinaire

Accueil: CIRAD, UMR 53, Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical
CNRS, UMR 5175, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE)

Compétition interspécifique et capacités invasives.

Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion.

par

Pierre-François DUYCK

soutenue le 9 décembre 2005 devant le jury composé de

Patrice DAVID, Chargé de Recherche HDR, CNRS Montpellier

Co-directeur

Jean-Paul MONGE, Professeur, Université de Tours

Rapporteur

Serge QUILICI, Chercheur HDR, CIRAD Réunion

Directeur de thèse

Bernard REYNAUD, Chercheur HDR, CIRAD Réunion

Président

Christophe THEBAUD, Professeur, Université de Toulouse

Rapporteur

Résumé

Malgré les procédures de quarantaine, de nombreuses invasions par des mouches des fruits polyphages (famille des Tephritidae) ont été observées dans différentes parties du monde. Dans cette étude les paramètres démographiques, des co-infestations expérimentales dans un même fruit et l'interférence entre femelles adultes sont comparés entre quatre espèces de Tephritidae : trois espèces invasives qui se sont installées successivement à La Réunion et une espèce endémique de cette île.

Les résultats suggèrent un trade-off interspécifique entre les traits K et r . La compétition larvaire a un effet négatif sur le poids pupal et la survie larvaire. Chez les femelles adultes, des comportements d'expulsion loin du fruit par d'autres femelles ont été observés. L'asymétrie de la compétition larvaire et des interactions directes entre femelles semble corrélée au rang d'établissement sur l'île, l'espèce arrivée la plus récemment ayant de bonnes performances dans la compétition larvaire comme dans l'aptitude à déplacer d'autres femelles d'un fruit.

La coexistence entre espèces est cependant permise par la variabilité de la tolérance aux conditions climatiques (température et humidité) et par celle de la gamme d'hôtes. L'espèce endémique a non seulement de plus faibles paramètres de survie et de fécondité que les autres espèces mais voit également les axes climatiques et de ressource de sa niche inclus dans celles de ses compétiteurs. Une coexistence stable devrait s'installer entre les trois espèces invasives alors que l'extinction de l'espèce endémique est considérée comme possible.

Mots-clés: compétition interspécifique, interférence, invasion biologique, Tephritidae

Interspecific competition and invasive ability. A case study of Tephritidae in La Réunion Island

Despite quarantine procedures, many invasions by polyphagous fruit flies (family Tephritidae) have been observed in various parts of the world. In this study we compare four species within this family: three successive invaders in La Réunion and one endemic species from this island with respect to demographic parameters, experimental co-infestations by larvae on the same fruit and behavioural interference between adults.

The results suggest an interspecific trade-off between K and r traits. Larval competition has a negative effect on pupal weight and larval survival. In behavioural trials, some adult females are able to drive out females of other species from a fruit. The asymmetry of larval competition and direct interactions among females seems to be correlated with the temporal rank of establishment on the island, the species arrived more recently showing a good performance in larval competition and in driving out other females from the fruit.

However, coexistence among species is allowed because of the variability in tolerance to climatic conditions (temperature and humidity) and host-plants range. The endemic species has lower fecundity and survival parameters than the other species, and moreover has both the climatic and resource axes of its niche included in those of other competing species. We predict the stable coexistence among the three invasive species while the extinction of the endemic species may occur.

Key-words: interspecific competition, interference, biological invasion, Tephritidae

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier les deux encadrants de ce travail: Serge Quilici, directeur de cette thèse et ami, pour m'avoir donné goût à la recherche et pour ses encouragements à réaliser ce projet, et Patrice David, pour avoir apporté une vision beaucoup plus générale du sujet, pour son accueil lors de mes séjours au CEFÉ, pour sa patience et le temps passé à me corriger.

Merci à Bernard Reynaud, Magalie Jannoyer, Emmanuelle Remy, Gabriel De Taffin, Hubert De Bon et Remy Hugon pour la confiance qu'ils m'ont accordé et les nombreux échanges pour obtenir le financement de la thèse.

Merci à Serge Glénac et Jim Payet pour l'élevage des mouches et leurs idées concernant la mise en place des expériences. Je les remercie également pour leur accueil et leur soutien depuis mon arrivée à La Réunion.

Merci à Philippe Ryckewaert pour l'initiation vidéo "combats de mouches" et à toute l'équipe entomo notamment Lulu, Antoine, Fred, Moutou et André pour leur sympathie et leur aide.

Je remercie les membres des comités de thèse: Gérard Duvallet, Doyle Mckey et John Thompson pour les discussions et relectures de manuscrits ainsi que les membres du jury et rapporteurs pour avoir accepté de juger ce travail.

Merci à l'IFB et aux personnes sélectionnées du "Concours Jeunes Chercheurs" à Porquerolles, pour les discussions enrichissantes, et particulièrement, à Sandrine Pavoine, pour son aide en statistiques.

Merci aux stagiaires, Caroline, Guillemette et Raphaël, pour leur contribution à ce travail, à Hélène et Pascal, pour les idées, relectures de manuscrits et bavardages. Merci à Frédéric Chiroleu, Jacques Veslot et Matthieu Goussef, pour leur aide à la pratique de R, à Henri et Philippe pour les dépannages informatiques, à Chantal, Magalie, Micheline, Océane, pour tous les services rendus.

Merci à mes parents pour leur soutien durant toutes mes études. Je tiens également à remercier Nico, Pierre, Pic, ma famille présente à La Réunion, les tigres et tous les autres pour tous les bons moments partagés durant cette période.

Enfin je tiens surtout à remercier Raquel, pour son aide aux manips des week-ends, pour la relecture de ce document et surtout pour m'avoir supporté durant ces trois années.

Table des matières

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

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

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

Liste des Annexes

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

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

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

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

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

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

Chapitre I - Problématique

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

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

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

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

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

I.A Compétition et coexistence

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

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

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

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

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

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

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

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

I.C La compétition interspécifique et les invasions

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

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

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

I.D Objectifs

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

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

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

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

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

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

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

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

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

II.A Présentation de La Réunion

II.A.1 Situation géographique

La Réunion est une île tropicale de l'hémisphère sud ($55^{\circ}29'$ de longitude Est et $21^{\circ}53'$ de latitude Sud), située à 800 km à l'est de Madagascar (Figure 1). Elle appartient à l'archipel des Mascareignes qui comprend également les îles Maurice (à 200 km au nord-est de La Réunion) et Rodrigues (à 800 km à l'est). Elle est la partie émergée d'un énorme volcan bouclier de 7000 m de hauteur. L'île couvre une surface de 2512 km² et culmine au Piton des Neiges à 3070 m d'altitude. De sa position tropicale, son état insulaire et son relief tourmenté résultent une multitude de microclimats, ce qui entraîne une grande diversité des plantes sauvages et cultivées. Toutefois, deux principales régions climatiques peuvent être définies:

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

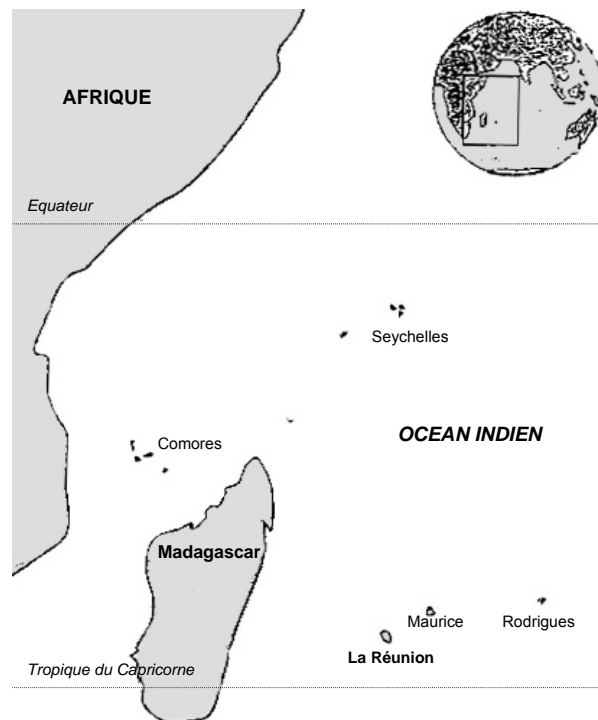


Figure 1. Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien.

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

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

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

II.A.2 L'agriculture réunionnaise

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

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

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

II.B Les mouches des fruits nuisibles à La Réunion

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

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

II.B.1 Taxonomie

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

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

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

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

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

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

II.B.2 Description

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

II.B.2.1 *Ceratitis catoirii*

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

II.B.2.2 *Ceratitis capitata*

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

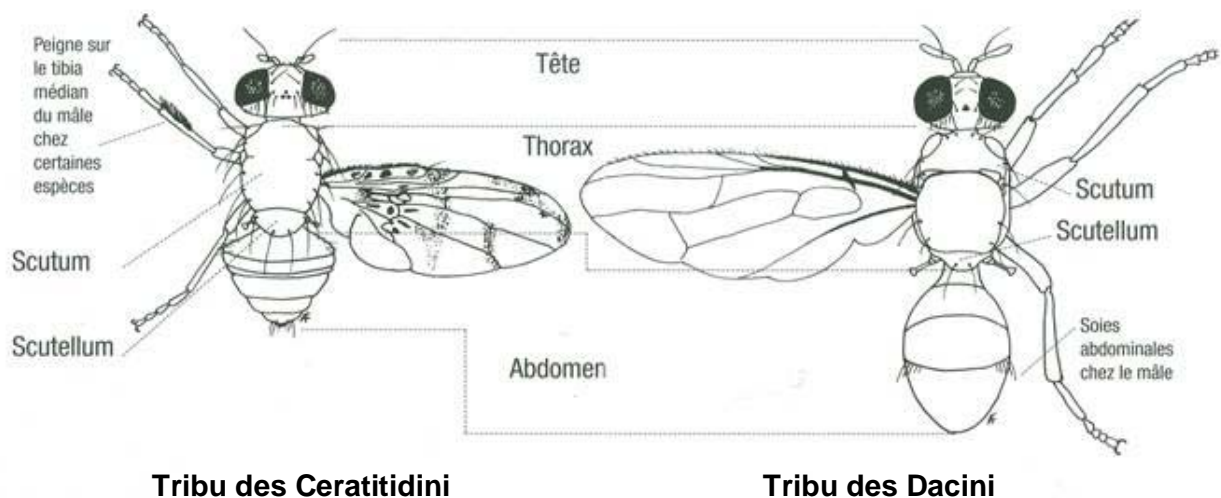


Figure 2. Eléments de morphologie des Tephritidae (Dessins A. Franck extrait de Quilici & Jeuffrault (2001))

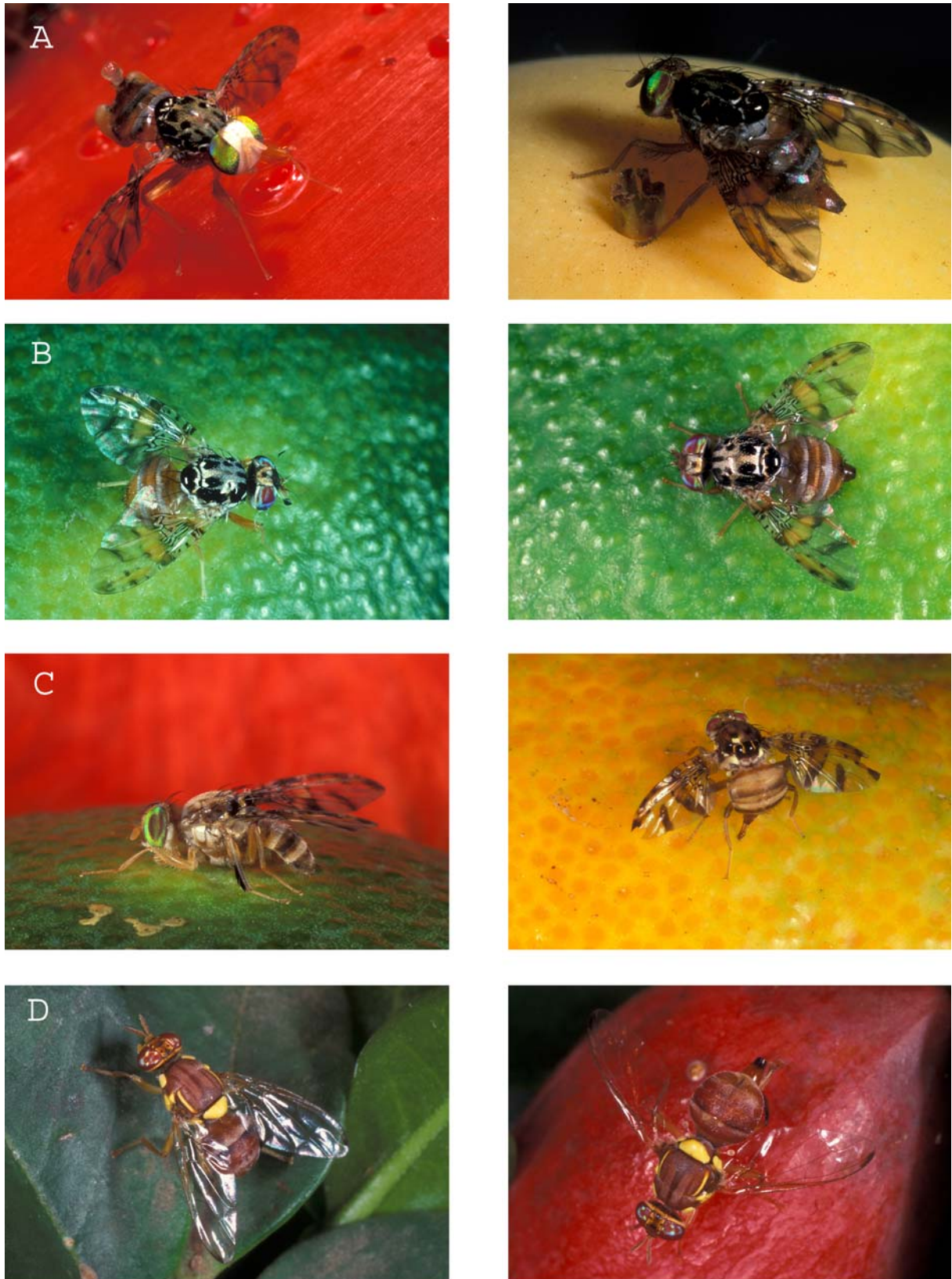


Figure 3. Mâle (photos de gauche) et femelle (photos de droite) de (A) *Ceratitis catonii*, (B) *Ceratitis capitata*, (C) *Ceratitis rosa* et (D) *Bactrocera zonata* (Photos A. Franck, D. Vincenot).

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

II.B.2.3 *Ceratitis rosa*

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

II.B.2.4 *Bactrocera zonata*

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

II.B.3 Distribution géographique

II.B.3.1 *Ceratitis catoirii*

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

II.B.3.2 *Ceratitis capitata*

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

II.B.3.3 *Ceratitis rosa*

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

II.B.3.4 *Bactrocera zonata*

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

II.B.4 Historique des invasions à La Réunion

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

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

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

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

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

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

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

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

détectée depuis 1986 (White *et al.*, 2000). Pour ces quatre espèces, une histoire identique de successions d'invasions a donc été observée entre les deux îles, excepté que *C. catairii* est maintenant considérée comme éteinte de l'île, n'ayant pas été retrouvée depuis 20 ans (Orian & Moutia, 1960; White *et al.*, 2000).

II.B.5 Cycle de développement et biologie

Le cycle de développement des Tephritidae est résumé sur la Figure 4. Les œufs, qui mesurent environ 1 mm, sont blancs et légèrement arqués. A l'éclosion, de minuscules asticots émergent des œufs. Les nutriments dont les larves se nourrissent, glucides, protéines et eau, sont tirés du milieu dans lequel elles se développent, c'est à dire la pulpe du fruit. La durée du développement larvaire, qui comprend trois stades (L1, L2, L3), peut varier fortement pour une espèce donnée en fonction du fruit-hôte (Carey, 1984;

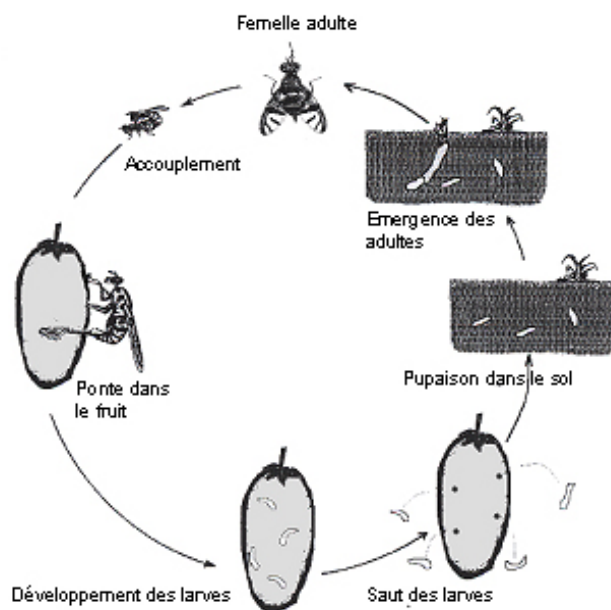


Figure 4. Cycle de développement des mouches des fruits (Brévault, 1999).

Fernandes-Da-Silva & Zucoloto, 1993). A l'issue du troisième stade larvaire, l'asticot quitte le fruit en sautant, comme mû par un véritable ressort. Il retombe alors sur le sol dans lequel il s'enfonce pour se nymphosier, formant alors une puppe de laquelle émergera l'adulte. Trois

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

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

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

II.B.6 Méthodes de lutte

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

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

Chapitre III - Invasions et compétition interspécifique chez les Tephritidae

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

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

III.A Contexte

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

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

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

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

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

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

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

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

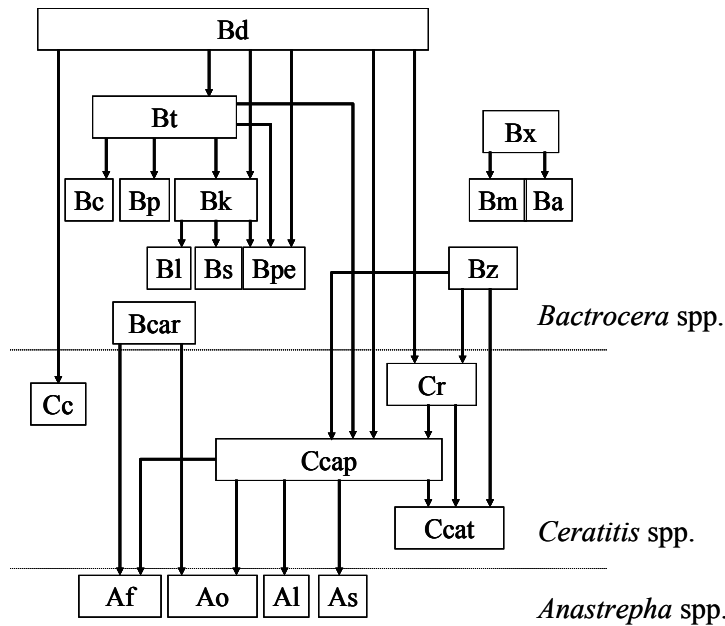


Figure 5. Diagramme des liens d'invasion recensés entre les Tephritidae polyphages du Tableau 2. Chaque flèche représente la direction de l'invasion et du déplacement compétitif d'une espèce de Tephritidae par une autre. Un seul lien peut représenter plusieurs événements indépendants (comme Hawaii (1945)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

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

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

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

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

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

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

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

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

III.C.1 La température

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

III.C.2 L'humidité

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

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

III.C.3 La plante hôte

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

III.C.4 Les ennemis naturels

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

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

III.D Mécanismes de compétition

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

III.D.1 Potentiel biotique

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

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

III.D.2 Interactions entre adultes

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

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

III.D.3 Interactions entre larves

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

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

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

III.E Discussion

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

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

Chapitre IV - Traits d'histoire de vie

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

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

IV.A Contexte

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

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

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

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

IV.B Démarche

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

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

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

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

Une balle de tennis de table orange, coupée en deux, et percée de 24 trous régulièrement espacés ($418 \pm 90 \mu\text{m}$), contenant un morceau de manguier et insérée dans une base en plastique, était utilisée comme support de ponte. Chaque matin de nouveaux supports de ponte étaient placés dans chacune des 120 cages afin de mesurer la fécondité quotidienne. Le jour suivant, le nombre d'œufs était compté et chaque support de ponte était remplacé par un nouveau et lavé (dans le but d'enlever tous les œufs et d'éventuelles phéromones de marquage) pour utilisation ultérieure. Afin de maintenir les femelles dans des conditions constantes, les mâles morts étaient remplacés par de nouveaux de la même cohorte. La procédure était répétée jusqu'à la mort de la dernière femelle.

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

IV.B.2 Calcul et analyse des paramètres démographiques

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

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

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

IV.C Résultats

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

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

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

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

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

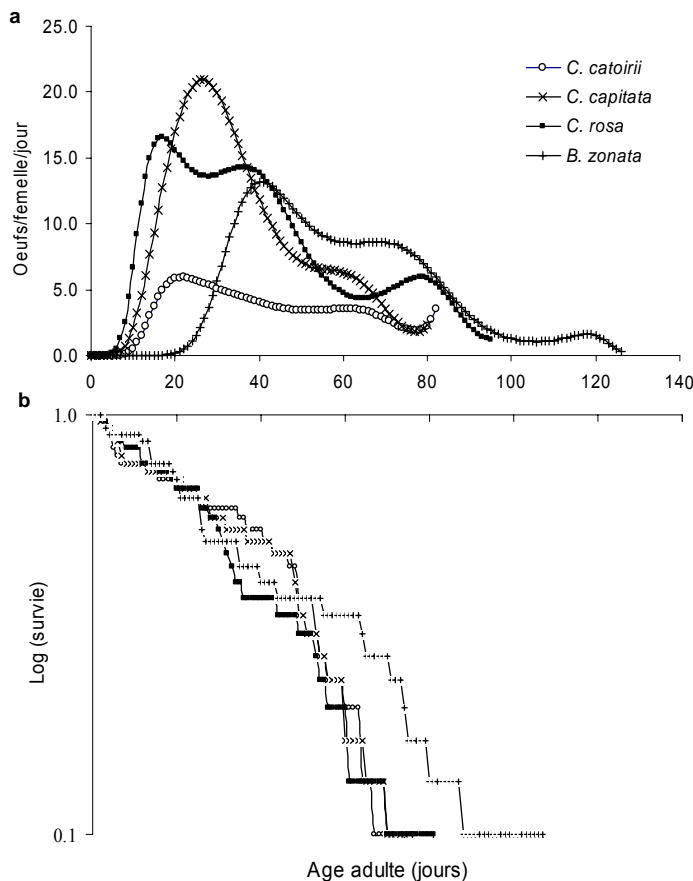


Figure 6. Fécondité et survie des quatre espèces de Tephritidae. (a) Nombre d'œufs pondus par femelle et par jour. Afin d'éviter les extrapolations, chaque courbe est stoppée à l'âge maximum atteint expérimentalement par les individus. (b) Survie des femelles de chaque espèce

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

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

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

Paramètres	unité	<i>C. catoirii</i>		<i>C. capitata</i>		<i>C. rosa</i>		<i>B. zonata</i>	
		valeur	[95% IC]	valeur	[95% IC]	valeur	[95% IC]	valeur	[95% IC]
Fécondité brute (GRR)	œufs/femelle	137.1	[85.2, 174.7]	344.5	[283.3, 405.7]	389.3	[222.6, 536.1]	303.0	[228.3, 367.9]
Fécondité nette (R_0)	œufs/femelle	18.2	[10.6, 25.8]	130.6	[87.5, 162.5]	128.4	[76.1, 177.7]	66.3	[33.7, 101.2]
Taux d'accroissement naturel (r)		0.059	[0.048, 0.066]	0.115	[0.104, 0.123]	0.110	[0.097, 0.119]	0.069	[0.057, 0.077]
Taux de natalité (b)		0.128	[0.117, 0.137]	0.121	[0.113, 0.128]	0.120	[0.109, 0.128]	0.096	[0.084, 0.104]
Taux de mortalité (d)		-0.069	[-0.071, -0.067]	-0.006	[-0.009, -0.004]	-0.010	[-0.012, -0.009]	-0.027	[-0.030, -0.025]
Taux de multiplication (λ)		1.061	[1.050, 1.068]	1.122	[1.109, 1.131]	1.116	[1.102, 1.126]	1.072	[1.059, 1.080]
Temps de génération moyen (T)	jours	48.8	[46.3, 51.5]	42.3	[39.9, 44.9]	44.2	[41.8, 47.3]	60.6	[57.7, 64.8]
Temps de doublement (DT)	jours	11.7	[10.5, 14.3]	6.0	[5.6, 6.7]	6.3	[5.8, 7.1]	10.0	[9.0, 12.1]
Age moyen en population stable (\bar{a})	jours	9.8	[9.0, 10.9]	7.1	[6.6, 7.6]	7.6	[7.1, 8.4]	11.4	[10.5, 12.6]
taille des oeufs \pm SD*	mm	1.026 \pm 0.032 ^a		0.783 \pm 0.025 ^c		0.866 \pm 0.038 ^b		1.036 \pm 0.041 ^a	
poids des pupes \pm SD*	10 ⁻⁴ g	112 \pm 14 ^b		94 \pm 9 ^d		107 \pm 12 ^c		118 \pm 13 ^a	

IV.D Discussion

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

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

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

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

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

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

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

Chapitre V - Mécanismes de compétition

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

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

V.A Contexte

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

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

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

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

V.B Démarche

Les différentes expérimentations ont été conduites avec les élevages de laboratoire décrits dans le Chapitre IV. Pour les expérimentations sur les adultes, des femelles naïves (sans expérience d'oviposition préalable) ont été étudiées à leur pic de fécondité (entre 20 et 25 jours pour les trois *Ceratitis* spp. et entre 40 et 45 jours pour *B. zonata*, Chapitre IV). Pour toutes les expériences en laboratoire, les conditions étaient $25\pm 1^\circ\text{C}$, $80\pm 10\%\text{RH}$, photopériode 12:12.

V.B.1 Compétition larvaire

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

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

V.B.2 Compétition entre adultes

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

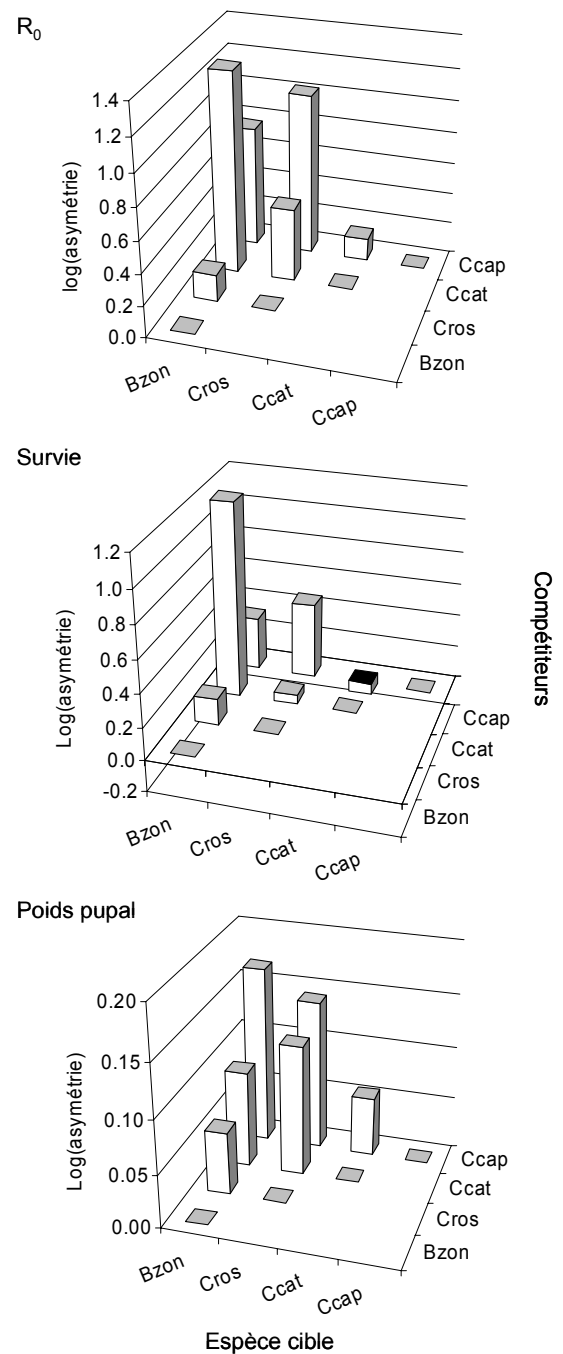


Figure 7. Asymétrie de la compétition dans des infestations croisées deux à deux pour quatre espèces de Tephritidae. Bzon = *Bactrocera zonata*, Cros = *Ceratitis rosa*, Ccap = *C. capitata*, Ccat = *C. catovirii*.

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

V.C Résultats

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

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

V.D Discussion

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

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

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

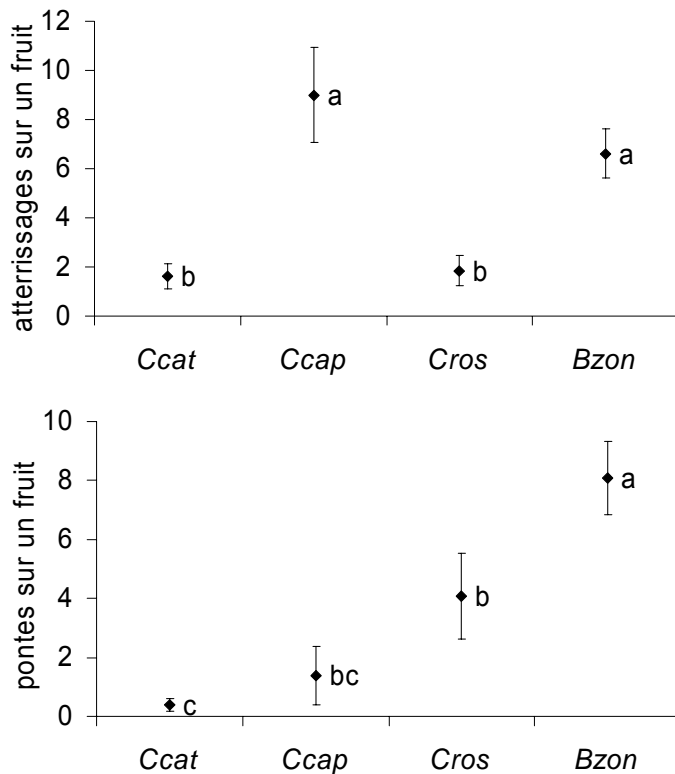


Figure 8. Nombre moyen d'atterrissages sur un fruit et de pontes dans un fruit pendant un essai en grande cage. (n = 13, GLM avec erreur de Poisson, $P < 0.05$). Les abréviations des noms d'espèce sont données dans la Figure 7.

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

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

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

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

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

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

Chapitre VI - Influence du climat

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

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

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

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

VI.A Contexte

Les espèces envahissantes modifient les communautés locales en formant de nouveaux réseaux d'interactions interspécifiques. L'émergence de nouvelles relations trophiques a souvent des conséquences spectaculaires sur les communautés indigènes, en particulier dans le cas d'introductions de prédateurs dans des îles isolées, initialement dépourvues de prédateurs (Fritts & Rodda, 1998). Cependant, les interactions compétitives et la 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 de vérifier dans quelle mesure les expériences de laboratoire sur les axes de la niche peuvent être utilisés pour prédire quelles combinaisons d'espèces vont coexister.

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

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

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

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

VI.B Démarche

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

VI.B.1 Influence de la température au laboratoire

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

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

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

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

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

VI.B.3 Collecte des données de terrain

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

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

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

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

VI.C Résultats

VI.C.1 Influence des facteurs abiotiques au laboratoire

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

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

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

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

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

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

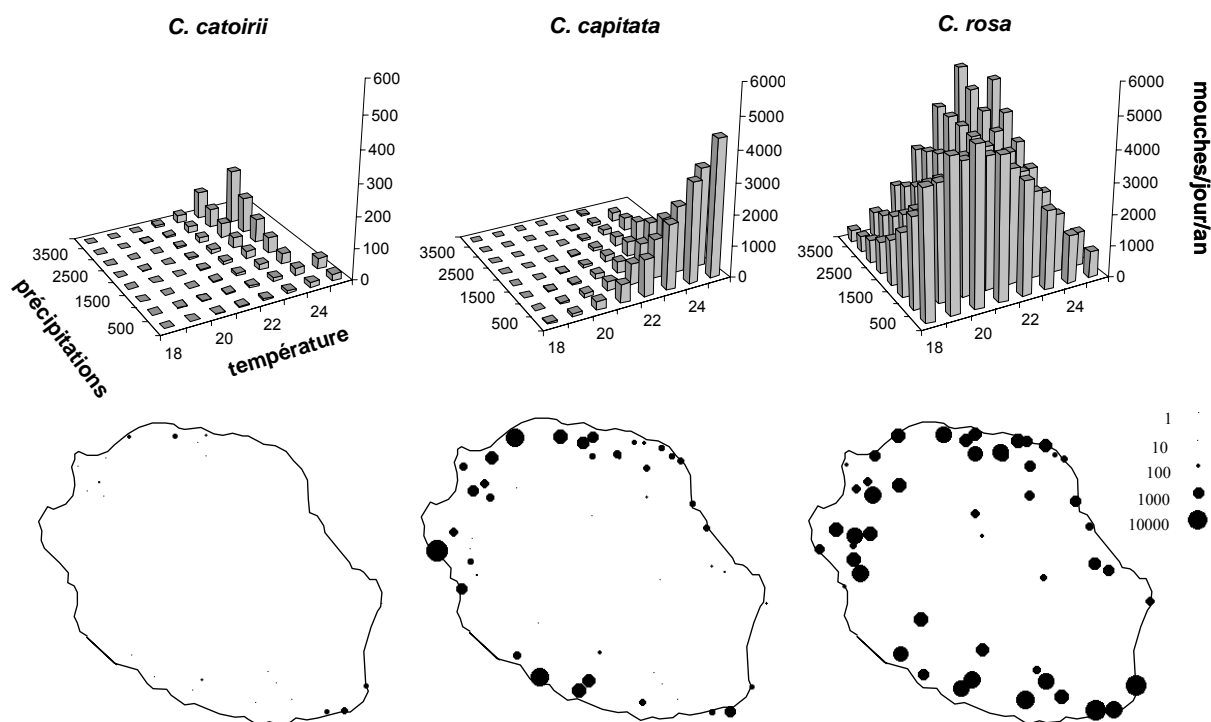


Figure 9. Abondance des adultes attrapés dans des pièges (en fonction de la température et des précipitations) et répartition à La Réunion des adultes des trois *Ceratitis* spp. Notez le changement d'échelle entre *C. catoirii* et les deux autres espèces sur les graphiques supérieurs.

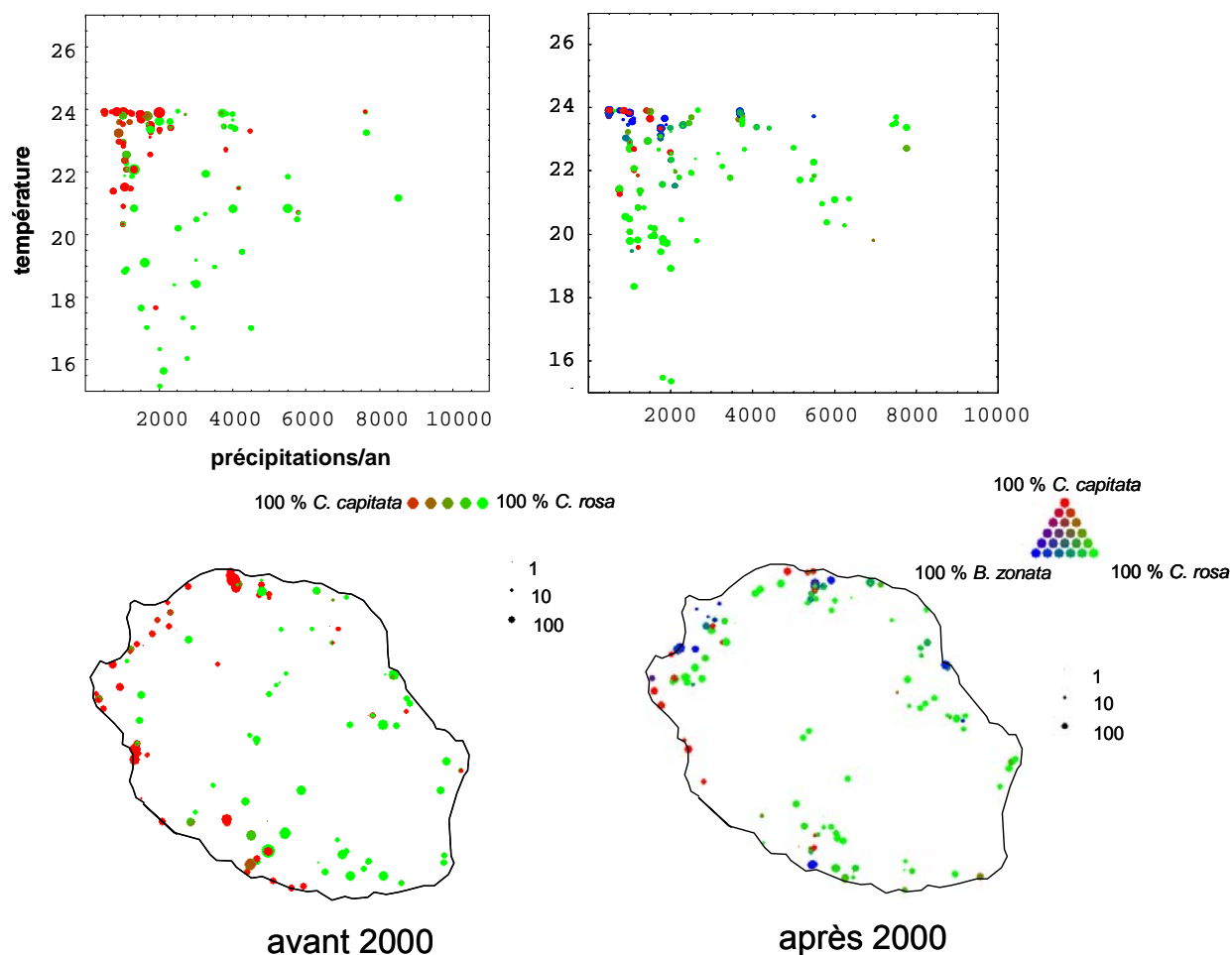


Figure 10. Abondance relative des larves dans les fruits (en fonction de la température et des précipitations) et leur répartition à La Réunion avant et après 2000. Chaque échantillon est représenté par un cercle, la taille et la couleur de chacun représente, respectivement, le nombre total de mouches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

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

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

VI.D Discussion

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

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

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

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

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

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

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

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

Chapitre VII - Influence de la plante hôte

VII.A Contexte

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

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

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

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

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

VII.B Démarche

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

VII.B.1 Relation entre poids pupal et fécondité

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

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

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

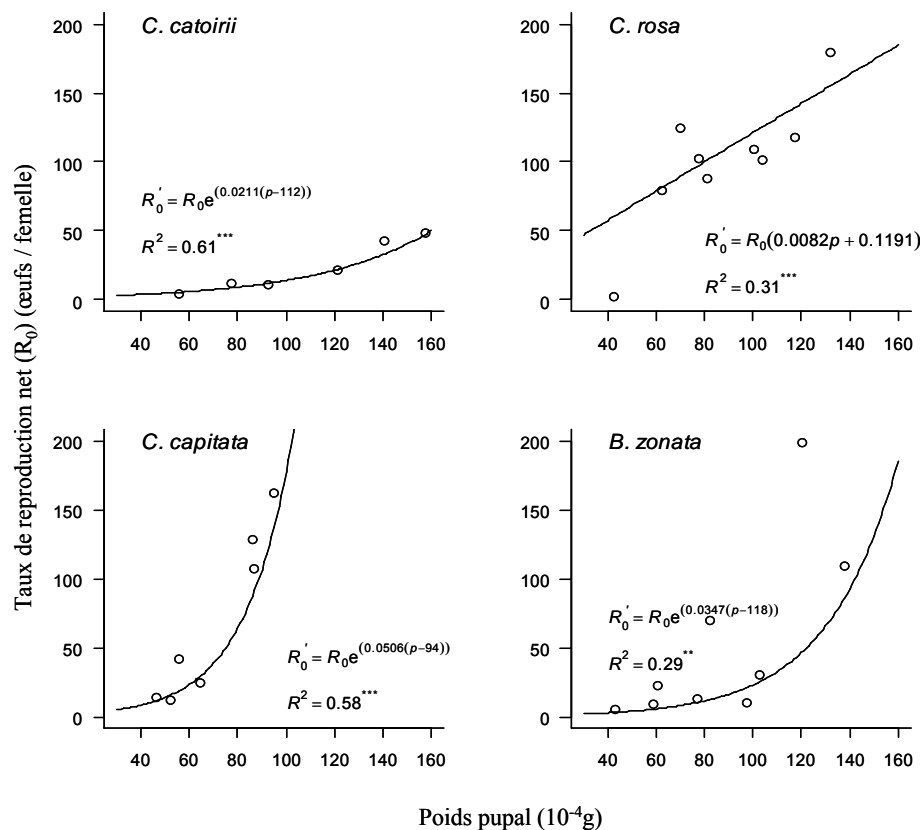
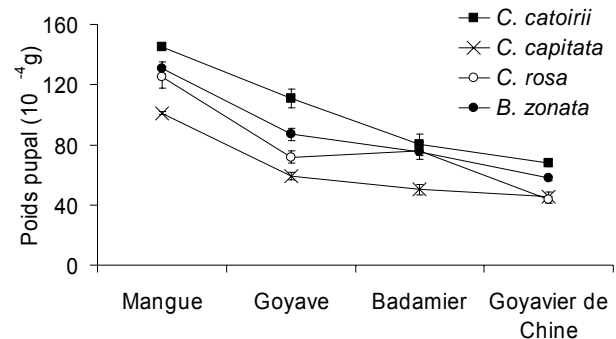


Figure 11. Estimation du taux de reproduction net (R_0) en fonction du poids pupal pour les quatre espèces de Tephritidae. Seules les moyennes sont représentées. Les modèles sont testés à partir de toutes les répétitions (** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

VII.C Résultats

VII.C.1 Relation entre poids pupal et fécondité

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



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

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

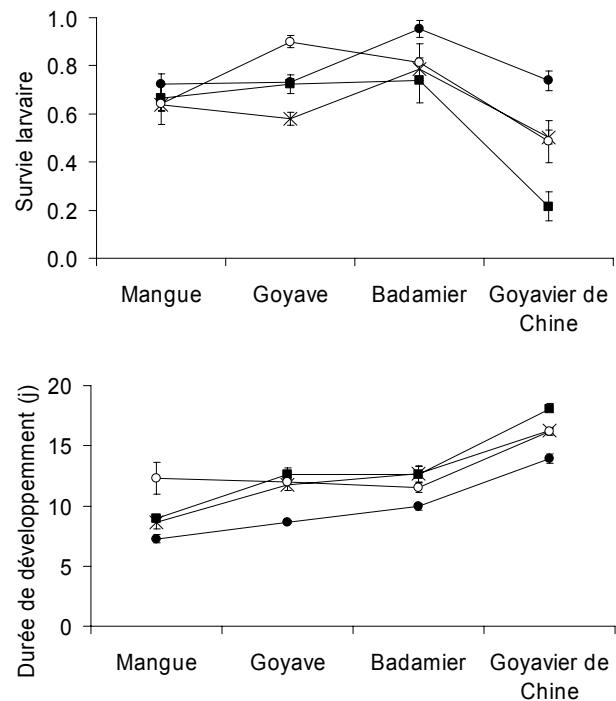


Figure 12. Poids pupal, survie et durée de développement larvaire (moyenne \pm erreur type) pour les quatre espèces de Tephritidae élevées sur quatre espèces de plantes hôtes.

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

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

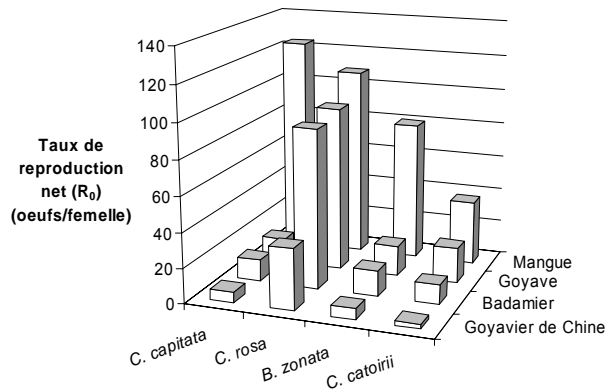


Figure 13. Influence du fruit hôte sur le taux de reproduction net (R_0) des quatre espèces de Tephritidae.

VII.D Discussion

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

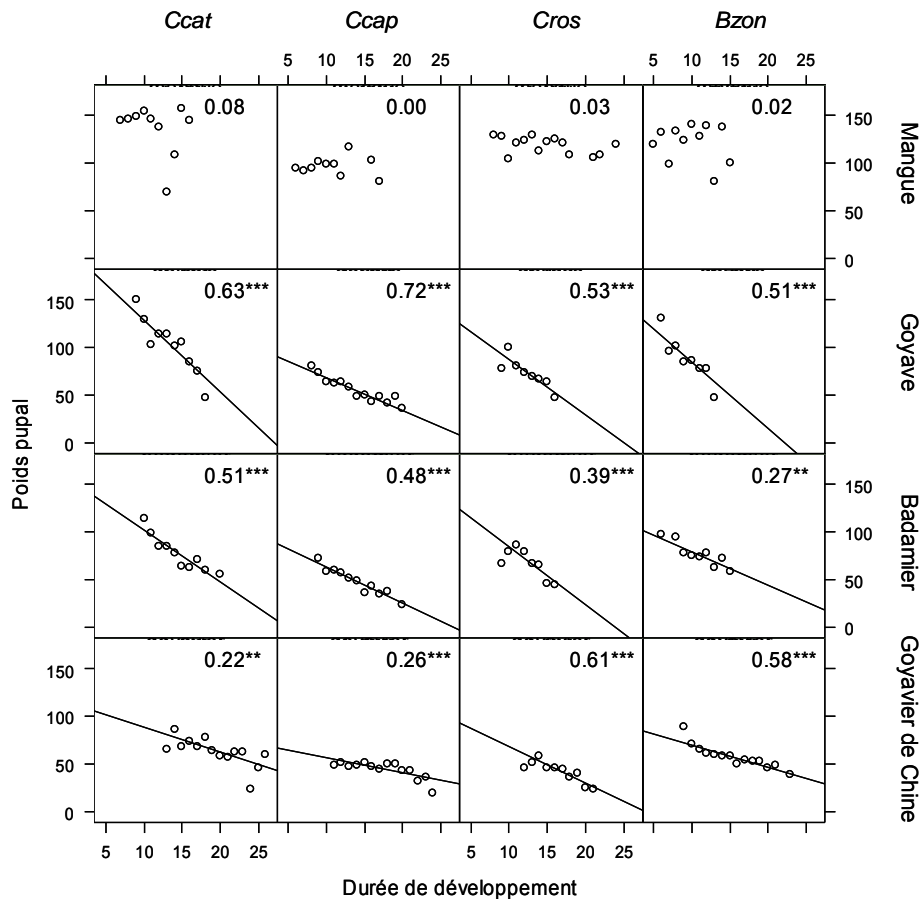


Figure 14. Relation entre poids pupal (10^{-4} g) et durée de développement (j) pour les quatre espèces de Tephritidae élevées sur quatre espèces plantes hôtes. Les coefficients de corrélation (R^2) sont donnés sur le graphique. Seules les moyennes sont représentées. Les modèles sont testés à partir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

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

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

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

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

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

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

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

Chapitre VIII - Discussion générale

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

VIII.B Opportunités de coexistence

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

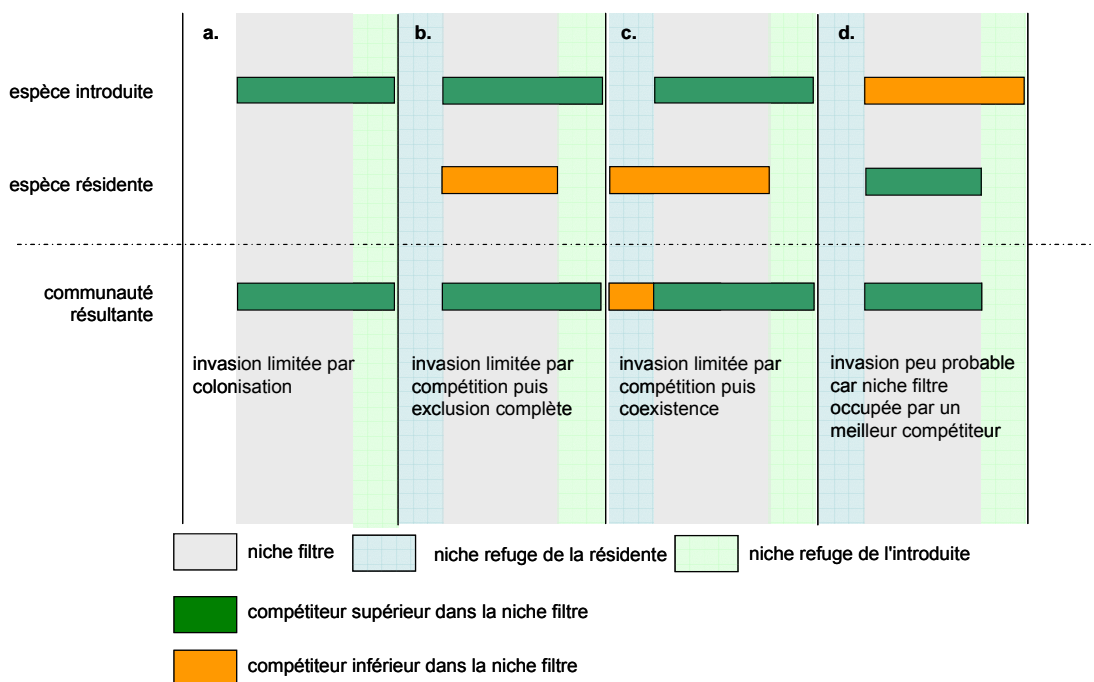


Figure 15. Différents scénarios simplifiés d'invasions et prédiction de la communauté résultante en fonction de la présence d'une espèce résidente, de la capacité à la compétition et de la largeur de la niche écologique de celle-ci. La niche «filtre» correspond à l'habitat dans lequel une espèce introduite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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

VIII.E Implications pratiques

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

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

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

VIII.F Perspectives

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

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

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

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

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

Bibliographie

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- Reznick, D., Bryant, M.J., & Bashey, F. (2002) *r*- and *K*-selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83, 1509-1520.
- Richardson, D.M. & Rejmanek, M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10, 321-331.
- Rivals, P. (1951) Notes sur les diverses espèces à fruit comestibles existant à l'île de La Réunion. *Revue agricole de La Réunion*, 51, 261-266.
- Roitberg, B.D. & Prokopy, R.J. (1987) Insects that mark host plants. *BioScience*, 37, 400-406.
- Rousse, P., Harris, E.J., & Quilici, S. (2005) *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, 26, 59N-69N.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 32, 305-332.
- Sax, D.F., Gaines, S.D., & Brown, J.H. (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: A comparative study of plants and birds. *American Naturalist*, 160, 766-783.
- Schoener, T.W. (1974) Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology*, 6, 265-307.
- Schoener, T.W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70, 586-595.
- Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122, 240-285.
- Schoener, T.W. (1985) On the degree of consistency expected when different methods are used to estimate competition coefficients from census-data. *Oecologia*, 67, 591-592.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170-176.
- Shelly, T.E. (1999) Defense of oviposition sites by female oriental fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Florida Entomologist*, 82, 339-346.
- Shoukry, A. & Hafez, M. (1979) Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Entomologia Experimentalis et applicata*, 26, 33-39.
- Simberloff, D.S. & Wilson, E.O. (1970) Experimental zoogeography of islands - a two year record of colonization. *Ecology*, 51, 934-937.

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

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

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

REVIEW

A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae)

PIERRE-FRANCOIS DUYCK¹, PATRICE DAVID² and SERGE

QUILICI¹ ¹UMR “Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical”, CIRAD Pôle de Protection des Plantes, La Reunion island, France and ²Centre d’Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, Montpellier, France

Abstract. 1. A number of invasions in the family Tephritidae (fruit flies) have been observed worldwide despite quarantine procedures. In this review, the potential importance of interspecific competition and competitive displacement among different tephritid species is evaluated in the context of recent invasions.

2. Where polyphagous tephritid species have been introduced in areas already occupied by a polyphagous tephritid, interspecific competition has resulted in a decrease in number and niche shift of the pre-established species. No reciprocal invasions have been observed.

3. The data on tephritid invasions seem to support a hierarchical mode of competition; however, complete exclusion usually did not occur. Indeed, tephritid distribution and abundance are markedly structured by various abiotic (mostly climatic) and biotic (host plants) factors.

4. The primary determinant of competitive interactions in near-optimal conditions, such as lowlands with abundant fruit plantations, is probably the life-history strategy. The r - K gradient could be used as a predictor of potential invaders, because K traits (such as large adult size) may favour both exploitation and interference competition.

5. For future research, a better understanding of competition mechanisms seems essential. Different species competing in the same area should be compared with respect to: (i) demographic parameters, (ii) the outcome of experimental co-infestations on the same fruit, and (iii) behavioural and chemical interference mechanisms.

Key words. Competitive displacement, demographic strategies, ecological niche, exploitation, life history.

Introduction

The importance of interspecific competition for community structure has been discussed at length by ecologists, especially with respect to plant-eating insects (Wiens, 1977; Connell, 1980, 1983; Lawton & Hassell, 1981; Schoener, 1982). Recent reviews have shown that interspecific compe-

titition is widespread among insects (Denno *et al.*, 1995; Stewart, 1996; Reitz & Trumble, 2002). In their review on competitive displacement among insects and arachnids, Reitz and Trumble (2002) showed that displacement is generally observed between very closely related species, and often in relation to invasion phenomena, in which an exotic species displaces a native one (33% of cases) or another already established exotic species (55% of cases). After analysing 193 pairs of competitor species, Denno *et al.* (1995) concluded that interspecific competition markedly affected the distribution and abundance of plant-eating insect populations. Thus, plant-eating insect population

Correspondence: Pierre-François Duyck, CIRAD 3P, 7, chemin de l’IRAT, 97410, St Pierre, La Reunion island, France. E-mail: duyck@cirad.fr

structure is affected by competition as well as by natural enemies or host plants

The family Tephritidae (fruit flies) is of major economic importance because many species in this family attack important fruit crops in tropical and subtropical regions (White *et al.*, 2000). A number of recent invasions by tephritids have been observed, despite quarantine procedures (White *et al.*, 2000; Allwood *et al.*, 2002; Duyck *et al.*, 2004). The potential importance of interspecific competition and competitive displacement among different tephritid species is reviewed here in the context of recent invasions.

The main objectives of this review are to list the best known cases of invasions by polyphagous Tephritidae, highlighting the possible involvement of competition among species, and to put forward the potential mechanisms of these invasions. Firstly a clarification of the terminology and conceptual framework is established, followed by reviewing the case studies and potential mechanisms underlying invasion and competition in tephritids.

Competition, invasions, and life-history strategies in insects: the conceptual framework

Competition and coexistence

Interspecific competition is defined as a reduction in individual fecundity, survival, or growth as a result of exploitation of resources or by interference with individuals of another species (Begon *et al.*, 1996). Two types are usually recognised. Exploitation competition does not involve behaviour (Dajoz, 1976; Pianka, 1976; Begon *et al.*, 1996), and occurs when resources are insufficient for the individuals of both species. Resource use by one species then reduces availability to others. In interference competition, one species behaviourally denies access to food or target sites to another. This may occur even when there is a surplus of the resource. The simplest interspecific competition models (Lotka–Volterra) produce two possible equilibria: either the elimination of one of the species or a stable equilibrium in which the two species coexist. There may also be an unstable equilibrium, in which the advantage depends on the initial densities of the two competing populations (Balasubramanian, 1990; Begon *et al.*, 1996). In short, stable coexistence occurs when interspecific competition is weak compared with intraspecific competition. According to conventional niche theory, the primary determinant of interspecific competition is the overlap in the resources used (or niche overlap). Two species with highly similar fundamental niches (i.e. the niches potentially occupied in the absence of competitors) will therefore often compete strongly with each other when they first meet. This situation is particularly relevant for members of a given family or guild, that come into contact following accidental introductions, such as the polyphagous fruit-eating tephritids. The competitive interaction may result either in ecological displacement, by which one or both species shifts or reduces its

niche until coexistence becomes possible, or in competitive exclusion of one of the species. This poses the practical problem that interspecific competition tends to destroy itself: strong interspecific competition may be observed during transient dynamics of species interactions, though not between two stably coexisting species. In this respect, non-equilibrium situations such as invasions provide a unique opportunity to observe interspecific competition in action.

Competition mechanisms, life-history strategies, and behaviour

Most studies of competition are descriptive: an increase in the population density of one species co-occurs with a decrease in another. Numerous experiments have also measured the impact of competition by modifying population levels (Connell, 1983; Schoener, 1983, 1985). The mechanisms underlying competition are little known and may be specific to each pair of competing species. A more tractable, though indirect, approach is to identify species traits that can be used as predictors of competitive displacement. Two classical determinants of competition in insects are focused on: life-history strategies and behavioural traits.

Some studies highlighted the links between life-history traits and competitive ability. A classical dichotomy was introduced by MacArthur and Wilson (1967) between so-called *r*- and *K*-selected species. In their view, *r* species display a suite of traits that favour rapid population growth and colonisation of new habitats, while *K* species are adapted to competition in saturated habitats. Although later studies have shown that the conditions of selection for *r* vs. *K* traits are much more complex than just density-independent vs. density-dependent population regulation (Reznick *et al.*, 2002), species often fall into *r* or *K* syndromes. Some species tend to mature early, have small size, high growth rates, little resistance to competitors, and efficient dispersal; while others present long lifespan, low fecundity, large sizes, and little mobility. Of course, these are extremes of a continuous gradient, along which species may be classified. A modern theory that is reminiscent of *r* and *K* is the coexistence theory developed by Tilman (1994). This theory states that coexistence of several species can be promoted in a structured habitat by (i) a perturbation regime that constantly regenerates new empty sites, and (ii) competition–colonisation trade-offs among different species (Tilman, 1994). The bad competitors must be good colonisers because their maintenance depends on their being first in colonising empty sites.

Using life-history or demographic traits to characterise the competitor (or *K*) strategy implies that competition is mainly related to exploitation of resources; however behavioural traits may be involved in competition through interference. In insects, according to Case and Gilpin (1974), interference is common, despite its high costs, because it can provide very rapid benefits. Interference competition implies the anticipated use and often defence of resources, enabling a more aggressive species to gain access to a

resource to the detriment of another species (Huffaker & Gutierrez, 1999). As a result, many species avoid resources that are chemically marked or have already been exploited in some way (Schowalter, 2000). Intraguild predation is an advanced form of interference that is particularly effective when it concerns the eggs of another species, since the cost of this type of interference is low (Case & Gilpin, 1974).

Interspecific competition and invasions

Biological invasions are increasingly being seen as one of the components of global change (Vitousek *et al.*, 1996). Most of them result from human activity. Once an exotic species is established, it often cannot be eradicated, and its management is often problematic, if not impossible (Kolar & Lodge, 2001). Forecasting invasions is therefore a major issue (Williamson, 1996; Williamson & Fitter, 1996; Kolar & Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001). The import fluxes (Lonsdale, 1999) and the lack of natural enemies (Simberloff & Wilson, 1970) have traditionally been put forward as the primary determinants of invasion, especially in islands. Less attention was paid to the competitive abilities of the invaders themselves, due to the importance given to the lack of natural enemies (Pimm, 1987; Byers, 2000). However, except for a few cases, the niches invaded by exotic species are not entirely vacant, and they usually displace established species, be they native or themselves exotic (Reitz & Trumble, 2002). The ambiguity of the role of competition in invasions must partly result from the difficulties of demonstrating competition unequivocally (Byers, 2000). An understanding of invasion phenomena therefore necessarily involves a study of interspecific competition and the related species traits. Invaders are generally assumed to have a type *r* demographic strategy, but this idea was not confirmed by correlation analyses (Lodge, 1993). It is true that during the colonisation phase, species with the traits typical of colonisers may be at an advantage (Sakai *et al.*, 2001). However, as mentioned above, most of them have to compete later to establish a permanent, large population. Studies have already shown that in the case of two species, the exotic invader species tends to be more competitive by a better conversion efficiency of resources (Byers, 2000) or a superior harvesting ability (Petren & Case, 1996). Because the traits required for rapid colonisation may not be the same as for long-term persistence (Sakai *et al.*, 2001), successive invasions in a given region may be analogous to ecological successions, though at a very different scale. A logical order of strategies ranging from coloniser (or *r*-like) to competitor (or *K*-like) species could therefore be expected.

Interspecific competition in tephritids

Among the family Tephritidae, numerous species are polyphagous fruit-eating flies that have become a major concern in agriculture. Through fruit trade, they have been introduced into various countries where they behaved as invasive

pests. Most of the time, the invaded countries were previously occupied by other tephritid species, either local species or originating in a previous invasion. Invasions bring into contact a number of previously isolated species and in a way provide natural experiments on interspecific competition. Here an attempt will be made to list the known cases of invasion of a fruit-infesting tephritid species in an area already occupied by another tephritid. This list can be used to answer some basic questions on interspecific competition. The cases presented in Table 1 have been included on the basis of two criteria: (i) the invasive species must be a polyphagous tephritid, and (ii) another polyphagous tephritid was initially present in the invaded area and during the invasion process. These criteria were selected in order to ensure that the ecological niches of the two species largely overlap.

First, one can distinguish two dominant modes of interaction between pairs of species. In the first mode (*hierarchical competition*), one of the species always dominates and excludes the other. A second mode leads to stable coexistence, triggered either by niche differentiation (see above) or by a colonisation–competition trade-off, i.e. the fact that the less competitive species can occupy a fraction of empty sites not yet colonised by the more competitive species. If the dominant mode is hierarchical competition, then (i) invasions should generally lead to exclusion of the pre-existing species by the invasive species, and (ii) reciprocal invasions should not be observed, i.e. if A invades a territory occupied by B, then B should never invade a territory previously occupied by A. These two predictions should be violated if the dominant mode is niche differentiation or colonisation–competition trade-off.

In addition, and especially if a hierarchical order of competition can be established among species, is it possible to relate the competition rank to species-specific demographic or life-history traits? In particular, when A invades over B, is A usually characterised by a relatively *K*-selected lifestyle compared with B? Does A possess interference behaviours more efficient than B?

Examples of competitive interactions

Most examples of interspecific competition among tephritids derive from situations in which a new species has been introduced into a given environment (Fitt, 1989). Although tephritids commonly invade new zones (Fletcher, 1986), relatively few cases are described in any detail in the literature. Table 1 summarises the known situations in which a polyphagous tephritid has become established in the presence of one or more other polyphagous tephritid species. The best-known cases are described below.

The Queensland fruit fly in Australia. The Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann), was introduced from Europe into Australia in 1897 or thereabouts (Hooper & Drew, 1989; Vera *et al.*, 2002). It was then gradually displaced around the Sydney area by the

Table 1. Major cases of polyphagous tephritid species introduced in areas where other polyphagous species of the family were pre-established.

Invasive species	Pre-established species	Colonised areas	Date or period	References
<i>Bactrocera carambolae</i> Drew & Hancock	<i>Anastrepha fraterculus</i> (Wiedemann)	French Guyana, Guyana,	1975–	1, 2
	<i>Anastrepha obliqua</i> (Wiedemann)	Surinam	1993	
<i>Bactrocera dorsalis</i> (Hendel)	<i>Ceratitidis capitata</i>	Hawaii	1945	3–5
<i>B. dorsalis</i>	<i>Ceratitidis rosa</i> Karsch	Kenya	2003	6
	<i>C. capitata</i>			
	<i>Ceratitidis cosyra</i> (Walker)			
<i>B. dorsalis</i>	<i>Bactrocera kirki</i> (Froggatt)	Tahiti (French Polynesia)	1996	7, 8
	<i>Bactrocera perpusca</i> (Aubertin)			
	<i>Bactrocera tryoni</i> (Froggatt)			
<i>B. kirki</i>	<i>B. perpusca</i>	Tahiti (French Polynesia)	1928	7
<i>B. kirki</i>	<i>Bactrocera luteola</i> (Malloch)	Bora Bora, Ha (French Polynesia)	Before 2000	7
<i>B. kirki</i>	<i>Bactrocera setinervis</i> (Malloch)	Henderson, Pitcairn islands	Before 2000	7
<i>B. tryoni</i>	<i>C. capitata</i>	Sydney (Australia)	Early 1900s	3
<i>B. tryoni</i>	<i>B. kirki</i>	Tahiti	1970s	7
	<i>B. perpusca</i>			
<i>B. tryoni</i>	<i>Bactrocera curvipennis</i> (Froggatt)	New Caledonia	1969	7, 8
	<i>Bactrocera psidii</i> (Froggatt)			
<i>Bactrocera xanthodes</i> (Broun)	<i>Bactrocera melanota</i> (Coquillett)	Cook Islands	1970s	8
<i>B. xanthodes</i>	<i>Bactrocera atra</i> (Malloch)	Raivavae (Îles Australes, French Polynesia)	1998	7
<i>Bactrocera zonata</i> (Saunders)	<i>C. rosa</i>	Reunion island, Mauritius	1987–	9
	<i>C. capitata</i>		1991	
	<i>Ceratitidis catoirii</i> Guérin-Mèneville			
<i>B. zonata</i>	<i>C. capitata</i>	Egypt	1998	10
<i>C. capitata</i>	<i>C. catoirii</i>	Reunion island, Mauritius	1939–1942	9, 11, 12
<i>C. capitata</i>	<i>Anastrepha suspensa</i> (Loew)	West Indies	1950s	1, 13
<i>C. capitata</i>	<i>Anastrepha ludens</i> (Loew)	Central America	1950s	1, 13
<i>C. capitata</i>	<i>A. fraterculus</i>	Central and South America	1950s	1, 13
	<i>A. obliqua</i>			
<i>C. rosa</i>	<i>C. capitata</i>	Reunion island, Mauritius	1953–	9, 11, 12
	<i>C. catoirii</i>		1955	

Sources: 1, White and Elson-Harris (1992); 2, Allwood *et al.* (2002); 3, Debach (1966); 4, Keiser *et al.* (1974); 5, Reitz and Trumble (2002); 6, Lux *et al.* (2003); 7, Leblanc and Putoa (2000); 8, Allwood and Drew (1997); 9, White *et al.* (2000); 10, J. P. Cayol, pers. comm.; 11, Orian and Moutia (1960); 12, Etienne (1972); 13, Fletcher (1989).

Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* (Froggatt), which invaded Australia from the north in the early 20th century (Debach, 1966).

The Oriental fruit fly in Hawaii. A similar phenomenon occurred in Hawaii in 1945, when the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) largely displaced *C. capitata* from coastal zones. *Ceratitidis capitata* had itself been introduced in 1910 and had become a major pest throughout Hawaii. Since the invasion by *B. dorsalis*, *C. capitata* has generally been restricted to cooler climates at high altitudes, where *B. dorsalis* is not found. However, the ecological segregation between the two species is modulated by the host fruit: *C. capitata* is found at low altitudes on coffee, to which it seems to be more suited than *B. dorsalis* while it is only rarely found on guava and mango, although they were by far its preferred hosts before the establishment of *B. dorsalis* (Debach, 1966; Keiser *et al.*, 1974; Reitz & Trumble, 2002).

The situation in the Mascarene Islands. In the Mascarene Islands, *C. capitata* apparently became established in Reunion island in 1939 and Mauritius in 1942, whereas the Mascarene fruit fly *Ceratitidis catoirii* Guérin-Mèneville was an indigenous species on both islands (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972). A further invasion by the Natal fruit fly *Ceratitidis rosa* (Karsch) was seen in Mauritius in 1953 and Reunion island in 1955 (Orian & Moutia, 1960; Etienne, 1972). More recently, the peach fruit fly *Bactrocera zonata* (Saunders) was found in Mauritius in 1987 and Reunion island in 1991 (White *et al.*, 2000). In Reunion island, *C. catoirii* is now only found in small numbers on the east and south coast of the island, while it seems to have disappeared completely from Mauritius (White *et al.*, 2000). *Ceratitidis rosa* is generally dominant at high altitudes in Reunion island, while *B. zonata* is continuing to spread and has already colonised a large proportion of the niches used by the other three species at low altitudes.

the impact of humidity on the pupal survival confirmed the susceptibility to dryness of this species (P. F. Duyck, P. David and S. Quilici, unpubl. data).

Host plant. Host fruit species and quality both affect immature instars development (with possible repercussions on adult fecundity) and adult behaviour. In a study of five species of Dacini fruit flies, Fitt (1986) showed that the abundance of species on different host fruits was due more to the choices made by females than to larval specialisation. However, while many host plants can sustain the full development of different tephritid species, host quality governs major differences in survival rate, larval development, and adult fecundity. The nutritive value of the fruit has a major impact on larval development (Fernandes-Da-Silva & Zucoloto, 1993). Carey (1984) showed that the larval development time of *C. capitata* at 25°C could increase from around a week on a favourable host such as mango (*Mangifera indica* L.) to over 3 weeks on quince (*Cydonia oblonga* Miller). In Hawaii, the greater competitiveness of larvae on certain host fruits was shown at least partly to account for the competitive displacement of *C. capitata* by *B. dorsalis* (Keiser *et al.*, 1974).

The choice of egg-laying site by adult females is determined by visual and olfactory stimuli from the fruit (Prokopy & Roitberg, 1984; Aluja & Prokopy, 1993; Quilici *et al.*, 1994; Brévault & Quilici, 1999). In relation to interspecific competition, Berube (1980) studied the selection of egg-laying sites by two species of the genus *Urophora*. The two studied species appeared to have separate niches (they attack two different sizes of flower head); however, the species attacking the smaller flower heads can reduce the population of the second by suppression of the flower heads growth. Other studies have also shown that the outcome of direct interactions between females (Camargo *et al.*, 1996) or the ability to discriminate already occupied flower heads (Angermann, 1986) was dependent on the host plants. Although *Urophora* is not a polyphagous fruit-eating tephritid, this example illustrates a type of mechanism that could well work also in polyphagous tephritids.

Natural enemies. In a few cases, natural enemies have been shown to play a key role in the population dynamics of some tephritid species, such as *Rhagoletis cerasi* (Boller & Remund, 1989). In this species a high mortality of pupae in the soil caused by predators was demonstrated. It is, however, probable that the impact of generalist predators such as ants would affect more or less equally different tephritid species in a given biotope.

Among natural enemies, parasitoids are generally more specific and could affect differentially the tephritid species coexisting in a given biotope. However, in most instances their impact on tephritid populations appears rather limited, with the exception of a few ovo-pupal species (Vargas *et al.*, 1993).

Competition mechanisms

In tephritids, exploitation competition, when present, undoubtedly occurs at fruit level, and fruit quantity may

be a limiting factor. In this context, the demographic or life-history strategies should be an important component of relative competitive success of different species. Different types of interference competition could also be involved.

Biotic potential. There have been many studies of tephritid demographics (Carey, 1982, 1984; Carey *et al.*, 1988; Vargas & Carey, 1989, 1990; Yang *et al.*, 1994a,b; Vargas *et al.*, 1997, 2000). A very comprehensive study of *C. capitata* demographics was carried out by Carey (1982), while Yang *et al.* (1994a) compared the demographics of two species of the genus *Bactrocera* that live on Cucurbitaceae. Other studies (Vargas *et al.*, 1984, 2000) have shown that the competitive advantage of *C. capitata* at high altitudes is apparently due to its type *r* demographic strategy, which is better suited to temperate climates.

Vargas *et al.* (2000) compared the demographic parameters for *Ceratitidis capitata*, *Bactrocera dorsalis*, and *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) under several fluctuating temperature regimes. *Ceratitidis capitata* had a high intrinsic growth rate (type *r* demographic strategy) compared with the two *Bactrocera* species (type *K* demographic strategy). They did not draw any conclusions as to the impact of this difference in strategy on the competition between *C. capitata* and *B. dorsalis*. However, as mentioned earlier, it is remarkable that *B. dorsalis* has over-invaded and dominated established *C. capitata* in at least two independent occasions, while the reverse was never observed. This suggests that a relatively *K*-like strategy may underlie the apparent directionality of interactions between the genus *Bactrocera* and the genus *Ceratitidis*, although further confirmations are certainly needed. *Bactrocera cucurbitae* was not included in Table 1 because it is not a polyphagous species (mainly attacking cucurbits).

Interference between adults. There have been cases of females being disturbed by other adult tephritids during egg laying. However, Fitt (1989) felt that this competition mechanism was largely insignificant, given that the time lapse between a female's arrival on a fruit and egg laying is generally very short. Females have been seen to defend their egg-laying sites against females of the same species in *B. dorsalis* (Shelly, 1999), and it is likely that this type of behaviour may also affect interspecific competition.

Interference competition may also occur via marking pheromones. Host-marking pheromones are chemicals that are deposited by many tephritid species after egg laying, which help to regulate interspecific competition between larvae (Roitberg & Prokopy, 1987). Most studies suggest that host-marking pheromones are only effective against individuals of the same species (Fitt, 1989; Nufio & Papaj, 2001), but it has also been demonstrated in the genus *Rhagoletis* that there may be some form of cross-recognition between species of a given group (Prokopy *et al.*, 1976). No host-marking pheromones have yet been found in species of the genus *Bactrocera*, but in two species of the genus, *Bactrocera tryoni* and *Bactrocera jarvisi* (Tryon), females can recognise fruits containing developing larvae, no doubt as a result of chemical modifications in the fruit (Fitt, 1986, 1989). This recognition is not affected by

the species of the larvae, and may therefore play a role in interspecific competition.

Interactions between larvae. In terms of tephritid larvae, the two types of competition – interference and exploitation – undoubtedly both occur, but it is difficult to distinguish between them. Interference between larvae may take the form of physical attacks, cannibalism, or elimination by fruit deterioration. Whatever the mechanism, the first larvae to hatch in a given fruit will have an advantage over subsequent larvae (Fitt, 1989). The impact of cross-infestation on larva development has been demonstrated in two species that live on the Cucurbitaceae *B. cucurbitae* and *Dacus ciliatus* Loew (Qureshi *et al.*, 1987), and in *Ceratitis capitata* and *Bactrocera dorsalis* (Keiser *et al.*, 1974). These experiments have shown that the competitive advantage observed in the wild can partly be predicted by a better survival of larvae in laboratory conditions.

The biology of most of the species listed in the Table 1 has not been studied in details; however, the few results suggest that the *K* strategy species dominate the *r* strategy species in controlled environments. The importance of interference in competition is not clear. However both types of competition (exploitation and interference) could work in the same direction provided the species that have superior interference skills also have a *K* strategy. For instance, a bigger adult size could increase the ability to compete by both exploitation and interference.

Conclusion and prospects for future research

Is interspecific competition an important component of the many recent invasions by polyphagous Tephritidae? On one hand, there has been no experimental study directly demonstrating the action of competition during the invasion process, for example by manipulating species densities in the field. This is because of the well-known intrinsic difficulty of such studies. On the other hand, two arguments are, it is believed, sufficient to establish that strong interspecific competition did occur during invasions. First, several studies in controlled environments have documented interspecific competition for the fruit resource, predominantly by exploitation at the larval stage, but also by interference at the adult, and possibly at the larval stage, although the precise mechanisms are far from being well understood. Second, recent invasions by tephritids are systematically followed by regional extinction or large changes in numbers and local distribution of established species, when present. These changes can parsimoniously be interpreted as competitive exclusions or displacements. A striking aspect of the invasion history of polyphagous tephritids is their apparent directionality. This means that (i) reciprocal invasions do not occur (when A invades in the presence of B, the reverse is never observed elsewhere), and (ii) invasion ability is transitive (when A invades in the presence of B, and B in the presence of C, there can be instances of A invading in the presence of C but not the reverse). If confirmed by later

studies, this would open the possibility to rank species according to a single invasion scale. If some species-specific traits can be used as predictors of the position of a given species on that scale, this would allow the prediction of its invasion potential in a given community. The classification along the *r*–*K* gradient is a good candidate trait in tephritids. Indeed, in the few known instances, it seems to correlate with the direction of invasion links (e.g. the relationships between *Bactrocera* spp. and *Ceratitis* spp.), possibly because *K* traits (such as a large adult size) favour both exploitation and interference competition. More data are needed to confirm this correlation, though.

In addition to using correlated traits, a direct knowledge of competition mechanisms could help predicting the outcome of interspecific interactions in tephritids; however, little is yet known about the mechanisms involved. It seems important to conduct a detailed study of all the mechanisms that give one species a comparative advantage, in order to rank them in order of importance. In terms of its application to quarantine measures, such a study could be used to classify species in relation to the risk of invasion, depending on their aptitude for competition, as part of a phytosanitary risk analysis (PRA). In short, the capacity of a species to invade (or re-invade) could be estimated by studying the potential mechanisms of competition with the species already occupying the same niche. Studying the life patterns and behaviour of invasive species from a taxon closely related to the indigenous species would therefore be an interesting way of predicting future invasive species.

Although the directionality of invasion links is consistent with the hypothesis that tephritid species exclude one another in a hierarchical way, the details of invasion histories, when available, are generally not. In most cases, established species are displaced along a geographical (restriction of distribution area) and ecological (niche shift) axis. The latter can be either climatic (temperature, humidity) or related to host plants. Indeed, the few experimental studies available suggest that such factors can greatly modulate the outcome of competition, especially at the larval stage. How can this finding be reconciled with the directionality of invasions? In other terms, if each species can dominate in its preferred niche or habitat, why don't reciprocal invasions occur? For example, in Hawaii, *Ceratitis capitata* has found an ecological refuge in high altitudes and coffee fields following the invasion by *Bactrocera dorsalis*. It could logically be expected for *C. capitata* to be able to invade high altitudes and coffee fields in another island where *B. dorsalis* is initially present; however, no such case has ever been observed. Species of the genus *Ceratitis* never invaded in the presence of established *Bactrocera* spp.

A possible solution lies with the probability of successful invasions. As a first approximation, most species of polyphagous tephritids find their optimal ecological conditions in lowland, relatively warm, areas with abundant cultivated or sub-spontaneous fruits like mango, Citrus, Indian almond, etc. The primary determinant of competitive

interactions in such near-optimal conditions is probably the life-history strategy, *K* species being favoured (see above). Thus, *K* species (such as *Bactrocera* spp.) can invade over *r* species (such as *Ceratitidis* spp.), taking over the most productive niche, while the *r* species become restricted to the limited set of habitats they can tolerate better, such as highlands (as for *C. rosa* in Reunion island) or particular host fruits (as for *C. capitata* in Hawaii). These habitats would then act as a private niche. Two things make the probability of reciprocal invasion low in such a scenario. First, the *r* strategy may favour migration and colonisation, so that *K* species tend to arrive after *r* species in a given region. Indeed, many invasions by *Ceratitidis* occurred in the 1940s and 1950s, while a number of invasions by *Bactrocera* are relatively recent (see Table 1). However, some regions have been invaded by *Bactrocera* as early as the 1920s or 1940s and have never, since then, been invaded by a *Ceratitidis* sp., in contrast with other regions devoid of *Bactrocera*. The second reason for reciprocal invasions to be improbable is ecological. Suppose that an introduced species A can only dominate the established species B in a relatively limited habitat. In order to have the opportunity to establish permanent populations, species A has to be introduced into that particular habitat. The probability of such introductions is low if such habitats are rare, or located far from the places where introduced species are expected to arrive (such as harbours or airports). To summarise, the scenario here states that *K* species invade over *r* species and not the reverse because they are competitively dominant in the most productive and most accessible ecological niche, while the *r* species can dominate only in restricted, suboptimal, and/or less accessible habitats. This, of course, has to be considered as a mere working hypothesis awaiting further data.

This documentation on interspecific competition among invasive and native polyphagous tephritid species remains fragmentary. In future research, it will be important to compare the different demographic parameters of various species known to coexist or displace each other in a given region, under the same experimental conditions, as has already been done with *Bactrocera dorsalis* and *Ceratitidis capitata* (Vargas *et al.*, 2000). This type of study would demonstrate whether it is possible to correlate life patterns and aptitude for competition. Infestations and co-infestations of host fruits by several different species should also be tested, to establish their impact on adult development time, survival, and fecundity (for instance, there could be a reduction in the size of adults that have been subject to competition during their development as larvae). The role of ecological factors other than the host fruits, especially those that seem to be important determinants of species distributions (temperature and humidity), should also be examined.

Lastly, various aspects of the influence of adult behaviour are barely known (interspecific recognition of marked fruits or fruits containing larvae, disturbance during egg laying, fruit protection after egg laying). Such studies would help to quantify the role played by interference competition.

Acknowledgements

The authors wish to thank J.P. Cayol (International Atomic Energy agency) and S. A. Lux (International Centre of Insect Physiology and Ecology) for providing useful information, respectively, on the status of *B. zonata* in the Middle East and *B. dorsalis* in Kenya, and K. Le Roux, H. Delatte, and R. Ceniceros for reviewing an earlier version of the manuscript. This work was funded by CIRAD, by the 'Conseil Régional de La Reunion' and the European Agricultural Guidance and Guarantee Fund (EAGGF).

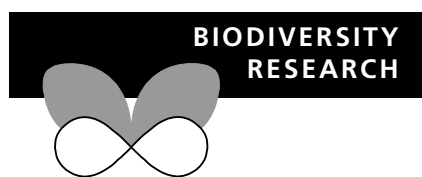
References

- Allwood, A.J. & Drew, R.A.I. (1997) *Management of Fruit Flies in the Pacific. A Regional Symposium*. Nadi, Fiji, 28–31 October 1996. ACIAR Proceedings No. 76. ACIAR, Canberra, Australia.
- Allwood, A.J., Yang, E., Quilici, S. & McInnis, D. (2002) *Report of the Review of the Carambola Fruit Fly Program*. Technical Advisory Committee of the Regional Carambola Fruit Fly Program. Republic of Guyana, Suriname, French Guyana, and Brazil, 13–26 May 2002.
- Aluja, M. & Prokopy, R.J. (1993) Host odour and visual stimulus interaction during intratree host finding behaviour of *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Chemical Ecology*, **19**, 2671–2696.
- Angermann, H.J. (1986) Ecological differentiation of the tephritid flies *Xyphosia miliaria* and *Orellia ruficauda* (Diptera: Tephritidae) in the flowerheads of Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Entomologia Generalis*, **11**, 249–262.
- Balasubramanian, S. (1990) Differential equation model for interspecific competition in phytophagous insects. *Environment and Ecology*, **8**, 98–100.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, London, U.K.
- Berube, D.E. (1980) Interspecific competition between *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) for ovipositional sites on diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*: Compositae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, **90**, 299–306.
- Boller, E.F. & Remund, U. (1989) Qualitative and quantitative life-table studies in *Rhagoletis cerasi* in Northwest Switzerland. *Fruit Flies of Economic Importance* (ed. by R. Cavalloro), pp. 25–34. Balkema, Rotterdam.
- Brévault, T. & Quilici, S. (1999) Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology*, **24**, 333–338.
- Brévault, T. & Quilici, S. (2000) Relationships between temperature, development, and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **94**, 25–30.
- Byers, J.E. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology*, **81**, 1225–1239.
- Camargo, C.A., Odell, E. & Jiron, L.F. (1996) Interspecific interactions and host preference of *Anastrepha obliqua* and *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae), two pests of mango in central America. *Florida Entomologist*, **79**, 266–268.
- Carey, J.R. (1982) Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling*, **16**, 125–150.
- Carey, J.R. (1984) Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Ecological Entomology*, **9**, 261–270.

- Carey, J.R., Yang, P. & Foote, D. (1988) Demographic analysis of insect reproductive levels, patterns and heterogeneity: case study of laboratory strains of three Hawaiian tephritids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **46**, 85–91.
- Case, T.J. & Gilpin, M.E. (1974) Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **71**, 3073–3077.
- Connell, J.H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, **35**, 131–138.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122**, 661–696.
- Crovetti, T., Conti, B. & Delrio, G. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratitidis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) – II. Pupal development under constant temperatures. *Fruit Flies of Economic Importance* (ed. by R. Cavalloro), pp. 141–147. Balkema, Rotterdam.
- Dajoz, R. (1976) *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, France.
- Debach, P. (1966) Competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology*, **11**, 183–212.
- Delrio, G., Conti, B. & Crovetti, A. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratitidis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) – I. Egg development under constant temperatures. *Fruit Flies of Economic Importance* (ed. by R. Cavalloro), pp. 133–139. Balkema, Rotterdam.
- Denno, R.F., McClure, M.S. & Ott, J.R. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects – competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, **40**, 297–331.
- 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.
- 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.
- Eskafi, F. & Fernandez, A. (1990) Larval–pupal mortality of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) from interaction of soil, moisture, and temperature. *Environmental Entomology*, **19**, 1666–1670.
- Etienne, J. (1972) Les principales Trypétides nuisibles de l'île de la Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France*, **8**, 485–491.
- Feder, J.L., Reynolds, K., Go, W. & Wang, E.C. (1995) Intra- and interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, **101**, 416–425.
- Fernandes-Da-Silva, P.G. & Zucoloto, F.S. (1993) The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, **39**, 883–887.
- Fitt, G.P. (1986) The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia*, **69**, 101–109.
- Fitt, G.P. (1989) The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations. *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests* (ed. by A. S. Robinson and G. Hooper), pp. 281–300. Elsevier, Amsterdam.
- Fletcher, B.S. (1986) Some issues in fruit fly ecology. *Pest Control: Operations and Systems Analysis in Fruit Fly Management* (ed. by M. Mangel, J. R. Carey and R. Plant), pp. 117–133. Springer, Berlin.
- Fletcher, B.S. (1989) Life history strategies of Tephritid fruit flies. *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests* (ed. by A. S. Robinson and G. Hooper), pp. 195–208. Elsevier, Amsterdam.
- Hooper, G.H.S. & Drew, R.A.I. (1989) Australian and south pacific islands. *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests* (ed. by A. S. Robinson and G. Hooper), pp. 67–72. Elsevier, Amsterdam.
- Huffaker, C.B. & Gutierrez, A.P. (1999) *Ecological Entomology*, 2nd edn. John Wiley and Sons, New York.
- Kasana, A. & Aliniaze, M.T. (1994) Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **73**, 247–254.
- Keiser, I., Kobayashi, R.M., Miyashita, D.H., Harris, E.J., Schneider, E.J. & Chambers, D.L. (1974) Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. *Journal of Economic Entomology*, **67**, 355–360.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 199–204.
- Lawton, J.H. & Hassell, M.P. (1981) Asymmetrical competition in insects. *Nature*, **289**, 793–795.
- Leblanc, L. & Putoa, R. (2000) *Les Mouches des Fruits de la Polynésie Française et des Îles Pitcairn*. Technical leaflet no. 29 of Service de la Protection des Végétaux, Secrétariat Général de la communauté du Pacifique. Nouméa, Calédonia.
- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions – lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 133–137.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**, 1522–1536.
- Lux, S.A., Copeland, R.S., White, I.M., Manrakhan, A. & Billah, M.K. (2003) A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application*, **23**, 355–361.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Messenger, P.S. & Flitters, N.E. (1958) Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America*, **51**, 109–119.
- Neilson, W.T.A. (1964) Some effects of relative humidity on development of pupae of the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Canadian Entomologist*, **96**, 810–811.
- Nufio, C.R. & Papaj, D.R. (2001) Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **99**, 273–293.
- Orian, A.J.E. & Moutia, L.A. (1960) Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, **39**, 142–150.
- Petren, K. & Case, T.J. (1996) An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, **77**, 118–132.
- Pianka, E.R. (1976) Competition and niche theory. *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (ed. by R. M. May), pp. 114–141. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pimm, S.L. (1987) Determining the effects of introduced species. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**, 106–108.
- Prokopy, R.J., Reissig, W.H. & Moericke, V. (1976) Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **20**, 170–178.
- Prokopy, R.J. & Roitberg, B.D. (1984) Foraging behaviour of true fruit flies [Tephritidae]. *American Scientist*, **72**, 41–49.
- Quilici, S., Rivry, L. & Rossolin, G. (1994) Visual stimuli influencing the choice of oviposition site in *Ceratitidis rosa* Karsch (Diptera:

- Tephritidae). *Proceedings, Symposium on Tropical Fruit Flies, Current Research on Tropical Fruit Flies and Their Management* (ed. by H. S. Yong and S. G. Khoo), pp. 9–21. Kuala Lumpur, Malaysia. Eagle Trading Sdn., Bhd., Petaling, Jaya, Malaysia.
- Qureshi, Z.A., Hussain, T. & Siddiqui, Q.H. (1987) Interspecific competition of *Dacus cucurbitae* Coq. and *Dacus ciliatus* Loew in mixed infestation of cucurbits. *Journal of Applied Entomology*, **104**, 429–432.
- Reitz, S.R. & Trumble, J.T. (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*, **47**, 435–465.
- 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.
- Roitberg, B.D. & Prokopy, R.J. (1987) Insects that mark host plants. *Bioscience*, **37**, 400–406.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A. *et al.* (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305–332.
- Schoener, T.W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, **70**, 586–595.
- Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, **122**, 240–285.
- Schoener, T.W. (1985) On the degree of consistency expected when different methods are used to estimate competition coefficients from census-data. *Oecologia*, **67**, 591–592.
- Schowalter, T.D. (2000) *Insect Ecology: an Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego, California.
- Shelly, T.E. (1999) Defense of oviposition sites by female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, **82**, 339–346.
- Shoukry, A. & Hafez, M. (1979) Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **26**, 33–39.
- Simberloff, D.S. & Wilson, E.O. (1970) Experimental zoogeography of islands – a two year record of colonisation. *Ecology*, **51**, 934–937.
- Stewart, A.J.A. (1996) Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 233–234.
- Teruya, T. (1990) Effect of relative-humidity during pupal maturation on subsequent adult eclosion and flight capability of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera, Tephritidae). *Applied Entomology and Zoology*, **25**, 521–523.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.
- Tsitsipis, J.A. & Abatzis, C. (1980) Relative-humidity effects, at 20-degrees, on eggs of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae), reared on artificial diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **28**, 92–99.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1989) Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **82**, 55–59.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1990) Comparative survival and demographic-statistics for wild Oriental fruit fly, Mediterranean fruit fly, and Melon fly (Diptera, Tephritidae) on Papaya. *Journal of Economic Entomology*, **83**, 1344–1349.
- Vargas, R.I., Miyashita, D. & Nishida, T. (1984) Life-history and demographic parameters of three laboratory-reared Tephritids (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **77**, 651–656.
- Vargas, R.I., Stark, J.D., Uchida, G.K. & Purcell, M. (1993) Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai island, Hawaii: island relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology*, **22**, 246–253.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Jang, E.B., Armstrong, J.W. & Kanehisa, D.T. (1996) Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, **89**, 64–69.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Jang, E.B. & Armstrong, J.W. (1997) Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, **90**, 162–168.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D. & Nishida, T. (2000) Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) at alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, **93**, 75–81.
- Vera, M.T., Rodriguez, R., Segura, D.F., Cladera, J.L. & Sutherst, R.W. (2002) Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental Entomology*, **31**, 1009–1022.
- Vitousek, P.M., Dantonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468–478.
- White, I.M., De Meyer, M. & Stonehouse, J.M. (2000) A review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion, and Seychelles. *Proceedings, Indian Ocean Commission, Regional Fruit Fly Symposium* (ed. by N. S. Price and S. I. Seewooruthun), pp. 15–21. Indian Ocean Commission/European Union, Flic en Flac, Mauritius.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics*. CAB International, Wallingford, U.K.
- Wiens, J.A. (1977) Competition and variable environments. *American Scientist*, **65**, 590–597.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, **77**, 1661–1666.
- Yang, P.J., Carey, J.R. & Dowell, R.V. (1994a) Comparative demography of two cucurbit-attacking fruit-flies, *Bactrocera tau* and *B. cucurbitae* (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **87**, 538–545.
- Yang, P.J., Carey, J.R. & Dowell, R.V. (1994b) Temperature influences on the development and demography of *Bactrocera dorsalis* (Diptera, Tephritidae) in China. *Environmental Entomology*, **23**, 971–974.

Accepted 9 March 2004



Can more *K*-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion

Pierre-François Duyck^{1*}, Patrice David² and Serge Quilici¹

¹UMR 53 « Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical » CIRAD
Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 chemin de l'IRAT, 97410 St Pierre, La Réunion, France,
²UMR 5175, CNRS Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France

*Correspondence: Pierre-François Duyck,
CIRAD 3P, 7, chemin de l'IRAT, 97410,
St Pierre, La Réunion Island, France.
Tel.: +262 262 49 92 31; Fax: +262 262 49 92 93;
E-mail: duyck@cirad.fr

ABSTRACT

Invasive species are often said to be *r*-selected. However, invaders must sometimes compete with related resident species. In this case invaders should present combinations of life-history traits that give them higher competitive ability than residents, even at the expense of lower colonization ability. We test this prediction by comparing life-history traits among four fruit fly species, one endemic and three successive invaders, in La Réunion Island. Recent invaders tend to produce fewer, but larger, juveniles, delay the onset but increase the duration of reproduction, survive longer, and senesce more slowly than earlier ones. These traits are associated with higher ranks in a competitive hierarchy established in a previous study. However, the endemic species, now nearly extinct in the island, is inferior to the other three with respect to both competition and colonization traits, violating the trade-off assumption. Our results overall suggest that the key traits for invasion in this system were those that favoured competition rather than colonization.

Keywords

Biological invasions, competitive displacement, life-history traits, *r*–*K* trade-off, Tephritidae.

INTRODUCTION

Biological invasions are now considered one of the most important components of human-induced recent changes in the biosphere (Vitousek *et al.*, 1996), and have dramatic impacts on both species distributions and global biodiversity (Lodge, 1993; Mack *et al.*, 2000; Mooney & Cleland, 2001). Thus, the identification of biological traits typical of potential invaders (Crawley, 1986; Gray, 1986; Mack, 1996; Kolar & Lodge, 2001) and of features of invulnerable habitats (Lonsdale, 1999; Levine, 2000; Stachowicz *et al.*, 2002; France & Duffy, 2006; Richardson & Pysek, 2006) has become an important challenge. Despite an increasing number of studies, it has been notoriously difficult to obtain robust generalizations, both because of the heterogeneity of taxa and ecosystems affected by invasion, and because of the predominant effect of variation in propagule pressure among case studies (Lonsdale, 1999; Kolar & Lodge, 2001). A pervasive historical paradigm, although with quite ambiguous empirical support (see, e.g. Mack, 1996; Kolar & Lodge, 2001), is the assumption that invasive species should be good colonists (Elton, 1958; Lodge, 1993; Williamson, 1996). Invasive species are defined on a biogeographical basis, as those that have recently been introduced and have established viable populations far from their original distribution areas (Williamson, 1996). In contrast, colonists have been historically defined by a set of biological

traits including short generation times, short juvenile phase, high reproductive effort, production of many small, mobile offspring, and in some cases vegetative reproduction (Pianka, 1970). There has been much debate on the reality and exact nature of the 'colonist's syndrome' (MacArthur, 1962; Pianka, 1970; Grime, 1977; Stearns, 1992; Mueller, 1997; Reznick *et al.*, 2002). Because the intrinsic growth rate is positively affected by such traits, they were termed '*r*-selected traits' by Pianka (1970) and said to be advantageous in non-competitive environments such as early successional or otherwise unstable habitats (MacArthur, 1962). This theory is based on the assumption of a trade-off among traits so that competitive ability and *r* cannot be maximized at the same time (MacArthur, 1962; Tilman, 1994; Kneitel & Chase, 2004). Without questioning this principle, modern theory of life-history evolution has complexified this view, showing that a low sensitivity of early-life stages to competition, not necessarily the absence of competition, was the key condition for the evolution of the so-called '*r*-traits' (Charlesworth, 1994; Mueller, 1997; Reznick *et al.*, 2002). With this limitation in mind, the historical conception that invaders should be good colonists still must rely on two assumptions: (1) invaded habitats are often unsaturated or otherwise resemble the habitats that favour *r*-traits in native ranges, and (2) invasion is limited by the ability to rapidly spread and grow in numbers in such habitats. Both assumptions have received some empirical support, although not completely

conclusive. Indeed, disturbed habitats seem more prone to invasions (Lozon & MacIsaac, 1997; see, however, Bruno *et al.*, 2004), and some comparisons between invaders and non-invasive related taxa highlight the role of traits typical of the so-called *r*-strategy (see Rejmanek, 1996 and references below). The best-known example is found in invasive conifers, in which several large-scale comparisons have revealed higher relative growth rate, smaller seed mass, shorter juvenile phase, and more frequent seed production in comparison to non-invasive species (Rejmanek & Richardson, 1996; Grotkopp *et al.*, 2002; Richardson & Rejmanek, 2004). Similarly, invasive populations of *Spartina alterniflora* show earlier and larger reproductive effort, higher investment into vegetative reproduction, and lower self-incompatibility than their congeners from the native range in common garden experiments (Davis, 2005). Note, however, that component traits, rather than the intrinsic rate of increase itself, have been used in such studies.

Apart from the need for more data, a more basic criticism of the *r*-strategy hypothesis is that different contexts are expected to favour different types of invaders, and no single combination of traits can be successful everywhere (Holdgate, 1986; Lodge, 1993; Mack *et al.*, 2000; Radford & Cousens, 2000; Facon *et al.*, 2004; Richardson & Pysek, 2006). Invasion depends on an interaction between a species' traits and characteristics of the recipient ecosystem (Byers, 2002; Thuiller *et al.*, 2006; see also the 'niche opportunity' concept in Shea & Chesson, 2002), especially the resident community (Shea & Chesson, 2002). A high intrinsic rate of increase by itself cannot impede invasion; however, if *r*-traits trade-off with traits important for the interaction with resident species, the relationship between invasive ability and *r* could be negative instead of positive. For example, the *r*-selected traits in the oyster *Crassostrea ariakensis* do not make it a good invader because they come with a low investment in defence and high susceptibility to predation by blue crabs (Bishop & Peterson, 2006).

Competition is an important component of the biotic environment of invasive species (Stachowicz & Tilman, 2005). Of course, examples of invaders with traits typical of colonists are often associated with either disturbed habitats (case of woody plants, Rejmanek, 1996) or previously empty habitats (mudflats invaded by *S. alterniflora* in the US Pacific coast; Davis, 2005). However, not all invasions happen in such contexts (Byers, 2002; Daehler, 2003; Evans, 2004). In contexts where competition occurs and is an important constraint on the demography of invasive species, one expects, based on trade-off theory (Kneitel & Chase, 2004), a negative relationship between *r* and invasive success. Such a context has recently been identified in a group of four species of polyphagous fruit flies (tephritids) now inhabiting the island of La Réunion (Duyck *et al.*, 2004a).

The family Tephritidae is well known for multiple invasions that pose important economic problems in fruit or vegetable crops in tropical and subtropical areas worldwide (Duyck *et al.*, 2004a). Historical records are available because of the economic importance of these species, and they are easy to rear under laboratory conditions. Four species of ecologically very similar tephritids now inhabit La Réunion, including an endemic species *Ceratitidis catoirii* Guérin-Mèneville, and three others that have

successively invaded: *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) in 1939, *Ceratitidis rosa* Karsch in 1955, and *Bactrocera zonata* (Saunders) in 1991. Each newly arrived species has partially excluded and/or displaced each other, and has become largely dominant over previous ones, at least in the lowlands (< 100 m a.s.l.), where the four species now coexist. An exception to this pattern is that *C. rosa* continues to be dominant in the highlands because the climate there is unsuitable for the other species (Duyck *et al.*, 2006b). Duyck *et al.* (2006a), studying larval exploitative competition in fruits and interference between adult females for access to laying sites, concluded that competitive interactions were hierarchically organized, with recently arrived species systematically dominant on previous ones. In the same study, natural densities and co-infection rates in field-collected fruits were such that interspecific competition must occur in the field as it did in the laboratory.

This system is a good opportunity to test our hypothesis of a negative relationship between invasivity and *r*-traits, not only because competition has been a major component of invasions (Duyck *et al.*, 2006a), but also because the species are similar enough, phylogenetically and ecologically, to provide meaningful comparisons of life-history traits and document potential trade-offs. We here use experiments in a common laboratory environment to establish the life tables of all four species (including both the intrinsic rate of increase and its component traits) and to test whether successive invaders are characterized by decreasing *r* (or component traits), as predicted by our hypothesis. Our approach does not contrast invaders vs. non-invasive related species as done in previous studies of the relationship between traits and invasiveness; instead we compare invaders to their competitors (endemic and introduced) because our previous studies have shown that competition was a strong limit to invasion in this system (Duyck *et al.*, 2004a). In such a context, what matters is the relative values of traits of the invader and its competitors rather than with external non-invasive species not involved in competition in the invaded area (Daehler, 2003; Vila & Weiner, 2004).

METHODS

Source material and rearing conditions for laboratory studies

We measured life-history traits under laboratory conditions. We used laboratory strains of *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*, initiated from fruit samples collected in La Réunion, and subsequently reared on artificial diets optimized for each studied species [composition in Duyck & Quilici (2002) and Duyck *et al.* (2004b)], for 30, 3, 51, and 6 generations, respectively. The populations were initiated with 50–100 individuals (*C. catoirii*) or 500–1000 individuals (other species) and later all maintained at several thousands of individuals per generation. Laboratory rearings were conducted at constant temperature (25 ± 1 °C) and photoperiod (L12:D12) supplemented by natural light to maintain twilight conditions (necessary for mating). The temperature of 25 °C was previously shown to be the most favourable for the four studied species (Duyck & Quilici, 2002; Duyck *et al.*, 2004b).

Adult life-history patterns

Thirty newly emerged male–female pairs (< 2 h) of each of all four species were each confined (1 pair per cage) in separate transparent plastic cages (1 L) aerated via meshed openings, in environmental chambers (25 ± 1 °C, $80 \pm 10\%$ RH, 4000 lux, L12:D12) (Strader, Pellouailles les Vignes, France). Flies had free access to a diet of sugar and enzymatic yeast hydrolysate (ICN Biomedical, Aurora, IL, USA), and a wet sponge was placed in a container as a water source. An orange table tennis ball (diameter 4 cm), cut in half, and pierced with 24 evenly spaced holes (418 ± 90 µm), containing a piece of mango fruit (*Mangifera indica* L.) and inserted in a plastic base of suitable diameter, was used as a substrate for egg laying. Each morning, new egg cups were placed in all 120 cages to record daily fecundity. On the following day, the number of eggs was counted and each egg cup was replaced to maintain the females in constant conditions, dead males were replaced by new ones from the same cohort. The procedure was repeated until the last female died.

Calculation and analysis of demographic parameters

Daily adult survival and fecundity were combined with previously published data on developmental times and survival rates of immature stages (egg, larvae, and pupae) in the same fly strains at 25 °C [Duyck & Quilici (2002) for *Ceratitis* spp. and Duyck *et al.* (2004b) for *B. zonata*] to compute demographic parameters following standard methods (Carey, 1982; Ebert, 1999). Immature age-specific survivorship rates were interpolated as in Carey (1982). Confidence intervals for demographic parameters were estimated as the 2.5 and 97.5 percentiles of a bootstrap distribution resampled 1000 times (Efron & Tibshirani, 1993; Caswell, 2001).

Daily fecundity curves were fitted by a log linear model with a Poisson error using GLIM software (Crawley, 1993). Fecundity was fitted as a seventh-order polynomial of age (log number of eggs = $b_0 + b_1x + b_2x^2 + \dots + b_7x^7$), within each species separately. We chose polynomial functions because they are flexible and provide smooth fitted curves while they impose no constraint on the form of the curve. We dropped the higher-order terms (> 7) because including further terms did not yield a significant increase in goodness of fit in any species. In some species, the term x^7 was non-significant but we nevertheless included it in order to treat all species the same way. We tested for significant differences among species in timing and magnitude of fecundity using the change in deviance between two models: one in which all coefficients are free to vary among species, and one with a common set of coefficients for all species (*F*-test in analysis of deviance, Crawley, 1993). This allowed us to establish that species had significantly different overall fecundity patterns, i.e. polynomial fits do uncover significant differences among species. However, differences in polynomial coefficients have no simple interpretation, so the polynomial equations were used to extract several more informative quantities of interest. All polynomial curves showed a major peak followed by a progressive decrease in fecundity. We characterized these curves using the age at the major fecundity

peak, its height, and the age interval during which fecundity exceeded half the peak value. Patterns of senescence in survival were analysed by fitting the Weibull mortality model (hazard function $h(t) = \lambda\alpha t^{\alpha-1}$) (Carey, 2001) using the software GLIM (Crawley, 1993). This formulation includes, as a special case ($\alpha = 1$), the basic exponential model. The senescence parameter (α) exceeds unity when mortality increases with age. Its significance was assessed by a likelihood-ratio test that compared the Weibull model with the exponential model (i.e. with the constraint $\alpha = 1$). To help interpretation, we also provide the mean life expectancy ($\mu = \lambda^{(1-\alpha)}$) and the time interval after which estimated mortality rates are doubled ($d = 2^{1/(1-\alpha)}$).

Egg size and pupal mass

Lengths of 50 randomly chosen eggs, collected from the stock colony ($N > 1000$), were measured for each species within 2 h of oviposition with the graduated graticule of a binocular microscope ($\times 32$). Pupal masses were determined by individually weighing 160 young pupae (< 4 h old) from one cohort of larvae of each species with a precision balance (10^{-4} g). Differences in pupal mass and egg length among species were analysed by analysis of variance, after square-root transformation to ensure normality, and *post hoc* comparisons of means were performed using the Tukey HSD test (5% level of significance).

RESULTS

Data regarding immature development and survival have been obtained from earlier studies on the same strains [Duyck & Quilici (2002) for the three *Ceratitis* species and Duyck *et al.* (2004b) for *B. zonata*]. Pre-imaginal developmental times were significantly different among all species (ANOVA $F_{3,44} = 1799.5$, $P < 0.0001$, Table 1). However, the probability to survive to adulthood was much lower in *C. catoirii* than in the three invading species (ANOVA $F_{3,44} = 528.4$, $P < 0.0001$, Table 1). The four species had significantly different age–fecundity curves ($F_{24,4670} = 64.3$, $P < 0.0001$ by model simplification; all pairs of species are significantly different at $P < 0.0001$, Fig. 1). Knowing that our polynomials capture significant differences among species, and that all of them had a major fecundity peak early in reproductive life, we could use polynomial equations to extract the height, time, and duration of the fecundity peak. The three *Ceratitis* species began to oviposit 5–10 days after emergence, while *B. zonata* began oviposition 20 days after emergence but of the four, oviposited over a longer duration (Fig. 1 and Table 1). *Ceratitis capitata* and *C. rosa* showed similar egg-laying patterns, but the fecundity peak was higher and of shorter duration for *C. capitata* (Table 1). Temporal variation in fecundity of *C. catoirii* was similar to the two other *Ceratitis* spp. but with a very low maximum. Female survival curves decreased in a similar fashion for the four species until c. 40 days after emergence, after which, survivorship appeared to be higher in *B. zonata* (Fig. 1). The last females died after 82, 80, 95, and 126 days, respectively, for *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*. Weibull survival parameters were very similar for the three *Ceratitis* species. These three species senesce faster than

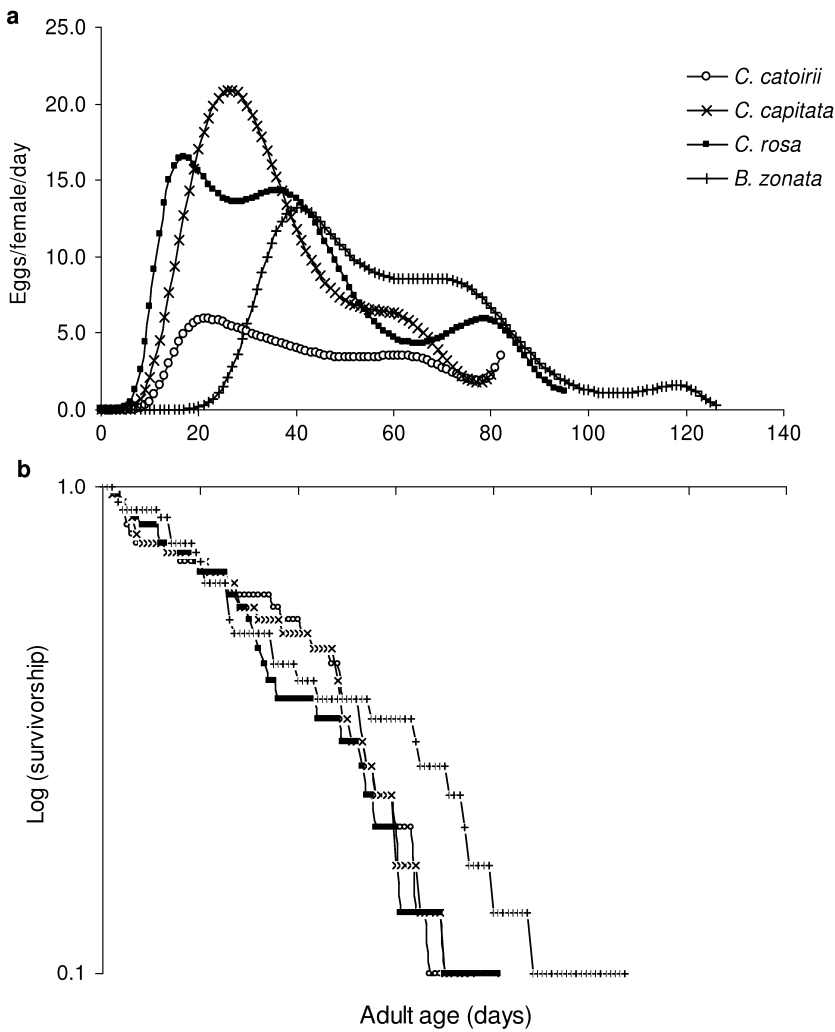


Figure 1 Fecundity and survival patterns in the four species. (a) Number of eggs laid per female per day. Fitted polynomial curves are given. In order to avoid extrapolation, each curve is stopped at the maximum age reached by experimental individuals. (b) Female survivorship of *Ceratitis catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* and *Bactrocera zonata*.

Table 1 Life tables of *Ceratitis catoirii*, *Ceratitis capitata*, *Ceratitis rosa*, and *Bactrocera zonata*. The *P*-value for the Weibull model is the significance of the senescence parameter ($H_0: \alpha = 1$) tested by likelihood ratio. The doubling time of mortality is the age at which the death rate is twice its initial value. Cross at max/2 is defined as the two dates when the fecundity curve crosses the value of half maximum fecundity. Data regarding immature development and survival have been obtained from earlier studies on the same strains [Duyck & Quilici (2002) for the three *Ceratitis* species and Duyck et al. (2004b) for *B. zonata*] *Means in the same line with the same superscript letter are not significantly different at the 5% level (Tukey HSD).

Parameters	<i>C. catoirii</i>	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>B. zonata</i>
Date of invasion	Resident	1939	1955	1991
Probability to survive from egg to adult*	0.30 ^c	0.73 ^{ab}	0.75 ^a	0.70 ^b
Mean age at emergence (<i>d</i>)*	21.7 ^b	18.4 ^c	23.6 ^a	17.1 ^d
Fecundity parameters:				
Maximum fecundity (eggs/ <i>d</i>)	5.9	20.9	16.6	13.2
Date of the maximum fecundity (<i>d</i>)	21.7	26.5	16.8	40.5
Cross at max/2 (<i>d</i>)	[13.9, 50.5]	[15.7, 41.9]	[10.6, 50.5]	[30.9, 80.2]
Parameters of the Weibull model:				
λ	0.006	0.004	0.005	0.008
α	1.366	1.485	1.422	1.265
μ	41.5	42.6	40.0	47.6
Doubling time of mortality (<i>d</i>)	6.6	4.2	5.2	13.7
Test: <i>P</i> -value	0.02	0.06	0.03	0.12

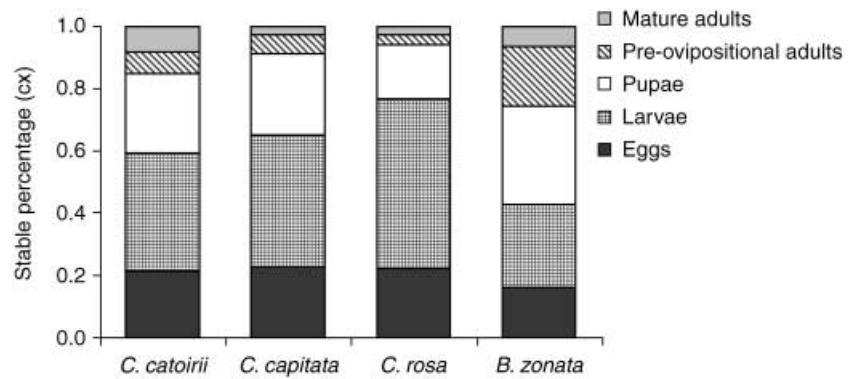


Figure 2 Expected stable age distribution of *Ceratitis catoirii*, *Ceratitis capitata*, *Ceratitis rosa* and *Bactrocera zonata*.

Table 2 Population parameters of *Ceratitis catoirii*, *Ceratitis capitata*, *Ceratitis rosa*, and *Bactrocera zonata*. 95% confidence intervals were obtained by bootstrap (see Methods). *Means in the same line with the same superscript letter are not significantly different at the 5% level (Tukey HSD).

Parameters	Units	<i>C. catoirii</i> value [95% CI]	<i>C. capitata</i> value [95% CI]	<i>C. rosa</i> value [95% CI]	<i>B. zonata</i> value [95% CI]
Gross reproductive rate (GRR)	Eggs/female	137.1 [85.2, 174.7]	344.5 [283.3, 405.7]	389.3 [222.6, 536.1]	303.0 [228.3, 367.9]
Net reproductive rate (R_0)	Eggs/female	18.2 [10.6, 25.8]	130.6 [87.5, 162.5]	128.4 [76.1, 177.7]	66.3 [33.7, 101.2]
Intrinsic rate of increase (r)		0.059 [0.048, 0.066]	0.115 [0.104, 0.123]	0.110 [0.097, 0.119]	0.069 [0.057, 0.077]
Intrinsic birth rate (b)		0.128 [0.117, 0.137]	0.121 [0.113, 0.128]	0.120 [0.109, 0.128]	0.096 [0.084, 0.104]
Intrinsic death rate (d)		-0.069 [-0.071, -0.067]	-0.006 [-0.009, -0.004]	-0.010 [-0.012, -0.009]	-0.027 [-0.030, -0.025]
Mean generation time (T)	Days	48.8 [46.3, 51.5]	42.3 [39.9, 44.9]	44.2 [41.8, 47.3]	60.6 [57.7, 64.8]
Average age in stable population (\bar{a})	Days	9.8 [9.0, 10.9]	7.1 [6.6, 7.6]	7.6 [7.1, 8.4]	11.4 [10.5, 12.6]
Mean egg size \pm SD*	mm	1.026 \pm 0.032 ^a	0.783 \pm 0.025 ^c	0.866 \pm 0.038 ^b	1.036 \pm 0.041 ^a
Pupal weight \pm SD*	10 ⁻⁴ g	112 \pm 14 ^b	94 \pm 9 ^d	107 \pm 12 ^c	118 \pm 13 ^a

B. zonata, for which the senescence parameter is non-significant (Table 1). Similarly, the estimated doubling time of mortality was more than twice as long in *B. zonata* as in the other species.

Ceratitis capitata had the highest net reproductive rate followed by *C. rosa*, *B. zonata*, and *C. catoirii*, respectively (Table 2). Note that demographic parameters previously measured on *C. capitata* (Carey, 1982; Vargas *et al.*, 2000) were similar to our estimates. In our data, the intrinsic rate of increase was similar for *C. capitata* and *C. rosa*, both of which were significantly higher than that of *C. catoirii* and *B. zonata*. The latter species has a significantly longer mean generation time than the other species: 60.6 days compared to 48.8, 42.3, and 44.2 for *C. catoirii*, *C. capitata*, and *C. rosa*, respectively. Immature stages represent the largest part of the theoretical stable age distributions in all species (Fig. 2). However, while the expected proportion of adults was 8% and 6%, respectively, for *C. capitata* and *C. rosa*, it reached 15% in *C. catoirii* and 25% in *B. zonata* (mostly immature adults in the latter). Egg size (ANOVA $F_{3,196} = 665.3, P < 0.0001$) and pupal mass (ANOVA $F_{3,636} = 40.3, P < 0.0001$) were significantly different among the four species (Table 2). Egg size of *B. zonata* was similar to that of *C. catoirii* and significantly bigger than that of *C. rosa*, itself significantly bigger than that of *C. capitata* (Table 2; Fig. 3). Pupal mass followed the same pattern (except that pupae of *C. catoirii* were significantly lighter than those of *B. zonata*).

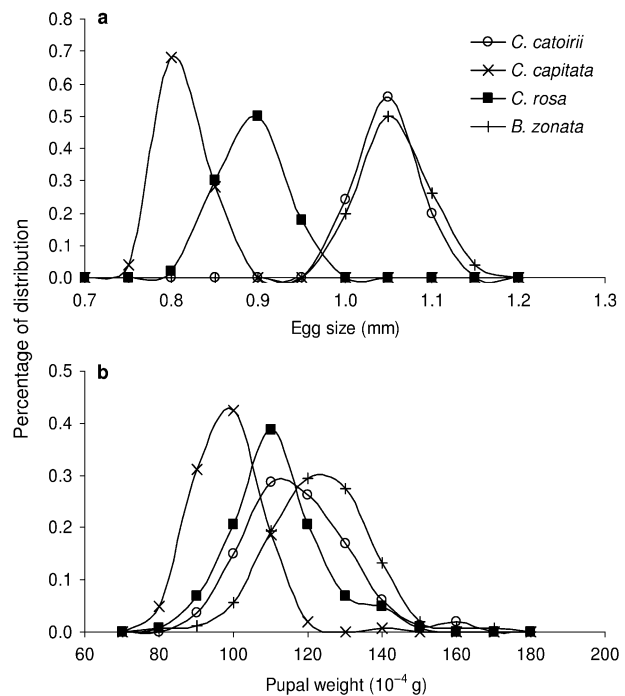


Figure 3 (a) Distributions of egg size (classes of 0.05 mm) and (b) pupal weight (classes of 1 mg) of *Ceratitis catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* and *Bactrocera zonata*.

DISCUSSION

Life histories of tephritid species and trade-offs

The life-history profiles of the three species *B. zonata*, *C. capitata*, and *C. rosa* seem consistent with the idea of a trade-off between traits favouring biomass accumulation and persistence and traits favouring the rapid production of many offspring. The major contrast lies between *B. zonata* and the *Ceratitis* spp., as the former has higher survival and longer duration of the reproductive period, while the other two have higher fecundity and earlier (but shorter) reproduction. Other trade-offs are apparent between the number of offspring on one hand, and both the investment per offspring (as measured by egg size) and the growth (reflected by pupal mass) on the other. These trade-offs are consistent not only with the comparison between *Bactrocera* and *Ceratitis*, but also, to a lesser extent, between *C. capitata* and *C. rosa*. Indeed, *C. capitata* has higher maximum fecundity and shorter pre-imaginal development, but smaller eggs and smaller pupae than *C. rosa*. The latter invests more in each offspring (larger egg size) and pre-imaginal growth, reaching larger pupal masses at the expense of a longer pre-imaginal development. As expected, the intrinsic rates of increase (r) under optimal laboratory conditions are in the order $B. zonata < C. rosa < C. capitata$, the most pronounced contrast (and the only significant one, i.e. non-overlapping confidence intervals in Table 2) being between the first two. In consistency with the competition–colonization and/or r – K trade-off theory (Pianka, 1970; Tilman, 1994), this pattern is the opposite of the competitive hierarchy for these three species ($B. zonata > C. rosa > C. capitata$, in which, again, the largest contrast occurred between *B. zonata* and the other two; Duyck *et al.*, 2006a).

In contrast, the combination of traits of *C. catoirii*, compared to the other three species, does not support the hypothesis of an interspecific trade-off. Basically *C. catoirii* does not counterbalance its low fecundity by a high survivorship. Although the decreased fecundity and large eggs of *C. catoirii* (as in *B. zonata*) are consistent with a trade-off between quantity and quality of offspring, this large investment per offspring does not seem to provide any advantage, as its mortality during the pre-adult stages is extremely high compared to the other three species. As a consequence, its intrinsic rate of increase under laboratory conditions (r) is approximately half that of the other *Ceratitis* species. Competition experiments have shown that this species is also the poorest competitor of all four species studied (Duyck *et al.*, 2006a). In short, this species is neither a good competitor nor a good colonist.

The differential age of the colonies of the different species may have affected the recorded life-history traits. However, genetic drift and inbreeding have been minimized in all colonies as they were maintained from the beginning using many individuals. Differential adaptation to laboratory conditions could also affect life-history traits. However, this hypothesis predicts that fitness traits would be higher in species cultured in the laboratory for more generations, which is not observed. For example, *C. catoirii* has distinctly lower values for many fitness traits although it is the oldest colony in our laboratory. Finally, another study on

C. capitata (Muniz, 1987) showed no significant differences in demographic parameters between an old laboratory colony (reared for 19 years) and a field population, suggesting limited effects of adaptation to laboratory conditions.

The imperfect trade-off observed in this study, even between phylogenetically closely related species, is not surprising since perfect trade-offs are the exception rather than the rule in the literature (Stearns, 1992; Reznick *et al.*, 2002; Kneitel & Chase, 2004). Two main causes are traditionally cited for imperfect trade-offs between two traits (Van Noordwijk & Dejong, 1986; Stearns, 1992): first, species may differ by the total amount of resources they are able to extract from the environment rather than by relative allocation to different traits; second, energy may be diverted towards a third trait rather than shared among the two considered. Why the Mascarenes endemic *C. catoirii* does not follow the trade-off common to the three recent invaders remains hypothetical. Anthropogenic influences are relatively recent in La Réunion (four centuries), and populations of *C. catoirii* used to depend on resources from the natural forest habitat in pre-human times. It could invest in some form of specialization to this natural habitat that confers no benefit under 'optimal' laboratory conditions and secondary habitats. This is a mere hypothesis that remains to be tested. More generally, an important caveat for laboratory experiments is that life-history traits and competitive ranks may change depending on conditions, and that actual laboratory conditions may not be optimal for all species. In our case, however, laboratory diets have been optimized for each species, and larval development rates in these diets are better than in the best natural fruits tested to date (P. F. Duyck, unpublished data). Laboratory temperature (25 °C) is also optimal for all four species although *C. rosa* is clearly more cold-tolerant (see Duyck & Quilici, 2002; Duyck *et al.*, 2004b). We are therefore confident that our laboratory conditions are at least very favourable — if not truly optimal — for all species studied.

However, whatever the causes, *C. catoirii* is inferior to the other three species in terms of both colonizing and competitive ability. *Ceratitis catoirii* used to be abundant in cultivated habitats in La Réunion before the arrival of the other species (Orlan & Moutia, 1960). Following invasions of *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*, *C. catoirii* has declined and is now very rare in La Réunion, and it has completely disappeared from Mauritius, where the same invasive tephritids have been introduced (Duyck *et al.*, 2006a). All this strongly suggests a case of competitive exclusion.

Competitive ability, traits, and invasion ranks

Based on comparisons between life-history data (this study) and competition data (Duyck *et al.*, 2006a), we can try to identify traits associated with competitive ability. Among the three exotic invasive species, size seems to be a major determinant of competition. Egg size influences larval competition: bigger eggs can reduce larval developmental times and thus confer a resource consumption advantage. This classical pre-emptive effect (Krijger *et al.*, 2001) was observed in our previous work (Duyck *et al.*, 2006a) in the form of relationships between pupal mass and developmental time, both at the interspecific and at the intraspecific

levels: late-emerging pupae were smaller because faster-developing ones had already depleted the resource. Among the three invasive species, a larger adult size also seems to confer an advantage in females competing for ovipositional sites in the same fruit, as pupal size ranks correspond to dominance ranks in interspecific contests among such females (Duyck *et al.*, 2006a). However, size is certainly not the only determinant of competition when considering the endemic species *C. catoirii*. This species lays large eggs, but is dominated by all others in larval competition, owing to a much higher larval mortality. Similarly, its large adult size is not associated to aggressive behaviour in interference contests, during which this species is systematically displaced by all others (Duyck *et al.*, 2006a).

The common hypothesis that successful invaders are often *r*-strategists (Lodge, 1993; Rejmanek & Richardson, 1996) depends on the assumption that competition is not a limiting factor for invasion. This is probably true in many — if not a majority — of cases, when invasions occur in disturbed habitats (Rejmanek, 1996; Lozon & MacIsaac, 1997; Lonsdale, 1999) or habitats devoid of species phylogenetically and/or ecologically similar to the invader. However, with the worldwide increase in the frequency of invasions, the probability that related taxa be introduced successively in the same place increases (Mack *et al.*, 2000; Mooney & Cleland, 2001). In this case, invasion may ultimately depend on the ability to outcompete, or at least to resist competition exerted by, resident species. In line with this hypothesis, in our system, as a result of trade-offs, the intrinsic rate of increase (*r*) decreases in successive invaders, while competition ability increases. In contradiction with this trend, the endemic *C. catoirii*, a species with very low *r*, was excluded by the three other species. This is not inconsistent with the hypothesis that invasions were competition-limited, as this species has the lowest competitive ability. However, it illustrates the fact that our hypothesis will only apply as far as trade-offs are respected, as the decrease in *r* is entirely dependent on its negative correlation with competitive ability.

Could our hypothesis apply to other cases of invasion in the presence of related or similar resident species? In Hawaii, the introduced *Bactrocera dorsalis* (Hendel) largely displaced *C. capitata*, a previously established invader (Debach, 1966). Vargas *et al.* (2000) found that despite a relatively high fecundity, *B. dorsalis* shows a lower intrinsic rate of increase, a bigger size, a delayed onset of oviposition, and a longer life span compared to *C. capitata*. These authors conclude that *B. dorsalis* is less *r*-strategist than *C. capitata*, in agreement with our results. In general, the whole genus *Bactrocera* has a more *K*-orientated profile than *Ceratitidis*, which would explain why the former has often displaced the latter during recent invasions, but not the reverse (Duyck *et al.*, 2004a). Such situations are not restricted to tephritid flies however: studying inter-tidal snails, Byers (2000) suggested that competitive ability could be an important characteristic of biological invaders, as did Evans (2004) studying ladybirds, and Vila & Weiner (2004) reached the same conclusion based on a review of competition experiments between resident and invasive plants. Facon *et al.* (2006) also predicted successive waves of invasions by ever-better competitors into the same niche.

Fruit flies in La Réunion are an example of a system in which life-history traits can confer competitive advantages for invading species, though we are not attempting to express a general paradigm applicable to any other system. Yet we believe that these observations should serve as a motivating example of how details of natural history can influence species invasiveness. Obviously, studying four species cannot provide evidence for a general negative relationship between *r* and invasiveness. However, the limits of our data themselves suggest interesting ways of treating data sets so as to tackle the heterogeneity of invasion cases, frequently cited as the main cause of the scarcity of conclusive results in studies of relationships between traits and invasiveness (Holdgate, 1986; Lodge, 1993; Lonsdale, 1999; Kolar & Lodge, 2001; Facon *et al.*, 2004; Richardson & Pysek, 2006). First, invasions in the absence of likely strong competitors, for example, a predator in an island devoid of predators (Fritts & Rodda, 1998), or *Spartina* in bare mudflats (Davis, 2005), should be distinguished from invasions in the presence of competitors. A possible surrogate, in the absence of competition data, could be the absence or presence of related resident species with similar ecology. Rejmanek (1996) mentioned the fact that 'alien species belonging to exotic genera are more likely to be invasive than alien species from genera represented in the native flora'. This suggests that related residents pose a competitive limit to invasion, and that different mechanisms may underlie invasions in which exotics have to overcome this limit, and those in which they do not have to do so. An important caveat, however, is that the degree of phylogenetic conservatism of niche traits seem rather variable among taxa (see the review of Webb *et al.*, 2002) and that other conserved aspects (for example, parasite or enemy assemblages) may be more important than resource overlap and competition in shaping interactions between newly co-occurring congeneric species.

Second, in the case of invasion in the presence of resident competitors, both invasiveness and traits should be considered relative to residents rather than in absolute terms (see Daehler, 2003). For example, *C. capitata* was once invasive in the presence of *C. catoirii* alone, but is no longer invasive in La Réunion since the better competitors *B. zonata* and *C. rosa* arrived. Similarly, in our case, the trait values of the invader are less relevant than the differences between invader and previously established species (e.g. larger pupae or larger eggs relative to residents provide higher competitive ability and trigger invasion).

The last suggestion from our work is to distinguish direct predictions (e.g. *r*-traits are favourable to colonization in non-competitive contexts) from predictions mediated by a trade-off (*r*-traits should be negatively correlated with invasion in competitive contexts); the latter, not the former, will depend on how well the assumed trade-off applies to the set of taxa studied, which can be measured directly, as in our Tephritid example.

In conclusion, neither *r* nor *K* strategies are likely to be important for invasions in general. In some groups, such as conifers (Rejmanek & Richardson, 1996), invaders have more *r*-orientated traits than non-invaders. It would be interesting to see whether the majority of conifer invasions happened in the absence of related species and/or in relatively non-competitive habitats, as suggested by the fact that many *Pinus* invasive species are

opportunistic and abundant in disturbed habitats rather than in mature forest (Grotkopp *et al.*, 2002). In addition, for invasions that happen in the presence of competitors, invaders may be at the same time better competitors (and worse colonists) than resident species, and better colonists than other potential invaders. Among those candidate invasive species that can overcome competition with residents, the first to invade may indeed be the better colonists. If our conclusions are confirmed by further studies, this framework could provide an important tool in Pest Risk Analysis for the prediction of potential invaders as a function of established regional communities, in addition to the use of measures of environmental suitability of regions to target species (e.g. climatic matching).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Serge Glénac and Jim Payet for maintaining tephritid cultures, Raquel Cenicerros for technical assistance, Gérard Duvallet and John Thompson for discussions on relationships between interspecific competition and invasions, and Doyle McKey for reviewing an earlier version of the manuscript. We are also grateful to three anonymous reviewers for their suggestions. This work was funded by CIRAD, by the 'Conseil Régional de La Réunion', and the European Agricultural Guidance and Guarantee Fund (EAGGF).

REFERENCES

- Bishop, M.J. & Peterson, C.H. (2006) When r-selection may not predict introduced-species proliferation: Predation of a non-native oyster. *Ecological Applications*, **16**, 718–730.
- Bruno, J.F., Kennedy, C.W., Rand, T.A. & Grant, M.B. (2004) Landscape-scale patterns of biological invasions in shoreline plant communities. *Oikos*, **107**, 531–540.
- Byers, J.E. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology*, **81**, 1225–1239.
- Byers, J.E. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, **97**, 449–458.
- Carey, J.R. (1982) Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling*, **16**, 125–150.
- Carey, J.R. (2001) Insect biodemography. *Annual Review of Entomology*, **46**, 79–110.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts.
- Charlesworth, B. (1994) *Evolution in age-structured populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- Crawley, M.J. (1986) The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **314**, 711–731.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for ecologist*. Blackwell, Oxford.
- Daehler, C.C. (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 183–211.
- Davis, H.G. (2005) r-selected traits in an invasive population. *Evolutionary Ecology*, **19**, 255–274.
- Debach, P. (1966) Competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology*, **11**, 183–212.
- Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R. & Quilici, S. (2006a) Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology*, **87**, 1170–1180.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004a) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, **29**, 511–520.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2006b) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 518–526.
- Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 461–469.
- Duyck, P.F., Sterlin, J.F. & Quilici, S. (2004b) 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.
- Ebert, T. (1999) *Plant and animal populations — Methods in demography*. Harcourt Brace & Company, San Diego.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J. (1993) *An introduction to the bootstrap*. Chapman & Hall, London.
- Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Evans, E.W. (2004) Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology*, **85**, 637–647.
- 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 & Evolution*, **21**, 130–135.
- Facon, B., Machline, E., Pointier, J.P. & David, P. (2004) Variation in desiccation tolerance in freshwater snails and its consequences for invasion ability. *Biological Invasions*, **6**, 283–293.
- France, K.E. & Duffy, J.E. (2006) Consumer diversity mediates invasion dynamics at multiple trophic levels. *Oikos*, **113**, 515–529.
- 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.
- Gray, A.J. (1986) Do Invading species have definable genetic characteristics? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **314**, 655–674.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169–1194.
- Grotkopp, E., Rejmanek, M. & Rost, T.L. (2002) Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist*, **159**, 396–419.
- Holdgate, M.W. (1986) Summary and conclusions: characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **314**, 733–742.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004) Trade-offs in community

- ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, **7**, 69–80.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 199–204.
- Krijger, C.L., Peters, Y.C. & Sevenster, J.G. (2001) Competitive ability of Neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *Oikos*, **92**, 325–332.
- Levine, J.M. (2000) Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science*, **288**, 852–854.
- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions — Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 133–137.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**, 1522–1536.
- Lozon, J.D. & MacIsaac, H.J. (1997) Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, **5**, 131–144.
- MacArthur, R.H. (1962) Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **48**, 1893–1897.
- Mack, R.N. (1996) Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, **78**, 107–121.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689–710.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **98**, 5446–5451.
- Mueller, L.D. (1997) Theoretical and empirical examination of density-dependent selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 269–288.
- Muniz, M. (1987) Larval development and reproductive characters of field and laboratory populations of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* Wied. *Bolletino Di Zoologia Agraria E Di Bachicoltura, Series II*, **19**, 111–118.
- Orian, A.J.E. & Moutia, L.A. (1960) Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'Île Maurice*, **39**, 142–150.
- Pianka, E.R. (1970) On r- and k-selection. *The American Naturalist*, **104**, 592–597.
- Radford, I.J. & Cousens, R.D. (2000) Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, **125**, 531–542.
- Rejmanek, M. (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, **78**, 171–181.
- 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. & Pysek, P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**, 409–431.
- Richardson, D.M. & Rejmanek, M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, **10**, 321–331.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 170–176.
- Stachowicz, J.J., Fried, H., Osman, R.W. & Whitlatch, R.B. (2002) Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: Reconciling pattern and process. *Ecology*, **83**, 2575–2590.
- Stachowicz, J.J. & Tilman, D. (2005) Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation and ecosystem functioning. *Species invasions: insight into ecology, evolution and biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and S.D. Gaines), pp. 41–64. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life-histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S. & Wilson, J.R.U. (2006) Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, **87**, 1755–1769.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.
- Van Noordwijk, A.J. & Dejong, G. (1986) Acquisition and allocation of resources — Their influence on variation in life-history tactics. *The American Naturalist*, **128**, 137–142.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D. & Nishida, T. (2000) Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) at alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, **93**, 75–81.
- Vila, M. & Weiner, J. (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, **105**, 229–238.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468–478.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.

IMPORTANCE OF COMPETITION MECHANISMS IN SUCCESSIVE INVASIONS BY POLYPHAGOUS TEPHRITIDS IN LA RÉUNION

PIERRE-FRANÇOIS DUYCK,^{1,3} PATRICE DAVID,² GUILLEMETTE JUNOD,¹ CAROLINE BRUNEL,¹ RAPHAËL DUPONT,¹
AND SERGE QUILICI¹

¹UMR 53 “Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical” CIRAD Pôle de Protection des Plantes (3P),
7 chemin de l’IRAT, 97410 St Pierre, La Réunion, France

²UMR 5175, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Centre d’Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE),
1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France

Abstract. Understanding the strength and modes of interspecific interactions between introduced and resident species (native or previously introduced) is necessary to predict invasion success. We evaluated different mechanisms of interspecific competition among four species of polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) from the island of La Réunion: one endemic species, *Ceratitis catotrii*, and three exotic species, *C. capitata*, *C. rosa*, and *Bactrocera zonata*, that have successively invaded the island. Larval competition experiments, i.e., co-infestations of the same fruit, and behavioral interference experiments measuring the ability of one female to displace another from a fruit, were performed among all pairs of the four species. We observed asymmetric and hierarchical interactions among species in both larval and adult interference competition. In agreement with the hypothesis that invasion is competition-limited, the competitive hierarchy coincided with the temporal sequence of establishment on the island, i.e., each newly established species tended to be competitively dominant over previously established ones.

Key words: *Bactrocera zonata*; biological invasions; *Ceratitis capitata*; *Ceratitis catotrii*; *Ceratitis rosa*; competitive asymmetry; exploitative competition; fruit flies; interference competition; Tephritidae.

INTRODUCTION

Biological invasions pose major problems for biodiversity conservation (Vitousek et al. 1996), one of which is the extirpation of indigenous species by competitive displacement (Elton 1958, Juliano and Lounibos 2005). While attempts to predict invasions based on ecological rules have had some success (Hobbs and Huenneke 1992, Kolar and Lodge 2001, Levine et al. 2004), the importance of interspecific competition in determining when and where invasions occur remains ambiguous. Clearly, competition often takes place between invaders and the recipient community (Dyer and Rice 1999, Shea and Chesson 2002, Levine et al. 2004). However this does not mean that it acts as an important sieve to retain successful invaders from a pool of candidate species. Although this hypothesis or similar ones have been repeatedly put forward (Crawley 1993, Thébaud et al. 1996, Byers 2000, Vila and Weiner 2004), in other cases the emphasis is put on *r*-selected traits and the ability of species to rapidly colonize empty space (Lodge 1993, Rejmanek and Richardson 1996). These two visions seem contradictory, unless one rejects the classical idea of a trade-off between competitive ability and colonization ability (Mac Arthur 1962, Tilman

1994), or, equivalently, envisages invasive species as the “happy few” that happen to override this trade-off. Of course, this apparent contradiction can stem from mixing together different situations: invasions into vacant niches, such as by a predator in a predator-free island (Fritts and Rodda 1998), are by definition not competition limited and should depend only on colonization ability, while invasions into occupied niches can be competition limited. However, for the latter, only empirical studies can tell whether competition is a major determinant of invasion success. Controlled experiments can be useful for this purpose. These experiments give access to competitive responses (the ability of a species to withstand competition exerted by other species) and competitive effects (the negative effects of a species on other species) (Goldberg and Barton 1992). To the extent that laboratory or experimental field results represent phenomena that also operate *in natura*, the competitive effect is expected to determine how an invader may affect established species if it succeeds, while the competitive response, if the competition limitation hypothesis is true, is expected to determine the probability that invasion succeeds. Sets of closely related species successively invading the same territory are ideal situations to test this hypothesis, because competition is expected to be more intense among similar species, especially when they are first brought into contact and have no coevolutionary history (Reitz and Trumble 2002). In addition, within homogeneous

Manuscript received 2 August 2005; revised 29 November 2005; accepted 12 December 2005. Corresponding Editor: L. M. Wolfe.

³ E-mail: duyck@cirad.fr

guilds of animals or plants, competition usually tends to be asymmetrical and organized in a hierarchical way (i.e., transitive [Keddy 2001]). This provides a simple way to test the competition limitation hypothesis: successive invaders should be at higher and higher levels of the hierarchy in competitive response, if such a hierarchy exists.

We here test this prediction in a case study on four species of fruit flies (*Tephritidae*). We are aware that this is only a case study and that many more studies of the same kind would be needed to generalize. Unfortunately, competitive hierarchies have not yet received in invasion biology the attention they have received in plant community ecology (Keddy 2001, Daehler 2003). The choice of *Tephritidae* as a model system is motivated by several important features. First, the four species studied are all highly polyphagous and show considerable diet overlap (Quilici and Jeuffrault 2001), providing large opportunities of competition. Indeed, species displacements following invasions have been repeatedly observed among *Tephritids* (Debach 1966, Duyck et al. 2004a). Second, a hierarchical mode of competition is suggested by the fact that invasion links (i.e., the ability of species A to invade in the presence of B) seem transitive but never reciprocal in a number of *Tephritid* invasions worldwide (Duyck et al. 2004a). Finally, the history of invasions is well known in our study site: the island of La Réunion (Indian Ocean). One of the species (*Ceratitis catairii*) is indigenous while the other three (*Ceratitis capitata*, *C. rosa*, and *Bactrocera zonata*) are invaders, whose chronology of introduction is precisely known. Each invader has rapidly grown in numbers once introduced, while previously established species, be they native or previous invaders, declined in at least a part of their range.

The main resource for which interspecific competition can plausibly occur among species of *Tephritid* flies is the host fruit (Prokopy and Roitberg 1984). In *Tephritids*, females search for fruit at the appropriate maturation stage and puncture the fruit skin to deposit eggs (Prokopy and Roitberg 1984, White et al. 2000). Eggs hatch and larvae develop within the fruit, then jump out of the fruit onto the ground, where they bury themselves to pupate. Competition can occur in the form of scramble competition among larvae when two species co-infest the same fruit or in the form of direct aggressive interference between females ready to lay eggs in the same fruit. In addition, some features of female behavior may influence the effects of interspecific competition in the field. The ability of a female to detect and avoid fruits that are already infected and the ability to localize available fruits faster than other species can determine how a species tolerates the presence of other, previously established species. In this study we try to compare each of these aspects among the four species in the laboratory.

A potential problem is that the laboratory necessarily represents a single environment that is not representative

of the diversity of niches exploited by the species in their natural environment. The four *Tephritids* we studied are generalist species found on many species of fruits (>350 for *C. capitata* [Liquidó et al. 1991]) and in a variety of climatic conditions throughout the island (Duyck and Quilici 2002, Duyck et al. 2004b). It is very likely that competition varies among these different niches (Duyck et al. 2004a). The study of this variation is a large subject in itself; however, if interspecific competition is to somehow limit invasions, one expects relevant patterns to be found in resources that are both numerically abundant and shared by all species. For this reason we chose to focus our study on a single fruit (guava, a very common fruit in La Réunion, on which all four species have regularly been observed) and a single temperature (25°C, the most favorable temperature for all four species [Duyck and Quilici 2002, Duyck et al. 2004b]), typical of the cultivated lowlands in La Réunion, where the largest fruit fly populations are found and where new invaders are more likely to be introduced by overseas transport).

MATERIALS AND METHODS

Fly species and strains

On La Réunion (a volcanic tropical island of the Indian Ocean), four species of polyphagous *Tephritidae* are currently found. The Mascarene fruit fly *Ceratitis catairii* is endemic to Mauritius and La Réunion islands (Orlan and Moutia 1960, Etienne 1972, White et al. 2000). The Mediterranean fruit fly *C. capitata* was introduced in 1939 and became widespread in La Réunion, while *C. catairii* became rarer (White et al. 2000). The Natal fruit fly *C. rosa* was first detected in 1955 (Orlan and Moutia 1960, Etienne 1972). A similar pattern of successive invasions has been observed in Mauritius, except that *C. catairii* is now considered extinct on this island, having not been recorded for the last 20 years (White et al. 2000). In La Réunion, the peach fruit fly *B. zonata* was first detected in 1991 but its populations grew massively and spread in 2000 (Hurtrel et al. 2000). This last species is still in the process of expansion. Among the numerous host plants of these species present in La Réunion, four are of particular importance because of their abundance, namely guava (*Psidium guajava* L.), Indian almond (*Terminalia catappa* L.), mango (*Mangifera indica* L.), and strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) (Quilici and Jeuffrault 2001). While the four *tephritids* studied do not have identical host ranges, they share these four main host fruits, as well as many less important ones (Quilici and Jeuffrault 2001). Also, the four *tephritids* do not have similar climatic niches (Duyck and Quilici 2002, Duyck et al. 2004b), but all of them are abundant in the lowlands of the island.

Experiments were conducted with recent laboratory cultures of the four fruit fly species. Techniques for maintenance of these laboratory cultures were described in previous studies (Duyck and Quilici 2002, Duyck et

al. 2004b). For experiments on adults, naïve females (with no prior ovipositional experience) were studied at their peak of fecundity (between age 20 and 25 d for the three *Ceratitis* spp. and 40–45 d for *B. zonata*). Rearing conditions were 25°C ($\pm 1^\circ$), 80% relative humidity ($\pm 10\%$), and 12:12 light : dark photoperiod for all experiments.

Larval competition

The opportunity of interspecific competition depends on the frequency of co-infestations and on the density of larvae within fruits. In order to estimate these parameters, we used a database of 3778 infested fruits of various species, including 786 fruits of guava (*Psidium guajava* L.) and 1196 fruits of Indian almond (*Terminalia catappa* L.), collected in different parts of La Réunion island from 2002 to 2005. Fruits were brought back to the laboratory, individually weighed, and placed on a grid in a closed container layered with sand or sawdust, following standard methods for fruit fly rearings (White and Elson-Harris 1992). Pupae fallen into the sand or sawdust were then counted and species were identified when adults emerged from pupae.

Manipulation trials have often been used successfully to detect asymmetrical competition and hierarchy in plant communities (Goldberg and Barton 1992, Keddy 2001). These experiments usually compare the relative yield of different competing species in the absence and in the presence of competitors (Keddy 2001). We used a similar approach with the four species of Tephritidae in order to assess whether their competitive hierarchy correlates with the ability of a species to invade in the presence of another. Larval competition experiments in the laboratory were conducted with all pairwise combinations of the four species. For each replicate, one or two noninfested guava fruits (total mass of 100 g) were washed and nicked at the surface for introduction of newly hatched larvae (<3 h old) inside the pulp. Fruits were carefully infested with a fine brush under a binocular microscope with 50 newly hatched larvae of only one species (for the control) or 50 larvae of each species (for cross infestations). Such a density of infestation has already been used in several studies on the larval development of Tephritidae (Fitt 1986, Krainacker et al. 1987) and is comparable to observed densities in the field (see *Results*). Our design is additive rather than substitutive (Keddy 2001) and therefore allows us to test the effect of the addition of competitors; this is relevant in our case because fly density in wild-caught fruits co-infested by two or more species exceeds that of mono-infested fruits (see *Results*). However, using our design, the effects of intraspecific and interspecific competition cannot be compared. Infested fruits were put in an open plastic box inside a plastic container, with its bottom covered by a layer of sand to allow for pupation of mature larvae that have jumped from the fruit. From six days after infestation, sand was sifted daily in order to collect pupae. Each pupa was

weighed and put in a separate plastic box until emergence of the adult and species determination. Three to seven replicates were done for each pair of species tested and for each control (67 boxes in total). For each parameter and each species, four treatments were used (control and competition with each of the three other species).

Net reproductive rates (R_0), i.e., the expected number of offspring per female in a lifetime, was estimated in order to integrate survival and pupal mass in a single parameter, so as to facilitate comparisons between different treatments. Original R_0 were calculated using established life tables for each species (P. F. Duyck, P. David, and S. Quilici, *unpublished manuscript*). Survival from larva to adult (measured in the experiment) was multiplied by a function of body size that represents the expected number of offspring in an adult lifetime. We used regression equations of fecundity on body size established separately for the four species ($R'_0 = R_0 e^{0.0211(p - 112)}$, $R^2 = 0.061$, $P < 0.001$; $R'_0 = R_0 e^{0.0506(p - 94)}$, $R^2 = 0.58$, $P < 0.001$; $R'_0 = R_0(0.0082p + 0.1191)$, $R^2 = 0.31$, $P < 0.001$; and $R'_0 = R_0 e^{0.0347(p - 118)}$, $R^2 = 0.29$, $P < 0.01$, respectively, for *C. catovirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*; p = pupal mass, R_0 = original net reproductive rate [$R_0 = 18.2, 130.6, 128.4,$ and 66.3 , respectively]; R'_0 = estimated net reproductive rate).

In order to test for resource preemption, the relationship between pupal mass and developmental time was analyzed by analyses of covariance (ANCOVA) for each species. Pupal mass was fitted as a function of developmental time (covariate), competition treatment (presence and species of competitor), and their interaction.

Competition results are usually given in terms of relative yield (RY) for plant experiments (Wilson and Keddy 1986, Keddy 2001). As we compared interspecific competition in insects, this indicator was replaced by relative performance (RP), but we kept the same methodology as for plant experiments. Relative performance was calculated for R_0 , pupal mass, and survivorship by dividing the value of the target species reared with a competing species by the value of the target species reared alone. Relative performance distinguishes between two components of competitive interactions: the mean response and the mean effect (Goldberg and Barton 1992). For a given target species, the mean response is the mean of RP when reared with competing species, while the mean effect is the inverse of the mean RP of all competing species when reared with the target species. For each parameter (R_0 , pupal mass, survivorship), the asymmetry of competition was calculated between species pairs by dividing the RP of the target species by that of the competitor. This definition indicates the direction of asymmetry and differs slightly from the one of Keddy (2001), in which asymmetry is calculated by always dividing the highest RP by the lowest RP of the two competitors.

Behavioral observations

A first assay was carried out to assess the outcome of interference competition for laying sites, i.e., direct interactions between the females of the different species on the same fruit. One half of a strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) fruit, cut lengthwise and placed with the skin side exposed, was presented to two females of different species (cage size, $7 \times 12 \times 15$ cm). The number of takeovers, i.e., aggressions by species A leading to the departure of species B from the fruit, was recorded during 30 min. We performed 30–33 replicate assays for each pair of species. Data were analyzed using a Poisson log-linear model (analysis of deviance with Poisson error). Overdispersion was accounted for by using F tests instead of chi-squares to evaluate the significance of changes in deviance (Crawley 1993). The asymmetry of female interference was calculated between each pair of species by dividing the number of takeovers of the target species by that of the competitor.

Other behavioral traits may allow a species to avoid fruit already infested by other species or to localize noninfested fruits faster than other species. Two types of signals may reveal that a fruit is infected: signals from puncture holes made by laying females and host-marking pheromones. In order to determine whether females prefer to lay their eggs in already punctured fruits, we presented two halves of strawberry guava to individual females. One half was intact while the other was artificially punctured 30 times (0.50 ± 0.04 mm) with a needle through the skin to mimic oviposition holes. During 30 min, we recorded the number of landings on each half-fruit and the number of egg-layings in the fruit as well as the occurrence of an “ovipositor dragging” behavior following an egg-laying, previously described as typical of flies depositing host-marking pheromones (HMPs; Prokopy et al. 1978, Papaj et al. 1989). This procedure was repeated with 30 different females for each species.

A second (independent) assay was carried out to test whether females were influenced by prior infestation by females of the same species or of any of the other species. The same procedure as in the previous experiment was employed except that the “treated” half-fruits were not punctured but exposed (in series of 10) to 30 females of the same species or other species during 24 h, while the “control” half-fruits were not. The number of landings and egg-layings were recorded on each half-fruit during 30 min. First, we tested for an intraspecific effect, i.e., whether the behavior of the target species was affected by previous visits by conspecific females. We considered that species with no significant intraspecific response and little ovipositor-dragging behavior did not leave detectable chemical signals or HMPs and used only species with a significant intraspecific effect and a frequent marking behavior (i.e., *C. capitata* and *C. rosa*) to assess interspecific effects. The same experiment as for intraspecific effects was carried out, except that the fruit was first exposed to females of another species (either *C.*

capitata or *C. rosa*) and then to the target species. Each test was replicated 30–33 times.

The abilities of females of the four species to localize host fruits were compared using a cylindrical mesh-screened field cage (2.5 m tall \times 3 m diameter). Within the cage, four plants of the non-host *Ficus benjamina* were placed in front of three noninfested washed guava fruits hanging from a metallic support. Twenty females of each species (80 females in total) were released in the cage at the opposite side of the hanging guava fruits. The observer stood behind the *Ficus* plants during 45 min and recorded for each species the number of landings on and egg-layings in the fruits. The procedure was replicated 13 times. The number of landings and egg-layings were analyzed using a Poisson log-linear model. Cumulative time spent on fruits was transformed into percentage of total potential time spent by the 20 females (20×45 min) on fruit prior to angular transformation (arcsine square-root transformed x) and analyzed by one-way ANOVA.

RESULTS

Larval competition

The mean final larval density per fruit in the laboratory experiment measured by the total number of pupae across species was 0.33 ± 0.17 pupae/g (mean \pm SD; range 0.050–0.740). In the field, infested guava fruit produced on average 0.22 ± 0.21 pupae/g (range 0.001–1.661). Irrespective of fruit species, the mean infestation in the field was 0.43 ± 1.07 pupae/g (range 0.001–20.0). The pupal density increased significantly when two (and furthermore three) species were present in a guava fruit ($N = 786$; one species, 73%, 0.16 ± 0.17 pupae/g [mean \pm SD]; two species, 23%, 0.33 ± 0.24 pupae/g; three species, 4%, 0.47 ± 0.33 pupae/g; ANOVA on log-transformed data, $F_{2,283} = 77.45$, $P < 0.0001$) and in an Indian almond fruit ($N = 1196$; one species, 72%, 0.26 ± 0.28 pupae/g; two species, 26%, 0.44 ± 0.32 pupae/g; three species, 2%, 0.50 ± 0.27 pupae/g; ANOVA on log-transformed data, $F_{2,1196} = 88.49$, $P < 0.0001$). The final density ratios observed in our experiments and in the field for pairs of species co-infesting the same fruit are given in the Appendix.

Table 1 shows the relative performance of each species reared in all possible pairwise combinations. For most or all species, there is a significant effect of the competition treatment on R_0 (ANOVA, $P < 0.05$ for all species, complete statistics in Table 1), survivorship (ANOVA, $P < 0.05$ except for *C. capitata*), and pupal mass (ANOVA, $P < 0.05$ except for *C. rosa*). Species differed significantly in mean response with respect to R_0 (ANOVA, $F_{3,44} = 8.51$, $P < 0.0005$), survivorship (ANOVA, $F_{3,44} = 6.92$, $P < 0.001$), and pupal mass (ANOVA, $F_{3,40} = 8.45$, $P < 0.005$). However, the mean effect for these three attributes was not significantly different among the species (ANOVAs, $F_{3,44} = 1.22$, $P = 0.31$; $F_{3,44} = 1.55$, $P = 0.21$; $F_{3,40} = 0.88$, $P = 0.46$, respectively for R_0 , survivorship, and pupal mass). The

TABLE 1. Relative performance of four species of Tephritidae in all pairwise combinations.

Target species	Control	Competing species (relative performance)				Mean response	ANOVAs for competitive effect		
		<i>Bzon</i>	<i>Cros</i>	<i>Ccat</i>	<i>Ccap</i>		df	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>R</i> ₀ (no. eggs/female)									
<i>Bzon</i>	19.41		0.79	0.30	0.71	0.59 ^a	3,13	5.1	0.015
<i>Cros</i>	124.27	0.55		0.36	0.50	0.44 ^{ab}	3,15	4.4	0.020
<i>Ccat</i>	10.22	0.02	0.22		0.29	0.15 ^{bc}	3,12	6.8	0.006
<i>Ccap</i>	20.33	0.10	0.04	0.16		0.10 ^c	3,11	4.2	0.032
Mean effect		4.00	2.41	3.66	2.00				
Survivorship (rate)									
<i>Bzon</i>	0.70		0.89	0.78	1.03	0.90 ^a	3,13	4.0	0.032
<i>Cros</i>	0.82	0.62		0.43	0.64	0.56 ^{ab}	3,15	3.6	0.039
<i>Ccat</i>	0.30	0.05	0.38		0.52	0.32 ^b	3,12	4.6	0.023
<i>Ccap</i>	0.39	0.49	0.22	0.60		0.46 ^b	3,11	1.7	0.216
Mean effect		2.50	1.79	1.67	1.35				
Pupal mass (10 ⁻⁴ g)									
<i>Bzon</i>	91.01		0.95	0.70	0.89	0.85 ^a	3,13	5.2	0.014
<i>Cros</i>	102.75	0.84		0.76	0.78	0.80 ^a	3,15	2.7	0.085
<i>Ccat</i>	104.89	0.56	0.57		0.72	0.63 ^b	3,10	13.0	0.001
<i>Ccap</i>	66.03	0.60	0.56	0.64		0.61 ^b	3,9	6.7	0.011
Mean effect		1.43	1.32	1.43	1.25				

Notes: Species whose competitive responses do not significantly differ (Tukey's studentized test, $P < 0.05$) are denoted by common superscript letters. Abbreviations are: *R*₀, net reproductive rate; *Bzon*, *Bactrocera zonata*; *Cros*, *Ceratitidis rosa*; *Ccat*, *C. catoirii*; *Ccap*, *C. capitata*. The study was conducted on fruit fly species found on La Réunion, a volcanic tropical island of the Indian Ocean.

hierarchy in competitive response was *B. zonata* > *C. rosa* > *C. catoirii* > *C. capitata* except for survivorship, in which the ranks of *C. catoirii* and *C. capitata* were reversed. Note, however, that although the four means are statistically different for all traits, not all pairs of species are, so the hierarchy indicated should be only considered as an overall pattern. The asymmetry of competition and its direction are overall decreasing functions of competitive response ranks (Fig. 1).

For each species, pupal mass decreased with developmental duration and competition treatment (Fig. 2; ANCOVA, $P < 0.05$; see legend for complete statistics), and the interaction was not significant.

Interference competition in the laboratory

Recordings of aggression were strongly asymmetric (Table 2, Fig. 1). The mean number of takeovers (aggressions towards females of other species ending in effective displacement) varied among species (generalized linear model [GLM] with Poisson error, $F_{3,386} = 16.18$, $P < 0.0001$) following the order: *B. zonata* = *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii*. Compared with other species, *B. zonata* was overall the species least often driven from fruits by another species (GLM with Poisson error, $F_{3,386} = 3.05$, $P = 0.029$).

Fruit choice experiments

For *C. capitata*, the percentage of visits to artificially punctured fruits was significantly higher (62.4% of all visits, $N = 30$, pairwise *t* tests, $P < 0.05$) than on intact fruits, while for the three other species this percentage did not differ between the two half-fruits (52.5, 50.6, and 47.7% of all visits respectively for *C. catoirii*, *C. rosa*,

and *B. zonata*; $N = 30$ for each species, pairwise *t* tests, $P > 0.05$). For all species, the mean percentage of egg-layings was not significantly different between the wounded fruit and the control (45.8, 57.5, 44.0, and 37.8% of all egg-layings, respectively, for *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*; $N = 30$ for each species, pairwise *t* tests, $P > 0.05$).

During our experiments, a behavior of "ovipositor dragging" (as described by Prokopy et al. [1978]) was observed, and its frequency varied among species: it was much higher in *C. capitata* and *C. rosa* than in the two other species (18.2, 72.3, 75.5, and 12.9%, respectively, for *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*). The behavior also differed qualitatively between genera: for the three *Ceratitidis* spp. the whole ovipositor was dragged on the fruit surface while for *B. zonata*, only the tip of the extended ovipositor was dragged on the fruit. During this behavior, the four species completed circles on the fruit and repeatedly touched the fruit with their mouthparts. At this stage, *B. zonata* females also stroke the fruit surface with their ovipositors.

Females of *C. rosa* laid significantly less in fruits previously exposed to conspecifics than in control fruits, while the reverse was observed for *C. capitata*, and no significant effect was recorded for *C. catoirii* and *B. zonata* (Table 3a). *Bactrocera zonata* laid less in fruits previously exposed to *C. capitata* or *C. rosa* (Table 3b). The percentage of visits of *B. zonata* was lower on fruits exposed to *C. capitata* than on control fruits, while no difference was observed with fruits exposed to *C. rosa*. No significant effect of interspecific recognition of previous egg-laying was observed between *C. capitata* and *C. rosa*.

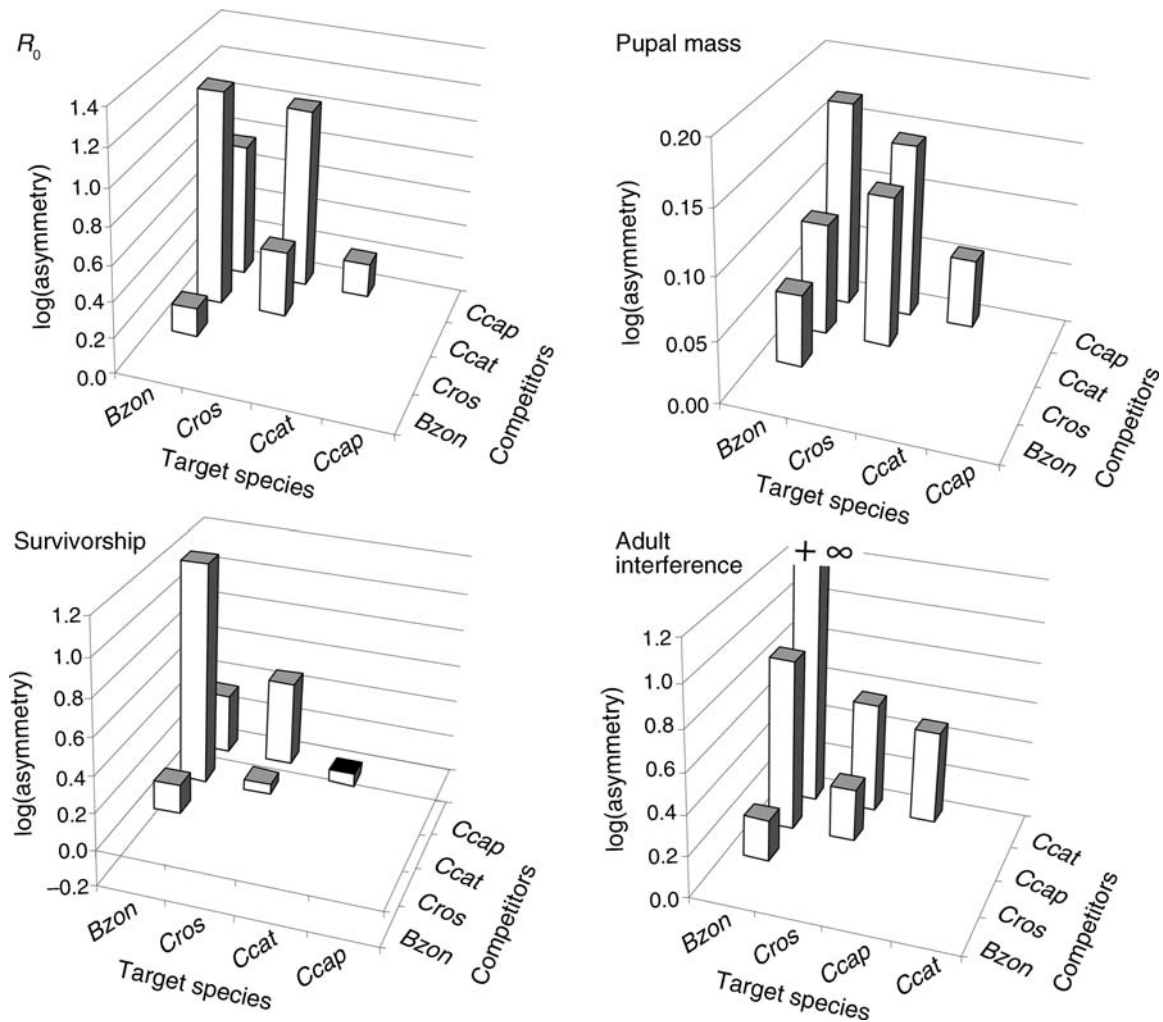


FIG. 1. Competitive asymmetry revealed by pairwise cross-infestation (net reproductive rate [R_0], larval survivorship, and pupal mass) and in adult female interference among the four species of Tephritidae. (See *Methods* for definitions.) Fruit fly species names are abbreviated as in Table 1. For adult interference, the log(asymmetry) *Bzon/Ccat* tend to infinity because no displacement of *Bactrocera zonata* by *Ceratitidis catoirii* has been observed in any trial. The study was conducted on species found on La Réunion, a volcanic tropical island of the Indian Ocean.

Host location by females

The mean number of landings on fruit (GLM with Poisson error, $F_{3,48} = 12.17$, $P < 0.0001$), layings in a fruit (GLM with Poisson error, $F_{3,48} = 11.28$, $P < 0.0001$), and the mean cumulative time spent on the fruit (ANOVA, $F_{3,48} = 7.37$, $P < 0.001$) varied significantly among species (Fig. 3). *Ceratitidis capitata* and *B. zonata* landed significantly more on the fruits than did the two other species. However, the number of egg-layings followed another order: *B. zonata* and *C. rosa* laid more than *C. capitata* and *C. catoirii*. The cumulative time spent on the fruit was longer for *B. zonata* than for the other species.

DISCUSSION

Interspecific competition reduces larval survival, pupal mass, and the potential rate of population

increase. Overall, within each species, larval development time and pupal mass are negatively correlated, with late pupae being smaller, with or without allospecific competitors. If all larvae of a given species grew at the same rate, we would expect the opposite pattern, i.e., longer developmental times associated with larger pupae. The observed pattern suggests a competitive preemption of resources within species, i.e., the first larvae to develop benefit from more resource than later ones (Blanckenhorn 1999, Krijger et al. 2001). Adding interspecific competitors does not change the slope of the mass–developmental time relationship but shifts it downward to a variable degree depending on the species involved. Thus, the presence of interspecific competitors has the same effect as having less available resources to begin with. As our experimental densities are comparable to those found *in natura* (especially when two species

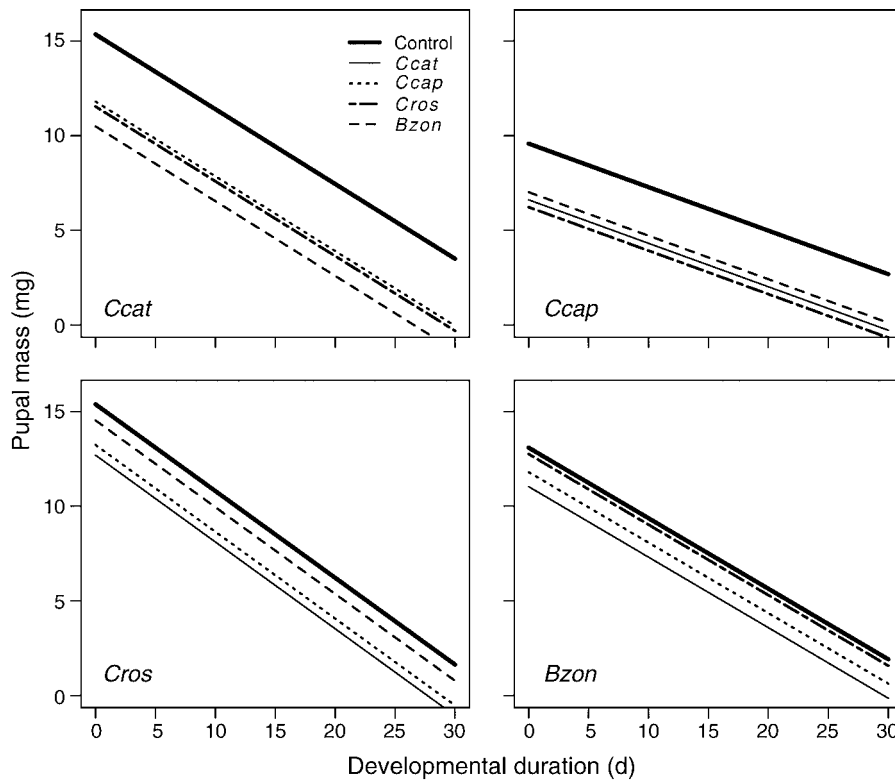


FIG. 2. Relationship between pupal mass and developmental duration for four species of Tephritidae reared alone (control) or in pairwise competition trials (names of competing species are abbreviated as in Table 1). Only regression lines are presented, estimated in the model without interaction. *Ccat*: ANCOVA, developmental duration, $F_{1,5} = 7.0$, $P = 0.04$; treatment, $F_{3,5} = 12.0$, $P = 0.01$; interaction, $F_{3,5} = 1.3$, $P = 0.36$. *Ccap*: ANCOVA, developmental duration, $F_{1,6} = 6.7$, $P = 0.04$; treatment, $F_{3,6} = 28.6$, $P < 0.001$; interaction, $F_{3,6} = 3.4$, $P = 0.09$. *Cros*: ANCOVA, developmental duration, $F_{1,11} = 15.6$, $P < 0.01$; treatment, $F_{3,11} = 6.4$, $P < 0.01$; interaction, $F_{3,11} = 2.8$, $P = 0.09$. *Bzon*: ANCOVA, developmental duration, $F_{1,9} = 17.8$, $P < 0.01$; treatment, $F_{3,9} = 13.5$, $P < 0.01$; interaction, $F_{3,9} = 2.9$, $P = 0.10$.

co-infest the same fruit) in guava or other host fruits, the same kind of competition could occur in the field. The density ratios observed in the field essentially cover all the possible range (0, 1), while we used only a single density ratio (1:1) to measure interspecific competition.

TABLE 2. Mean number of cases where species A was driven out of the fruit by species B during 30 min ($n = 30-36$ replicates).

Species B (aggressive)	Species A (driven out)				Mean
	<i>Bzon</i>	<i>Cros</i>	<i>Ccap</i>	<i>Ccat</i>	
<i>Bzon</i>		1.61	1.27	0.42	1.10 ^a
<i>Cros</i>	1.00		0.92	1.07	0.99 ^a
<i>Ccap</i>	0.18	0.50		0.67	0.45 ^b
<i>Ccat</i>	0.00	0.30	0.23		0.18 ^c
Mean	0.39 ^A	0.80 ^B	0.81 ^B	0.72 ^B	

Notes: For each pairwise combination means are significantly different (generalized linear model [GLM] with Poisson error, $P < 0.05$) between the two species except for the pairs *Bzon/Cros* and *Cros/Ccap* ($P > 0.05$). Means followed by different letters are significantly different (GLM with Poisson error, $P < 0.05$). Species names are abbreviated as in Table 1.

TABLE 3. Response of four species of Tephritidae to fruits previously exposed to egg-laying by females of (a) the same species or (b) other Tephritidae species.

Tested species	Sp. to which fruit was previously exposed	Visiting (%)	Laying (%)
a) Egg-laying by same species			
<i>Ccap</i>	<i>Ccap</i>	55.2	63.9*
<i>Cros</i>	<i>Cros</i>	49.4	29.6*
<i>Ccat</i>	<i>Ccat</i>	54.3	49.2
<i>Bzon</i>	<i>Bzon</i>	47.6	44.8
b) Egg-laying by other species			
<i>Ccap</i>	<i>Cros</i>	48.8	56.5
<i>Cros</i>	<i>Ccap</i>	54.6	38.8
<i>Ccat</i>	<i>Ccap</i>	44.8	56.3
	<i>Cros</i>	48.2	47.1
<i>Bzon</i>	<i>Ccap</i>	31.5**	26.8*
	<i>Cros</i>	44.6	32.9*

Notes: For a given species, percentages followed by one or more asterisks differ significantly from 50% ($n = 30-33$; pairwise t tests: * $P < 0.05$ and ** $P < 0.01$). Species names are abbreviated as in Table 1.

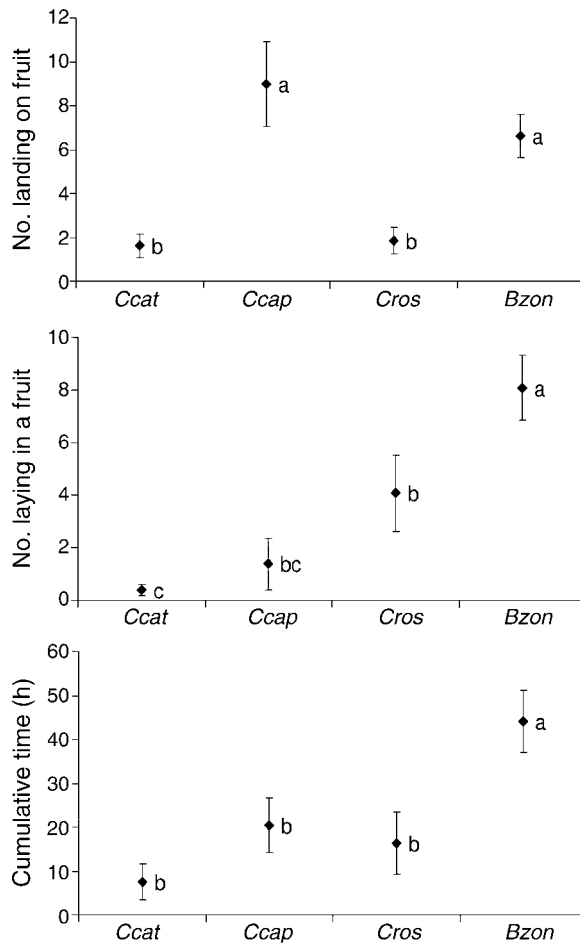


FIG. 3. Comparison of number of landings on fruit, egg-laying on fruit, and cumulative time spent on the fruit per trial by 20 females of each of four species of Tephritidae during a 45-min field cage trial (means \pm SE; $n = 13$ replicates). Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) using a generalized linear model with Poisson error for landings and layings and ANOVA followed by Tukey's studentized test for cumulative time ($P < 0.05$). Species names are abbreviated as in Table 1.

However the final species frequencies we obtained experimentally do not seem unrealistic: for the pair *B. zonata*–*C. rosa*, the field distribution is roughly symmetric, while experimental ratios lie between 40% and 60%; while for the two pairs involving *C. capitata*, both field and experimental distributions are skewed towards low frequencies of *C. capitata*.

The four species differ in susceptibility to larval competition. Competitive asymmetry is a dominant feature of our data set. As shown in Fig. 1, species can be ordered in a hierarchy whereby competitive asymmetry is always in favor of higher-ranking species. Species have been ordered according to this hierarchy in Fig. 1, *B. zonata* > *C. rosa* > *C. catoirii* > *C. capitata*, so that log-transformed pairwise asymmetries above the diagonal appear positive. The hierarchy is the same for

the different components of performance. Only one species pair for one trait (*C. catoirii*/*C. capitata* for survivorship) was inconsistent, as the log asymmetry was slightly negative in this combination (Fig. 1). Competitive responses differ significantly among the four species and overall follow the hierarchy above, although not all pairs of species are significantly different. On the other hand, competitive effect did not vary significantly among species in our experiments, and species ranks were not the same as for competitive responses, although *B. zonata* always came first.

Krijger et al. (2001) showed that short developmental times are associated with superior competitive ability among *Drosophila* species. This trait might confer to *B. zonata* its superior competitive response, as it has a shorter larval development time (mean \pm SE: 10.7 ± 1.2 d in the controls) compared to all *Ceratit*s spp. (12.3 ± 1.0 d, 13 ± 0.1 d, and 11.2 ± 0.9 d, respectively, for *C. catoirii*, *C. capitata*, and *C. rosa*) and may therefore preempt resources within the fruit. This also suggests that a different hierarchy may arise at other temperatures as species react differently to temperature. For example at 15°C, the larval developmental time of *B. zonata* becomes longer compared to the three *Ceratit*s spp. (Duyck and Quilici 2002, Duyck et al. 2004b).

Aggressive interactions between females at laying sites are highly asymmetrical: of two species, one almost always displaces the other much more than the reverse. As for larval competition, there is a hierarchical arrangement of pairwise interactions between adult females: *B. zonata* > *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii* (Fig. 1). A higher-ranking species always displaces a lower-ranking species at higher frequencies than it is displaced. This hierarchy is similar, though not exactly the same, as that observed in larval competition experiments (*C. capitata* and *C. catoirii* have switched positions).

Even with a strict competitive hierarchy for larval competition and adult interference, behavioral strategies could modulate the effects of competition, for example, by allowing weak competitors to lower the probability of being in competition with other species. As suggested by the performance–developmental time relationships discussed above and by the fact that old Tephritid larvae have more severe impacts on young larvae than vice versa (Averill and Prokopy 1987, Dukas et al. 2001), the temporal aspects of resource preemption are important and a species benefits from arriving first at the resource. Two strategies can be envisaged in this context: increased effectiveness in localizing resources or avoidance of previously infested fruits. Our data do not suggest that weak competitors have a better ability to localize the host fruit. On the contrary, in our experimental enclosure (Fig. 3), *Bactrocera zonata*, the best competitor, tended to occupy fruits (and lay on them) for more time than other species. Interestingly, *C. capitata* made more contacts with fruits than other *Ceratit*s species; however it didn't spend more time on it (and didn't lay more often) than *C. rosa*, probably because it was often displaced by *B. zonata*

and *C. rosa* females (Fig. 1). Overall, among the species studied, good competitors (*B. zonata* and *C. rosa*) end up more effective at laying on the resource than poor competitors (*C. capitata* and *C. catoirii*). Our data do not suggest either that poor competitors could limit the adverse effects of competition by avoiding fruits previously infested by other species. None of the species seems to be influenced by the presence of puncture holes on the fruit. However, two of them (*C. capitata* and *C. rosa*) seem to leave detectable chemical signals that influence the laying behavior of conspecifics. These two species display a high frequency of the “dragging ovipositor” behavior, classically associated with host-marking tephritids (Prokopy et al. 1978). Inhibition of oviposition by previous exposure of fruits to conspecifics, here observed in *C. rosa*, has been shown in several tephritids (Prokopy et al. 1978, Diaz-Fleischer and Aluja 2003, Nufio and Papaj 2004) and proved to be caused by host-marking pheromones (Roitberg and Prokopy 1987, Nufio and Papaj 2001). Surprisingly, *C. capitata* seems slightly attracted rather than inhibited by exposed fruits in our study. However, this species is known to show context-dependent attraction or avoidance behavior (Papaj et al. 1992, Prokopy and Roitberg 2001). Although we have no direct evidence that HMPs are involved in the attraction (*C. capitata*) or avoidance (*C. rosa*) of exposed fruits, HMPs are likely candidates. On the other hand, neither *B. zonata* nor *C. catoirii* seem to discriminate fruits previously exposed to conspecifics. The low frequency of “ovipositor-dragging” behavior has already been observed in other species of the subfamily *Dacini* that do not produce HMPs and interpreted as a remnant of ancestral marking behavior (Prokopy and Koyama 1982, Fitt 1984). Interestingly, *B. zonata* detects and avoids signals left by *C. capitata* and *C. rosa*, while the response of *Ceratitis* species to each other’s signals is nonsignificant. Again, this behavior is expected, if anything, to increase the resistance of *B. zonata* to competition exerted by other species rather than the reverse. We acknowledge, however, that these experiments conducted in artificial settings may not necessarily represent field conditions.

Each newly arrived species successfully invaded La Réunion in the presence of the previously established native or exotic species (Orion and Moutia 1960, Etienne 1972, White et al. 2000). This can be summarized as follows: $B. zonata > C. rosa > C. capitata > C. catoirii$ where the “more than” sign denotes the ability of a species to establish new populations, grow in numbers, and spread in territories occupied by another species. A previous review on invasions by fruit flies (Duyck et al. 2004a) has already shown that such links tend to be directional, not reciprocal, within this family, suggesting some deterministic mechanisms behind invasion sequences. In La Réunion, these ranks also reflect the current relative abundance of the species on several important host fruits in the lowlands where they coexist, *B. zonata* being generally dominant while *C. catoirii* has become

very rare (Duyck et al. 2004a). We should mention, however, that *C. rosa* is currently the only species with important populations in the highlands.

The results of our competition experiments together support the view that the ability to withstand interspecific competition exerted by resident species has been a major limiting factor for invasions in the Tephritid system studied here. Indeed, invasive species tend to have higher ranks than previously established species in the hierarchy for one or both forms of competition (scramble and interference). *Bactrocera zonata*, the most recently established species, appears dominant in most of the forms of competition studied. Its large body size may be an advantage in exploitative as well as in interference competition. At the other end, the endemic species, *C. catoirii*, also has a large size but gains no advantages from it, either in exploitative or interference competition. Although it can exert strong competitive effects on other species at the larval stage, it does not resist well against allospecific competitors. This might doom this species to extinction in the presence of invasive tephritids, as suggested by its currently extreme rarity in the island of La Réunion and its reported extinction in the nearby island of Mauritius (White et al. 2000). Based on this study, a future invasive polyphagous Tephritidae in La Réunion should have a better performance in larval competition and/or a more efficient, aggressive behavior than the four resident species. Both traits could be enhanced by a larger body size and a shorter larval developmental period, which can be obtained via a higher investment per offspring (larger egg size).

Other studies have already shown that invasive species can have superior competitive ability than native species (Juliano 1998, Byers 2000, Vila and Weiner 2004). Our study confirms and extends these results, showing that these mechanisms are repeatable and consistent in a group of phylogenetically and ecologically close species in the same habitat. As reported in experimental (Case et al. 1994, Holway 1999) and theoretical (Amarasekare 2002) works, our study suggests an important role of interference in the invasion success. Recently, Yasuda et al. (2004) demonstrated that intraguild predation, an extreme form of interference, contributes to the invasion success of ladybirds. Our study also suggests that interference and scramble competition abilities are not necessarily in trade-off, as illustrated by invasive ants (Holway 1999).

Finally, one important limitation of competition experiments is to ignore niche differentiation between species. In essence, we have established a clear competitive hierarchy in guava at 25°C, which would logically allow the prediction of sequential invasion and exclusion in a homogeneous landscape containing only this niche. The natural environment in La Réunion (or in any invaded country) is certainly not like this, and patterns of niche differentiation among species must be studied to get a full view of possible events in terms of invasions and coexistence or exclusion of species. For example, the large

populations of *C. rosa* found in the highlands of La Réunion, where no other species are found, are suggestive of a climate-dependent change in competitive hierarchy. Host fruit, although less well known, might have similar effects. Generalization to other conditions will be needed in future studies. To a certain extent it is even surprising that competitive abilities in an environment only chosen to be nutrient-rich (guava) and thermally optimal (25°C) for all species adequately predict the invasion sequence. Why couldn't a species directly invade the environment where it can be dominant, irrespective of its competitive ability in optimal conditions? We suggest that in the case of Tephritid flies in La Réunion, and possibly many other invasion cases, propagule pressure is concentrated into a particular habitat. In La Réunion this habitat consists of anthropized, cultivated lowlands (a rich and warm niche relatively similar to our experimental conditions). This habitat may act as a filter niche, in which any candidate invader must be able to establish a viable population (and therefore to resist competition by residents) before spreading to other habitats. Further studies are needed to test this hypothesis.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Serge Glénac and Jim Payet for maintaining tephritid cultures, Gérard Duvallet and John Thompson for discussions on interspecific competition in fruit flies, and Doyle McKey, Helene Delatte, Pascal Rouse, and three anonymous reviewers for their comments on the manuscript. This work was funded by CIRAD, by the "Conseil Régional de La Réunion" and the EU: European Agricultural Guidance and Guarantee Fund (EAGGF) and "POSEIDOM Phytosanitaire."

LITERATURE CITED

- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**:2541–2550.
- Averill, A. L., and R. J. Prokopy. 1987. Intraspecific competition in the Tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. *Ecology* **68**:878–886.
- Blanckenhorn, W. U. 1999. Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology* **13**:395–409.
- Byers, J. E. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* **81**:1225–1239.
- Case, T. J., D. T. Bolger, and K. Petren. 1994. Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical Pacific. *Ecology* **75**:464–477.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell, Oxford, UK.
- Daehler, C. C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:183–211.
- Debach, P. 1966. Competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology* **11**:183–212.
- Diaz-Fleischer, F., and M. Aluja. 2003. Behavioural plasticity in relation to egg and time limitation: the case of two fly species in the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Oikos* **100**:125–133.
- Dukas, R., R. J. Prokopy, and J. J. Duan. 2001. Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecological Entomology* **26**:587–593.
- Duyck, P. F., P. David, and S. Quilici. 2004a. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* **29**:511–520.
- Duyck, P. F., and S. Quilici. 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research* **92**:461–469.
- Duyck, P. F., J. F. Sterlin, and S. Quilici. 2004b. 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.
- Dyer, A. R., and K. J. Rice. 1999. Effects of competition on resource availability and growth of a California bunchgrass. *Ecology* **80**:2697–2710.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- Etienne, J. 1972. Les principales Trypétides nuisibles de l'île de La Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France* **8**:485–491.
- Fitt, G. P. 1984. Oviposition behavior of two Tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *Dacus jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in the host fruit. *Oecologia* **62**:37–46.
- 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., and G. H. Rodda. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**:113–140.
- Goldberg, D. E., and A. M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist* **139**:771–801.
- Hobbs, R. J., and L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion—implications for conservations. *Conservation Biology* **6**:324–337.
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* **80**:238–251.
- Hurtrel, B., S. Quilici, E. Jeuffraut, R. Manikom, S. Georger, and F. Gourdon. 2000. Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*: Bilan des opérations de deux années de lutte menées à La Réunion. *Phytoma* **551**:18–21.
- Juliano, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: Interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology* **79**:255–268.
- Juliano, S. A., and L. P. Lounibos. 2005. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecology Letters* **8**:558–574.
- Keddy, P. A. 2001. *Competition*. Second edition. Population and community biology series. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Kolar, C. S., and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:199–204.
- Krainacker, D. A., J. R. Carey, and R. I. Vargas. 1987. Effect of larval host on life-history traits of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia* **73**:583–590.
- Krijger, C. L., Y. C. Peters, and J. G. Sevenster. 2001. Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *Oikos* **92**:325–332.
- Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**:975–989.
- Liquido, N. J., L. A. Shinoda, and R. T. Cunningham. 1991. Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* **77**:1–52.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions—lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **8**:133–137.

- MacArthur, R. H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* **48**:1893–1897.
- Nufio, C. R., and D. R. Papaj. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **99**:273–293.
- Nufio, C. R., and D. R. Papaj. 2004. Host-marking behaviour as a quantitative signal of competition in the walnut fly *Rhagoletis juglandis*. *Ecological Entomology* **29**:336–344.
- Orian, A. J. E., and L. A. Moutia. 1960. Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'Île Maurice* **39**:142–150.
- Papaj, D. R., A. L. Averill, R. J. Prokopy, and T. T. Y. Wong. 1992. Host-marking pheromone and use of previously established oviposition sites by the mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Behavior* **5**:583–598.
- Papaj, D. R., B. D. Roitberg, and S. B. Opp. 1989. Serial effects of host infestation on egg allocation by the Mediterranean fruit fly—a rule of thumb and its functional significance. *Journal of Animal Ecology* **58**:955–970.
- Prokopy, R. J., and J. Koyama. 1982. Oviposition site partitioning in *Dacus cucurbitae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **31**:428–432.
- Prokopy, R. J., and B. D. Roitberg. 1984. Foraging behavior of true fruit flies [Tephritidae]. *American Scientist* **72**:41–49.
- Prokopy, R. J., and B. D. Roitberg. 2001. Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. *Annual Review of Entomology* **46**:631–665.
- Prokopy, R. J., J. R. Ziegler, and T. T. Y. Wong. 1978. Deterrence of repeated oviposition by fruit marking pheromone in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* **4**:55–63.
- Quilici, S., and E. Jeuffrault. 2001. Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. Graphica, St André, La Réunion.
- Reitz, S. R., and J. T. Trumble. 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* **47**:435–465.
- Rejmanek, M., and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**:1655–1661.
- Roitberg, B. D., and R. J. Prokopy. 1987. Insects that mark host plants. *BioScience* **37**:400–406.
- Shea, K., and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:170–176.
- Thébaud, C., A. C. Finzi, L. Affre, M. Debussche, and J. Escarre. 1996. Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* **77**:791–804.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**:2–16.
- Vila, M., and J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pairwise experiments. *Oikos* **105**:229–238.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**:468–478.
- White, I. M., M. De Meyer, and J. M. Stonehouse. 2000. A review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion and Seychelles. Pages 15–21 in N. S. Price and S. I. Seewoorthun, editors. *Proceedings of the Indian Ocean Commission regional fruit fly symposium*. Indian Ocean Commission/European Union, Flic en Flac, Mauritius.
- White, I. M., and M. M. Elson-Harris. 1992. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB International, Wallingford, UK.
- Wilson, S. D., and P. A. Keddy. 1986. Species competitive ability and position along a natural stress disturbance gradient. *Ecology* **67**:1236–1242.
- Yasuda, H., E. W. Evans, Y. Kajita, K. Urakawa, and T. Takizawa. 2004. Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia* **141**:722–731.

APPENDIX

A figure showing the distributions of final density ratios when two species were present in a fruit (*Ecological Archives* E087-104-A1).

Ecological Archives E087-104-A1

Pierre-François Duyck, Patrice David, Guillemette Junod, Caroline Brunel, Raphaël Dupont, and Serge Quilici. 2006. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology* 87:1770–1780.

Appendix A. A figure showing the distributions of final density ratios when two species were present in a fruit.

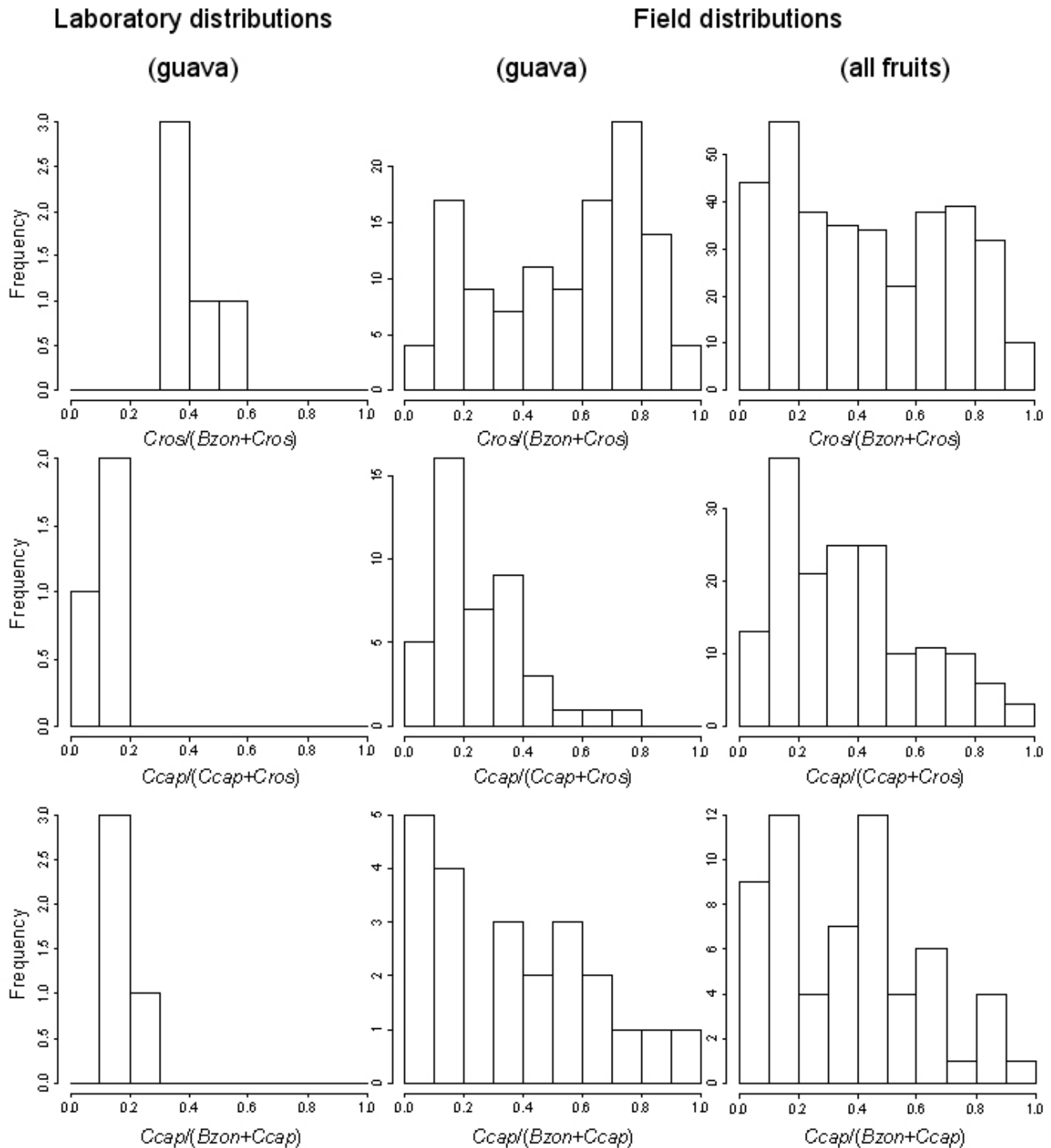


FIG. A1. Distributions of final density ratios per fruit (i.e., based on the number of emerged adults per gram fruit for each species) when two species were present in a fruit for the laboratory experiments and for fruits collected in the field. No data are presented for *Ceratitis catoirii* as this species was very rare in our samples. Species names are abbreviated as in Table 1.

Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion

PIERRE-FRANÇOIS DUYCK*, PATRICE DAVID† and SERGE QUILICI*

*UMR53 'Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical' CIRAD Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 chemin de l'IRAT, 97410 St-Pierre, La Réunion, France; and †UMR5175, CNRS Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France

Summary

1. Biological invasions have profound effects on community structure. The community composition following invasions can be influenced by the habitat diversity and the species' responses to abiotic factors.

2. We evaluated the tolerance to climatic factors and analysed the field distribution of four polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) of La Réunion Island (three exotic species that successively invaded the island and the endemic species *Ceratitis catoirii*) in order to evaluate the opportunities of coexistence by niche differentiation.

3. Atmospheric humidity and immersion in water in the laboratory greatly influence the survival of fruit fly pupae. While *C. catoirii* and *C. rosa* are very sensitive to desiccation, *C. capitata* and especially *Bactrocera zonata* are relatively tolerant. *B. zonata* also tolerated immersion in water much longer than did *C. rosa* and *C. catoirii*, that in turn were more resistant than *C. capitata*. Overall, field distributions agree with the predictions based on this study of humidity combined with previous data on the effects of temperature.

4. Climatic niche partitioning promotes coexistence between some but not all pairs of invasive species. Thus, *C. rosa* can coexist with both *C. capitata* and *B. zonata* at the regional scale, while climatic niches are not different enough to promote coexistence of the latter two species. The endemic species has no private climatic niche either and this now very rare species could be in the process of extinction.

5. By promoting coexistence or not, climatic diversity in invaded areas can directly affect the community composition following invasions.

Key-words: biological invasions, climate, coexistence, niche partitioning, Tephritidae

Journal of Animal Ecology (2006) **75**, 518–526

doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01072.x

Introduction

Biological invasions are now considered as a major component of global change (Vitousek *et al.* 1996). By bringing together previously isolated taxa, bioinvasions have profound effects on both ecosystem function and community structure (Williamson 1996; Lounibos 2002; Juliano & Lounibos 2005). Although such consequences are often economically disastrous (Myers *et al.* 2000), they provide a unique opportunity to observe the process of community assembly in real time. Predicting how a community will be affected by invasions, based on the

characteristics of invasive species and resident communities, is therefore a fundamental challenge as well as an important goal in conservation and pest management.

Invasive species modify local communities by forming new networks of interspecific interactions. The emergence of new trophic interactions has often had spectacular consequences on resident communities, especially in the case of predator introductions into remote islands initially devoid of predators (e.g. Fritts & Rodda 1998). However, competitive interactions may be more important when resident species are ecologically and phylogenetically close to the invader (Holway, Suarez & Case 2002; Reitz & Trumble 2002; Thomas & Holway 2005). Often, a set of phylogenetically related species is brought together into a common environment by successive introductions. We define this situation as an invasive series, i.e. a succession of invasions of the same territory by closely related taxa. Such situations

Correspondence: Pierre-François Duyck, UMR 53 'Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical' (PVBMT), CIRAD Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 chemin de l'IRAT, 97410 – Saint-Pierre, La Réunion (France). Tel: 262 262 49 92 31; Fax: 262 262 49 92 93; E-mail: duyck@cirad.fr

are interesting to evaluate the role of niche differentiation in community assembly and the extent to which laboratory measures of relevant aspects of species niches can be used to predict which combinations of species will coexist.

In principle, one can envisage two main models that might govern invasive series, with a continuous gradient of situations between them: (i) sequential exclusion, whereby each newly arrived species competitively excludes previously established species; (ii) cumulative coexistence (e.g. by niche partitioning), in which a newly arrived species occupies only a part of the ecological space. This can occur in two ways: either introduced and resident species have different fundamental niches and the invasion will leave resident species unaffected; or interspecific competition leads to niche differentiation after invasion has occurred, restricting the ecological distribution of resident species but not driving them to extinction. The relative proportions of (i) and (ii) will determine the species richness after invasion. We provide here a case study with an invasive series of fruit flies (Tephritidae) in a tropical island (La Réunion). In this study, we quantify first the response of the various species involved to environmental variables in the laboratory and then assess how well these responses might predict patterns of species coexistence in the field.

Invasions of polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) cause important losses in fruit crops in tropical and subtropical areas worldwide, despite stringent quarantine controls (Duyck, David & Quilici 2004a; Clarke *et al.* 2005). In La Réunion (Indian Ocean), four ecologically very similar tephritids are now present, including the endemic *Ceratitis catairii* Guérin-Mèneville, and three introduced species [*C. capitata* (Wiedemann), *C. rosa* Karsch, and *Bactrocera zonata* (Saunders)]. In a recent review of tephritid invasions worldwide, we have shown that all known instances are consistent with a hierarchical model of invasion, in which one species repeatedly invades in the presence of another, while the reverse is never observed (Duyck *et al.* 2004a). Some invasions have led to extinction of resident species (e.g. *C. catairii* in Mauritius; Orian & Moutia 1960). However, in many cases resident species persist in 'refuge niches' (Duyck *et al.* 2004a).

In this study we focus on the climatic components of the niche. Another obvious component is the host plant. However, the four species studied are known to be extremely polyphagous (Liquidó, Shinoda & Cunningham 1991; White & Elson-Harris 1992). Of course, variation in species' relative frequency among host plants has often been observed in polyphagous species; however, as the distribution of host plants is usually very linked to climatic factors, it is difficult to disentangle both factors. As a first approach, we will reduce our scope to the question of whether climatic variables alone suffice to infer general patterns of species coexistence.

Thermal developmental thresholds are a classical component of insect fundamental niches. We have shown previously that temperature differentially affects the

development of the four species (Duyck & Quilici 2002; Duyck, Sterlin & Quilici 2004b). The effect of humidity has been less studied, although rainfall seems to affect tephritid distribution (Vera *et al.* 2002).

We studied the species responses to humidity (desiccation and immersion) and, combined with previous data on thermal tolerance, we analysed field distributions of these species to address three questions: (i) do the four species show different tolerances to climatic conditions; (ii) can field distributions be predicted by laboratory responses; and (iii) is there climatic niche differentiation that could promote species coexistence following invasions?

Materials and methods

HISTORY OF TEPHRITID INVASIONS IN LA RÉUNION

The Mascarene fruit fly *C. catairii* is endemic to Mauritius and La Réunion (Orian & Moutia 1960; Etienne 1972; Etienne 1982; White, De Meyer & Stonehouse 2000). In La Réunion, the Mediterranean fruit fly *C. capitata* was introduced in 1939 and soon became widespread, while *C. catairii* became more rare (White *et al.* 2000). The Natal fruit fly *C. rosa* was first detected in 1955 (Orian & Moutia 1960; Etienne 1972). A similar pattern of successive invasions has been observed in Mauritius, except that *C. catairii* is now extinct (White *et al.* 2000). In La Réunion, the peach fruit fly *B. zonata* was first detected in 1991 but its population grew massively and spread in 2000 (Hurtrel *et al.* 2000). This species is still in the process of expansion.

INSECTS FOR LABORATORY EXPERIMENTS

Fly strains of *C. catairii*, *C. capitata*, *C. rosa* and *B. zonata* were started from samples of different species of fruits from La Réunion, and reared on artificial diets at 25 ± 1 °C, 12-h light : 12-h dark photoperiod (details in Duyck & Quilici 2002). The four populations were initiated with 50–100 individuals (*C. catairii*) or 500–1000 individuals (other species) and maintained later at several thousands per generation for 30, 3, 51 and 6 generations, respectively. The strains are identical to those used in the study of thermal responses (Duyck & Quilici 2002; Duyck *et al.* 2004b). For convenience, some parameters of interest were computed from the two studies and synthesized in Table 1. Relative thermal tolerance at 15 °C and 30 °C was calculated by dividing the survivorship from egg to adult at these temperatures by the survivorship at 25 °C (the optimal temperature for the four species). Thermal responses of the development rates were calculated by dividing the development rate at 15 °C and 30 °C by the development rate at 25 °C. Relative survival at 30% relative humidity (RH) and 3 h of immersion were calculated by dividing these treatments by survival at 100% RH and control without immersion, respectively.

Table 1. Synthesis of the effect of temperature and humidity on the four studied species according to Duyck & Quilici (2002) and Duyck *et al.* (2004b) for temperature and according to this study for humidity. Relative tolerances to a given treatment are survivals or developmental rates divided by their value in the reference treatment (25 °C for temperature, 100% RH and no immersion for humidity)

	<i>C. catovirii</i>		<i>C. capitata</i>		<i>C. rosa</i>		<i>B. zonata</i>	
	15 °C	30 °C	15 °C	30 °C	15 °C	30 °C	15 °C	30 °C
Relative tolerance to temperature								
Relative survival	0.62	0.52	0.94	0.94	0.73	0.13	0.01	0.70
Relative developmental rate	0.37	1.32	0.28	1.36	0.37	1.29	0.18	1.41
Relative tolerance to humidity								
Relative survival	30% RH	3 h i.m.	30% RH	3 h i.m.	30% RH	3 h i.m.	30% RH	3 h i.m.
	0.00	0.46	0.36	0.15	0.01	0.15	0.70	0.91

RH: relative humidity.

EFFECT OF RELATIVE HUMIDITY ON PUPAL DEVELOPMENT

Humidity can affect fly development in different ways. For example, it affects egg hatching in *B. oleae* (Gmelin) (Tsitsipis & Abatzis 1980). However, eggs and larvae of the four species studied here develop within fruits that provide a protected medium with high water content. Adults need little water to survive, and find it in the form of free water, plant-produced nectar, rotting fruit and honeydews (Prokopy & Roitberg 1989). It is usually assumed that adult fruit flies can meet their low water requirements when foraging for proteins (Meats 1989). On the other hand, mature larvae exit the fruit and drop to the ground to pupate, thus soil humidity has a direct and strong effect on pupal development of Tephritidae (Neilson 1964; Shoukry & Hafez 1979; Eskafi & Fernandez 1990; Teruya 1990). We therefore concentrated our efforts on the pupal stage, the only stage where we expect humidity to be a major limiting factor.

A range of RH was obtained by placing distilled water and saturated solutions of NaCl, Mg(NO₃)₂·6H₂O and MgCl₂·6H₂O (Solomon 1951; Winston & Bates 1960) into hermetically sealed plastic boxes (25 × 12 × 8 cm) at 25 °C. The observed RH values for these solutions were 100, 73.5, 50.6 and 28.4, respectively, when measured using a thermo-hygrometer (Hanna Instruments, Tanneries, France, accuracy 2%). For each RH and each replicate, 100 young pupae (< 4 h old) of each species were chosen randomly at the time when the majority of larvae had just pupated, and then transferred into an empty Petri dish aerated via a mesh screen. Then, the Petri dishes were placed 2 × 2 on a grid in boxes containing the salt solutions. The survivorship was determined for each RH. Four replicates were performed for each RH and each species. No fungal contamination was observed during the assay.

EFFECT OF IMMERSION IN THE LABORATORY

Pupae were placed in groups of 50 in plastic vials pierced at both ends to allow water to pass. The plastic vials were placed into a container of water during 1 h, 3 h, 6 h, 12 h, 1 day, 2 days or 3 days. Pupae were then transferred into a plastic box, containing a piece of humid sponge (+2% nipagine + benzoate to prevent fungal

growth). For controls, pupae were placed directly into the box with the sponge, without any immersion period. Survivorship was determined after adult emergence. Four replicates were performed for each immersion period and each species.

PUPAL MEASUREMENTS

We measured pupal sizes to test for a simple relationship with tolerance to immersion and/or desiccation. Width and length of 50 pupae of each species were scanned and measured using ImageTool (<http://www.infinity-usa.com>). Pupae were considered as ellipsoids for estimation of area and volume (π^2lw and $4/3 \pi l w^2$, respectively, for area and volume where l is the length and w the width).

FIELD DATA

Two types of data were available to describe Tephritid distributions: absolute abundance of adults caught in traps and relative abundance of larvae collected in fruits. The adult data set is available for only 2 years before the first outbreaks of *B. zonata* (in 2000), while the larval abundance data are available both before and after 2000.

A large-scale survey of tephritid distribution was undertaken in 1996–97. At this time, *C. catovirii*, *C. capitata* and *C. rosa* had been already present for more than 40 years, while the spread of *B. zonata* (in 2000) had not taken place. Forty-nine sites near meteorological stations, in various areas and elevations throughout the island, were monitored. All were untreated orchards or private gardens, the latter usually including various host-plants. For each site, the populations were monitored with two McPhail traps (Dome Trap, Agrisense, Pontypridd, UK) baited with protein hydrolysate (Buminal, Bayer, Puteaux, France) +2% borax and two plastic dry traps baited with a dispenser of a parapheromone effective for the three *Ceratitid* spp. (trimedlure), with a 2,2-dichlororinyl dimethyl phosphatate (DDVP) strip to kill the entering flies. Traps were at least 25 m apart. Adult flies were collected and counted weekly during the 2 years.

Data on adult abundances are not available for *B. zonata* as this collection was not replicated after 2000. However, we obtained data on larval abundance. Field campaigns were regularly conducted by the Centre de

coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD) to detect infested sites. The whole island was prospected all year round looking for orchards, gardens or secondary habitats where host species were potentially infested. Samples of infested fruits (identified by the puncture-holes made by laying insects) were collected and placed onto a grid in a closed container layered with sand or sawdust. We waited for the emergence of adults from pupae fallen into the sand or sawdust, and counted the adults of the different species. In contrast to the adult data, results were expressed in relative abundance as we could not evaluate the proportion of infested fruits in the field. The data on larvae represent 98 221 flies distributed in 874 fruit samples.

STATISTICAL ANALYSIS

Survivorship of pupae was analysed using a logistic binomial model as a function of RH or immersion time (quantitative variables) and species (factor). Pupal measurements were analysed by one-way analysis of variance (ANOVA). Species means were compared by Tukey–Kramer HSD tests.

Adult field data (numbers of flies caught in each trap) were analysed using a Poisson log-linear model (analysis of deviance with Poisson error) as a function of site, year, species, temperature, rainfall and interactions. We used standard model simplification procedures to eliminate non-significant terms of the model. The significance of each term was assessed through the change in deviance between models with and without that term. Overdispersion, when present, was accounted for by using F -tests instead of χ^2 to evaluate the significance of changes in deviance (Crawley 1993). We started from the most complex model (including all interactions and quadratic terms for continuous variables) and kept eliminating higher-order terms as long as they remained insignificant.

Larval relative abundances were separated into two periods (1994–2000 and 2001–05) and analysed separately, because *B. zonata* is present only in the second period. We used a Poisson log-linear model to fit species proportions as functions of temperature, rainfall and interactions. In such models, the factors ‘sample’ and ‘species’ are first fitted, allowing to fix the totals per sample and per species (see Manly (1985), Crawley (1993: 297–99)). The change in relative proportions of species due to each effect is modelled as an interaction term between this effect and the ‘species’ factor. For example, the interaction between rainfall and species models how the relative proportions of the species change with rainfall. The significance of each term is computed using model simplification and F -tests (see above). As previously, we started with a model including all quadratic effects of rainfall and temperature plus their interaction, then removed higher-order non-significant terms until all remaining terms were significant. All models were fitted using R (R Development Core Team 2004).

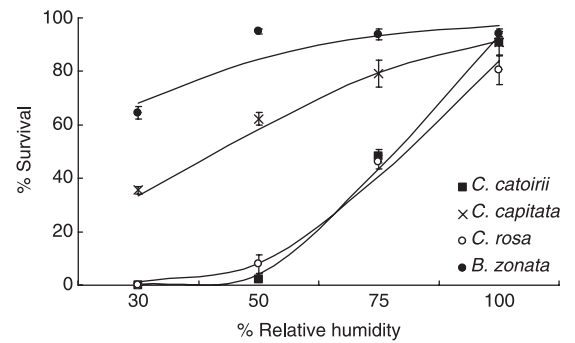


Fig. 1. Survivorship of the pupal stage (mean \pm SE) of four species of Tephritidae at four relative humidities. Fitted curves (logistic regressions) were estimated by analysis of deviance. Significance tests are as follows: RH ($F = 264.4$, d.f. = 1, 59, $P < 0.0001$), species ($F = 77.2$, d.f. = 3, 59, $P < 0.0001$), interaction ($F = 20.1$, d.f. = 3, 56, $P < 0.0001$).

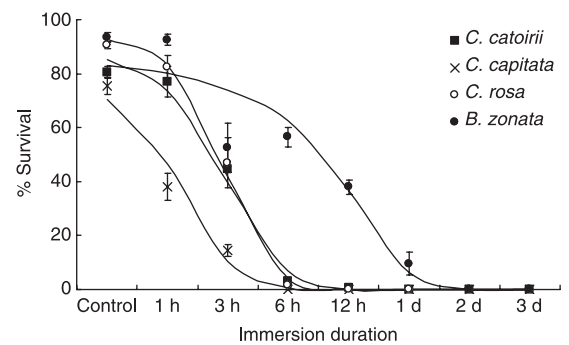


Fig. 2. Survivorship of the pupal stage (mean \pm SE) of four species of Tephritidae following eight different immersion durations. Fitted curves were estimated by analysis of deviance. Statistical tests: immersion duration ($F = 577.4$, d.f. = 1, 123, $P < 0.0001$), species ($F = 30.2$, d.f. = 3, 123, $P < 0.0001$), interaction ($F = 86.1$, d.f. = 3, 120, $P < 0.0001$).

Results

EFFECT OF RELATIVE HUMIDITY IN THE LABORATORY

Both species and RH had strong effects on the survival of pupae, and their interaction was also significant (Fig. 1, statistical tests in legend). All species survived well at 100% RH (= 80% emergence). *C. rosa* and *C. catoirii* suffered more from the decrease in RH than did the two other species. At 30% RH, *B. zonata* survived better than *C. capitata*, whereas the two other species did not survive at all.

EFFECT OF IMMERSION IN THE LABORATORY

Both species and immersion duration affected pupal survival, as well as their interaction (Fig. 2, tests in legend). After 6 h, no pupae of *C. capitata* survived, while less than 5% emerged in *C. catoirii* and *C. rosa*. *B. zonata* had the highest tolerance with c. 10% survival after a 1-day immersion. After 2 days of immersion, no individual of any species survived. The response of the

different species with respect to temperature (Duyck & Quilici 2002; Duyck *et al.* 2004b) and humidity (this study) are synthesized in Table 1.

PUPAL MEASUREMENTS

Pupal volume was similar between *B. zonata* (mean ± SE: 0.114 ± 0.001) and *C. catoirii* (0.116 ± 0.002). *C. capitata* (0.056 ± 0.001) and *C. rosa* (0.086 ± 0.001) were much smaller (ANOVA $F_{3,192} = 363.1$, $P < 10^{-3}$; all pairs of species were significantly different at $P < 0.05$ except *B. zonata* and *C. catoirii*). The area/volume ratios also differed significantly among species ($F_{3,192} = 226.1$, $P < 10^{-3}$) but species ranks were opposite (*C. capitata*: 12.86 ± 0.08; *C. rosa*: 11.19 ± 0.09; *C. catoirii*: 10.13 ± 0.09; *B. zonata*: 10.27 ± 0.08, all pairs were significantly different at $P < 0.05$ except *C. catoirii* and *B. zonata*).

FIELD DATA COLLECTION

Temperature, rainfall and the interaction affected significantly the abundance of adults of the three *Ceratitidis* spp. in 1996–97 (Table 2a). The significant interactions with the species factor indicate that the three species react differently to both factors. As shown in Fig. 3, *capitata* is most common in warm and dry areas (where it is the dominant species) while *C. rosa* is abundant and dominant in all other combinations of temperature and rainfall. These different responses to climatic factors correspond to different geographical distributions. *C. capitata* is found mainly on western lowlands (near the coast), where temperatures are high and rainfall is low. *C. rosa* is by far the dominant species as soon as elevation is above 100–200 m (and up to 1100 m) and

temperature drops below 23 °C; it also dominates in the eastern coast, which is as warm as the western coast, although much more humid (annual rainfall between 2000 and 6000 mm). *C. catoirii* was overall very rare (and never dominant) in the data set, and was found only in both warm (> 22 °C) and wet (3000–4000 mm) areas at the northern and southern ends of the island.

The larval relative abundance data before 2000 were consistent with the adult data in 1996–97. *C. catoirii* always represented a minute fraction of all individuals captured (before 2000: 0.36%, 259 individuals; after 2000: 0.17%, 44 individuals), and was restricted to the same areas as for the adult data, plus a few sites in the eastern coast. Because the inclusion of *C. catoirii* introduces many empty cells into the data table, we modelled only the relative proportions of the other species (Table 2b, Fig. 4). In both periods (before and after 2000), species proportions are significantly affected by climatic variables (see Table 2b). *C. rosa* is dominant both before and after 2000 in the whole parameter space except the warm and dry region (Fig. 4). In such conditions, where *C. capitata* is the only species before 2000, *B. zonata* has appeared and locally become the dominant species.

Discussion

HUMIDITY AND FLY SURVIVAL AT THE PUPAL STAGE

Atmospheric humidity strongly influences the survival of fly pupae. High relative humidities (up to 100%) are optimal for all studied species, and survival decreases in dry conditions. However, the species differ in their

Table 2. Results of the analysis of deviance (a) on adult species catches and (b) on relative abundance of larvae in fruit collections. All the effects retained in the final model (see Methods) are given and their significance is indicated (*F*-tests and corresponding *P*-values). Δdev corresponds to changes in deviance due to the suppression of the ‘effect’ term from the reference model (indicated in the second column). The residual deviance and d.f. relate to the reference model. *F*-tests and corresponding *P*-values test the significance of the effect. Codes for effects: t = mean annual temperature, r = mean annual rainfall, s = species

Effect	Terms included in reference model	Δdev	$\Delta d.f.$	Residual dev	Residual d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>
(a)							
t ²	All	24296	1	321622	283	21.38	< 0.001
r × s	All but t ²	58147	2	345918	284	23.87	< 0.001
t × s	All but t ²	87827	2	345918	284	36.05	< 0.001
t × r	All but t ²	56481	1	345918	284	46.37	< 0.001
r	t, r, s	5880	1	536239	289	3.17	0.08
t	t, r, s	24528	1	536239	289	13.22	< 0.001
s	t, r, s	347648	2	536239	289	93.68	< 0.001
(b)							
Before 2000							
t ² × s	All	880	1	42920	539	11.05	< 0.001
r × t × s	All	390	1	42920	539	4.90	0.027
r × s	r × s + t × s	6440	1	43940	541	79.29	< 0.001
t × s	r × s + t × s	20200	1	43940	541	248.71	< 0.001
After 2000							
r × s	All	1650	2	22530	556	20.36	< 0.001
t × s	All	11310	2	22530	556	139.56	< 0.001

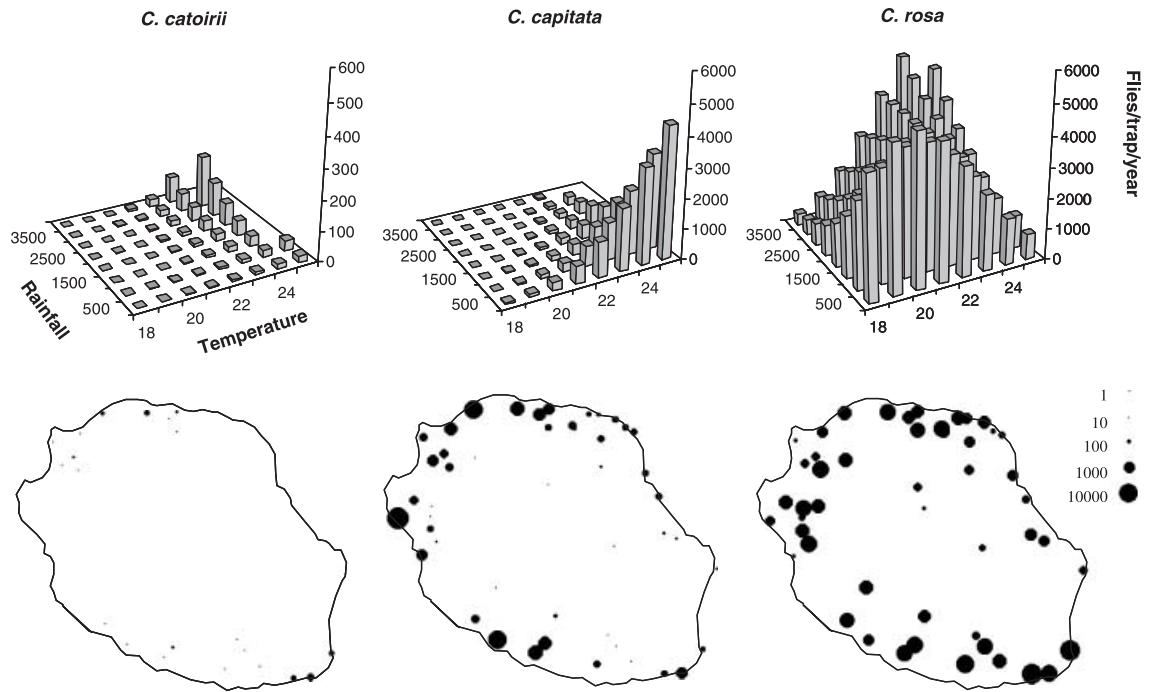


Fig. 3. Abundance of adults caught in traps as a function of temperature and rainfall (fitted from the model) and distribution in La Réunion of adults of the three *Ceratitis* spp. (cumulated captures during the period 1996–97). Results of analysis of deviance are presented in Table 2a. Note the change in scale between *C. catovirii* and the two other species in the upper graphs.

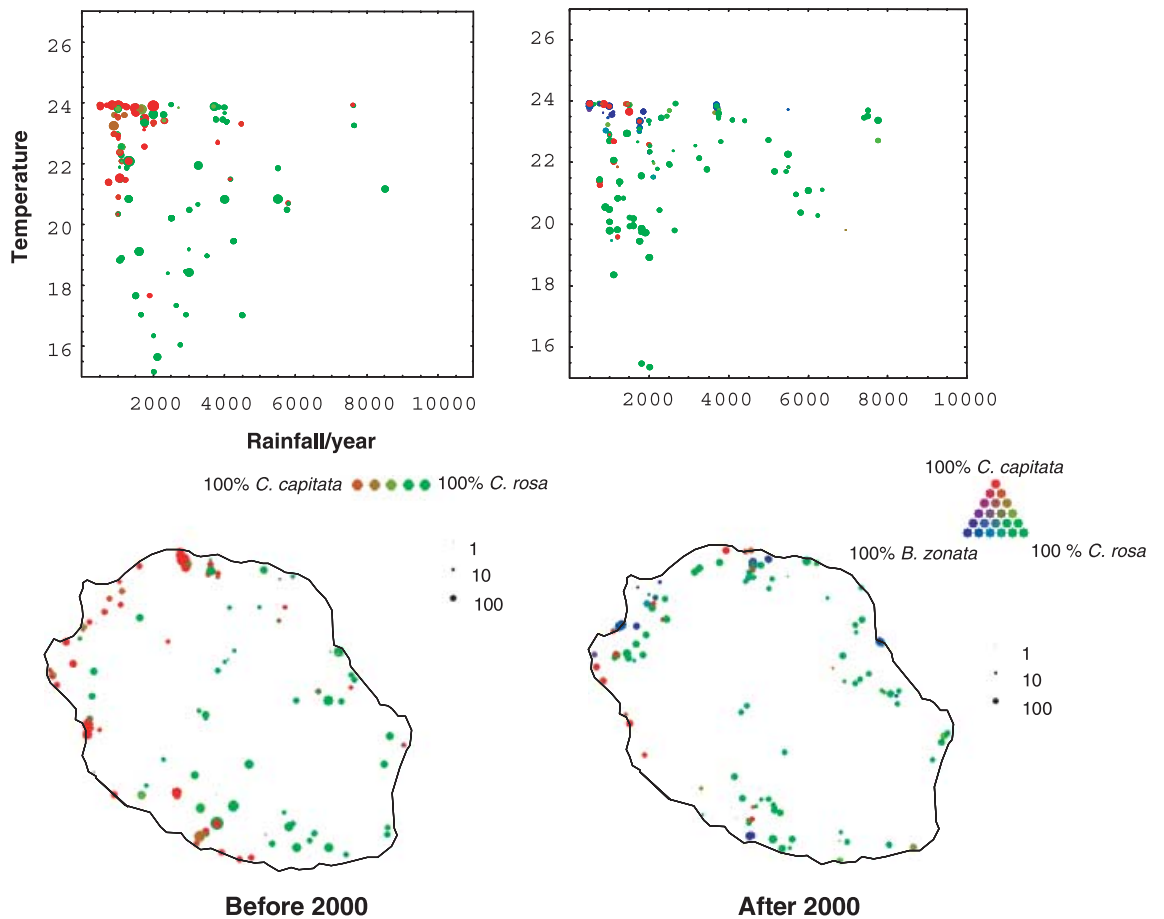


Fig. 4. Relative abundance of larvae (in fruits) as a function of temperature and rainfall and their distribution in La Réunion before and after 2000. Each sample is represented by a circle, the size and colour of which represent total numbers of flies caught and proportions of the three species, respectively. *C. catovirii* has been omitted because it is extremely rare.

tolerance to desiccation: while *C. catoirii* and *C. rosa* are very sensitive, *C. capitata* and especially *B. zonata* are relatively tolerant. Shoukry & Hafez (1979) have already noted the tolerance of *C. capitata* pupae to low humidity. The area/volume ratio of the pupa was expected a priori to be a major determinant of tolerance to desiccation, as it determines the rate of water loss in the absence of other physiological differences. This ratio varies significantly among the four species, and is correlated negatively with pupal volume because of overall shape similarity among the four species. The high tolerance of *B. zonata* to low RH conditions seems to be in agreement with its large size and low area/volume ratio. However, among the three *Ceratitis* species, tolerance to desiccation relies on physiological differences other than pupal size or shape. *C. catoirii*, similar to *B. zonata* in size and shape, is as sensitive to desiccation as *C. rosa*, which is much smaller. *C. capitata*, with the smallest size and higher area/volume ratio, is the most tolerant *Ceratitis* species, suggesting some particular adaptation of water balance regulation.

In many tropical regions, rainfall can be very high and water remains on the soil for several hours to several days. The four species responded differently to temporary immersion of pupae. *B. zonata* tolerated immersion for much longer than did the three other species, whereas *C. rosa* and *C. catoirii* tolerated more than *C. capitata*. Eskafi & Fernandez (1990) showed that c. 25% of *C. capitata* pupae survived after a 1-day immersion, while we found no emergence after 6 h. The discrepancy could be due to differences in experimental conditions (e.g. we used a moist sponge to preserve high atmospheric RH after immersion). Too long an immersion probably leads to water absorption by stigmata. This phenomenon also affects larvae, which sometimes drown within very juicy fruits such as litchis or mangoes (personal observations).

CAN SPECIES DISTRIBUTIONS BE PREDICTED BY CLIMATIC FACTORS?

Based on this study, *C. capitata* is adapted to dry climates, as it tolerates desiccation although not temporary immersion. *C. catoirii* and *C. rosa* show an opposite pattern and should prefer climates with high rainfall. *B. zonata* is tolerant to both humid and dry conditions and its distribution should not be limited by rainfall. Based on Duyck & Quilici (2002) and Duyck *et al.* (2004b), *C. capitata* basically tolerates all temperatures in the range 15–30 °C, although its development is slower than that of other *Ceratitis* in cold temperatures. *C. rosa* does not tolerate high temperatures, and *C. catoirii* shows an intermediate pattern between the two other *Ceratitis* (Table 1). *B. zonata* is clearly more sensitive to cold conditions than the three other species. Taking into account both climatic factors we therefore predict (i) that niche segregation occurs between *C. capitata*, which prefers dry and intermediate to warm areas, and *C. rosa*, which prefers humid and intermediate to cold areas; (ii)

that *C. catoirii* overlaps partially with *C. rosa* in intermediate to cold areas; (iii) that *B. zonata*, which prefers warm areas without constraint on humidity, both covers the niche of *C. capitata* and overlaps that of *C. catoirii*. Overall, adult field distributions in 1996–97 agree with these predictions (see Fig. 3). *C. capitata* and *C. rosa* segregate ecologically and geographically. *C. capitata* dominates in the ranges 24–26 °C, 0–1000 mm rainfall while the peak of *C. rosa* lies in intermediate temperatures (22–23 °C) and high rainfall (3000–3500 mm); this corresponds to different regions of La Réunion: East coast and highlands for *C. rosa* and West coast and lowlands for *C. capitata*. This pattern is confirmed by larval data. The abundance of *C. catoirii* is much lower than those of the two other *Ceratitis* spp.; its realized niche (warm, humid) and geographical distribution (lowlands of East coast) are included within those of *C. rosa*. Although laboratory data suggest a higher thermal optimum for *C. catoirii* than for *C. rosa*, temperatures in the field may not reach a potential level restrictive for *C. rosa* and not for *C. catoirii*. Moreover, although relatively insensitive to high temperatures, *C. catoirii* has very low absolute survivorships at the larval stage [0.29 compared to 0.73 for *C. rosa* and 0.70 for *C. capitata* from egg to emergence at 25 °C (Duyck & Quilici 2002)]. *B. zonata* has been spreading on the island only since 2000 and has probably not reached its definitive distribution. However, as expected, its current distribution includes that of *C. capitata* ecologically and geographically; it has also reached the warm and humid area corresponding to the niche of *C. catoirii*.

CLIMATIC NICHE AND THE OPPORTUNITY OF COEXISTENCE

Two possibilities could have led to the niche segregation between *C. capitata* and *C. rosa*: (i) the distribution of *C. capitata* was reduced following the arrival of *C. rosa*; in this case the observed pattern would be due to a niche-dependent competition leading to each species being dominant in its respective optimum; and (ii) the distribution of *C. capitata* did not change after the arrival of *C. rosa* and this means that these two species are not naturally in competition because their fundamental niches do not overlap. Rivals (1951) mentioned damage attributed to *C. capitata* on peach fruits present in the Cirques district of La Réunion (higher altitude and colder climate corresponding to the current distribution of *C. rosa*) between 1939 and 1946 (before arrival of *C. rosa*). This observation shows the ability of *C. capitata* to maintain large populations in such conditions, which is suggestive of niche-dependent competition. At any rate, whichever hypothesis is true it is clear that climatic niche differentiation alone is sufficient to ensure the coexistence of these two species.

C. catoirii has no private niche in terms of climatic factors. Niche differentiation along the climatic axes cannot ensure coexistence with *C. rosa* and *B. zonata*. Moreover, this species is clearly not able to exclude

C. rosa or *B. zonata*. *C. catovirii* is now very rare and could be in the process of extinction, which has already occurred in Mauritius (White *et al.* 2000). Is there a refuge niche where *C. catovirii* could escape interspecific competition? In our data set on larval abundances, we found no fruit species attacked by *C. catovirii* and not by other species; in every host fruit where *C. catovirii* has been found, it always represents a small fraction of all captured flies (Indian almond 0-00772, Spanish cherry 0-00015, guava 0-00012, strawberry guava 0-00769, rose-apple 0-04328, common star apple 0-00025). However, it remains possible that some particular fruit that has never been sampled is the preferred habitat of *C. catovirii*. In particular, it could be interesting to prospect for this species in the small remains of native forest habitats.

B. zonata does not threaten *C. rosa* as it is intolerant to cold; however, there seems to be no niche segregation with *C. capitata*. It is still too early to know to what extent the absolute abundance of *C. capitata* will decrease following invasion by *B. zonata*. Overall the ratio [*C. capitata*/(*C. capitata* + *C. rosa*)] has decreased from 41 to 22% in samples of fruits collected before and after 2000, which corroborates the fact that *B. zonata* infests areas differentially where *C. capitata* is relatively abundant compared to *C. rosa*. Future studies will be needed to follow the evolution of absolute abundance of adults and distribution maps of *C. capitata*.

A potential limitation of this study is that all possible dimensions of the niche have not been explored. For example, natural enemies may differ among species. Generalist predators like ants probably have similar effects on different tephritid species. Although more specific natural enemies, such as parasitoid wasps, are present they have (unfortunately) had a very limited impact (S. Quilici, unpublished data). *Fopius arisanus* (Sonan), probably a more efficient parasitoid, was released only in 2004 (Rousse, Harris & Quilici 2005). Further studies will be needed to measure its impact on the fruit fly community. Fruit preferences should also be explored as a potential factor allowing coexistence in this family (Carey 1984; Fitt 1986). Despite these limitations, our study confirms and extends the observation made on mosquitoes by Juliano *et al.* 2002, that climatic factors can promote coexistence following an invasion and, more largely, determine the effect of invaders on the community (Juliano & Lounibos 2005). Strong climatic contrasts are common in recent volcanic islands such as La Reunion because high mountains provide altitude gradients and because rainfall differs markedly between mountainsides sheltered and exposed to dominant winds. This, together with pre-existent genetic diversity in response to temperature and humidity among species, may be one of the reasons why island species richness often increases following invasions (Sax, Gaines & Brown 2002). Studies of responses to temperature and humidity also have practical implications. In our case, the observed effects of experimental immersions suggest that irrigation could limit fruit fly populations and, if compatible with orchard manage-

ment, be integrated in pest management. Humidity requirements and temperature thresholds of tephritid species are also useful in pest risk analysis (PRA).

Acknowledgements

We thank Serge Glénac and Jim Payet for maintaining tephritid cultures, Raquel Cenicerós and Antoine Franck for technical assistance in the laboratory and Bruno Montagneux, Christophe Simiand, Patrick Turpin, Emmanuel Fernandez and Frédéric Gourdon for collection of field data. We also thank Gérard Duvallé and John Thompson for discussions on interspecific competition in fruit flies, Hélène Delatte and Doyle McKey for reviewing an earlier version of the manuscript and two anonymous referees for useful comments. This work was funded by CIRAD, the 'Conseil Régional de La Réunion' and the EU: European Agricultural Guidance and Guarantee Fund (EAGGF) and 'POSEIDOM Phytosanitaire'.

References

- Carey, J.R. (1984) Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Ecological Entomology*, **9**, 261–270.
- Clarke, A.R., Armstrong, K.F., Carmichael, A.E., Milne, J.R., Raghu, S., Roderick, G.K. & Yeates, D.K. (2005) Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, **50**, 293–319.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for Ecologists*. Blackwell, Oxford.
- R Development Core Team (2004) *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004a) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, **29**, 511–520.
- Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 461–469.
- Duyck, P.F., Sterlin, J.F. & Quilici, S. (2004b) 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.
- Eskafi, F.M. & Fernandez, A. (1990) Larval–pupal mortality of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) from interaction of soil, moisture, and temperature. *Environmental Entomology*, **19**, 1666–1670.
- Etienne, J. (1972) Les principales Trypétides nuisibles de l'île de La Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France*, **8**, 485–491.
- Etienne, J. (1982) *Etude systématique, faunistique et écologique des tephritides de la Réunion*, PhD thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, France.
- 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.

- 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.
- Hurtrel, B., Quilici, S., Jeuffrault, E., Manikom, R., Georger, S. & Gourdon, F. (2000) Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*: bilan des opérations de deux années de lutte menées à La Réunion. *Phytoma*, **551**, 18–21.
- Juliano, S.A. & 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.
- Liquido, N.J., Shinoda, L.A. & Cunningham, R.T. (1991) Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, **77**, 1–52.
- Lounibos, L.P. (2002) Invasions by insects vectors of human disease. *Annual Review of Entomology*, **47**, 233–266.
- Manly, B.F.J. (1985) *The Statistics of Natural Selection on Animal Populations*. Chapman & Hall, London.
- Meats, A. (1989) Water relations of Tephritidae. *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control World Crop Pests* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), vol. 3A, pp. 241–247. Elsevier, Amsterdam.
- 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.
- Neilson, W.T.A. (1964) Somme effects of relative humidity on development of pupae of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Canadian Entomologist*, **96**, 810–811.
- Orian, A.J.E. & Moutia, L.A. (1960) Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, **39**, 142–150.
- Prokopy, R.J. & Roitberg, B.D. (1989) Fruit fly foraging behavior. *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control World Crop Pests* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), vol. 3A. Elsevier, Amsterdam.
- Reitz, S.R. & Trumble, J.T. (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*, **47**, 435–465.
- Rivals, P. (1951) Notes sur les diverses espèces à fruit comestibles existant à l'île de La Réunion. *Revue Agricole de la Réunion*, **51**, 261–266.
- Rousse, P., Harris, E.J. & Quilici, S. (2005) *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, **26**, 59N–69N.
- 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.
- Shoukry, A. & Hafez, M. (1979) Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **26**, 33–39.
- Solomon, M.E. (1951) Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid, or other solutions. *Bulletin of Entomological Research*, **42**, 543–554.
- Teruya, T. (1990) Effect of relative humidity during pupal maturation on subsequent adult eclosion and flight capability of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera, Tephritidae). *Applied Entomology and Zoology*, **25**, 521–523.
- Thomas, M.L. & Holway, D.A. (2005) Condition-specific competition between invasive Argentine ants and Australian *Iridomyrmex*. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 532–542.
- 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.
- Vera, M.T., Rodriguez, R., Segura, D.F., Cladera, J.L. & Sutherst, R.W. (2002) Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental Entomology*, **31**, 1009–1022.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468–478.
- White, I.M., De Meyer, M. & Stonehouse, J.M. (2000) A review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion and Seychelles. *Proceedings of the Indian Ocean Commission Regional Fruit Fly Symposium* (eds N.S. Price & S.I. Seewooruthun), pp. 15–21. Indian Ocean Commission/European Union, Flic en Flac, Mauritius.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics*. CAB International, Wallingford, UK.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Winston, P.W. & Bates, D.H. (1960) Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology*, **41**, 232–237.

Received 19 July 2005; accepted 19 December 2005

Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures

P.F. Duyck* and S. Quilici

CIRAD Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 7 Chemin de l'IRAT,
97410 Saint-Pierre, Ile de la Réunion, France

Abstract

Fruit flies (Diptera: Tephritidae) are the most damaging pests on fruit crops on Réunion Island, near Madagascar. Survival and development of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), the Natal fruit fly, *C. rosa* Karsch and the Mascarenes fruit fly, *C. catoirii* Guérin-Mèneville were compared at five constant temperatures spanning 15 to 35°C. Durations of the immature stages of *C. capitata*, *C. rosa* and *C. catoirii* ranged from 14.5–63.8, 18.8–65.7 and 16.8–65.8 days, respectively, at 30–15°C. The lower developmental threshold and thermal constant were calculated using the temperature summation model. The thermal constant for total development of the immature stages of *C. capitata*, *C. rosa* and *C. catoirii* were 260, 405 and 356 DD, respectively. Species differed mainly during the larval stages and ovarian maturation period, with smaller differences in the egg stage. *Ceratitis rosa* appeared to be better adapted to low temperatures than the two other species as it showed a lower larval developmental threshold of 3.1°C compared to 10.2°C for *C. capitata* and 8.9°C for *C. catoirii*. Overall, *C. catoirii* had a low survival rate within the range of temperatures studied. The different responses of the three *Ceratitis* species to various temperatures explain to some extent their distribution on the island. The results obtained will be used for optimizing laboratory rearing procedures and for constructing computer simulation models to predict fruit fly population dynamics.

Introduction

Fruit flies (Diptera : Tephritidae) cause serious damage on fruit and vegetable crops in most tropical countries (White & Elson-Harris, 1992). This applies to Réunion Island (55°29' East and 21°53' South, near Madagascar) where seven species of economic importance are present (Etienne, 1982), including three species of the genus *Ceratitis* that infest fruit crops: the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann), is abundant in dry areas; the Natal fruit fly, *Ceratitis (Pterandrus) rosa* Karsch, the most harmful species, is very polyphagous and widespread on the island from sea level to an altitude of 1500 m and *Ceratitis*

(*Ceratitis) catoirii* Guérin-Mèneville, an endemic species from the Mascarenes, is found mostly in moist areas at low altitude on the windward side of the island.

While many references are available on the development of *C. capitata* from work conducted in various countries (Messenger & Flitters, 1958; Tassan *et al.*, 1983; Crovetto *et al.*, 1986; Delrio *et al.*, 1986; Vargas *et al.*, 1996), *C. rosa* has been poorly studied despite its economic importance in many African countries (Hancock, 1989). The biology of *C. catoirii* is apparently unknown. The relative importance of these species on Réunion Island may depend on inter-specific competition, affected by intrinsic (e.g. biotic potential of each species) or extrinsic (e.g. climate, presence and abundance of the host plants) factors. This study was designed to investigate the influence of temperature on developmental time and survivorship of the immature

*Fax: +262(0)262 49 92 93
E-mail: duyck@cirad.fr

stages and ovarian maturation of female adults of these three species. Though data on the pre-imaginal development of the medfly *C. capitata* exist (Messenger & Flitters, 1958; Crovetti *et al.*, 1986; Delrio *et al.*, 1986; Vargas *et al.*, 1996), it was decided to carry out this study on the three species together, to allow comparison with previous studies and to harmonize methodology. The results should allow for a better understanding of the recorded distribution of the three species and will be useful for ongoing work on the modelling of fruit flies population dynamics on Réunion Island. The results should also be useful for optimizing the rearing conditions of each species in the laboratory.

Materials and methods

The study was conducted with laboratory cultures of fruit flies. The strains of *C. capitata* and *C. rosa* were started from samples of infested fruits collected on Réunion Island and larvae subsequently reared on artificial diet in the laboratory for more than 50 and *c.* 25 generations, respectively. The strain of *C. catoirii* was derived from stock collected from infested fruits of *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) on the south-east side of the island, and reared on artificial diet in the laboratory for only four to six generations. Laboratory rearings were conducted at room temperature (mean monthly temperature ranging from 19.1 to 25.9°C during the year 2000).

The time required for 50% of individuals to achieve development to a particular stage was determined at the following constant temperatures: 15, 20, 25, 30 and 35°C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Cohorts of insects were kept in environmental chambers (Luminincube II, Analis, Belgium; MLR-350, Sanyo, Japan) under conditions of L12:D12 photoperiod and $80 \pm 10\%$ relative humidity.

The methodology used was similar to the one developed for the study of the tomato fly *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) (Diptera: Tephritidae) by Brévault & Quilici (2000), using different cohorts of insects for each particular stage. For each stage studied, individuals comprising a cohort were collected around the middle of the period between the first and last individual reaching a specified instar. Each stage was studied using a randomized block design, assuming replicates as multiple observations at each temperature.

Egg stage

Eggs were collected from an artificial egg-laying device offered to a stock colony for a two-hour period. The device consisted of a red plastic funnel (13 cm diameter) with numerous small holes through which the females laid their eggs. A piece of orange fruit was placed inside the funnel so that its odour stimulated egg-laying. The duration of the egg stage was determined by transferring 100 randomly selected eggs (adhering to the inside of the funnel) onto a moist filter paper in a 9 cm diameter Petri dish using a fine brush. Eggs were observed at two-hourly intervals under a binocular microscope to determine the time and percentage of hatching.

Larval stage

Specific artificial diets (defined by Etienne (1973) and Etienne (unpublished)) were used for rearing *C. rosa* and *C. capitata*, respectively (table 1). For each species, two artificial diets were used, a solid one (referred to as no. 1) for eggs and young larvae and a liquid one (no. 2) added to a bran substrate for older larvae. *Ceratitis catoirii* was reared on the same artificial diets as *C. rosa*. One hundred neonate larvae (< 2 h) were carefully transferred to a plastic container (6 × 9 × 2 cm) lined with artificial diet no. 1 at the time when the majority of eggs had just hatched, in order to prevent possible selection of faster developing individuals. About two days later, the larvae were transferred to a box containing artificial diet no. 2 and bran, which was then placed inside a larger plastic container (25 × 12 × 8 cm), the bottom of which was covered by a layer of sand to allow pupation of mature larvae. For both artificial diets, the size of the boxes and the density of larvae resulted in excess food resources available to the larvae. The sand was kept dry for *C. capitata* and slightly wet for the two other species, as previous observations had indicated that a moderate level of moisture was favourable for pupation of these two species. Observations were made three times a day by sifting the sand in order to record the number of pupae.

Pupal stage

One hundred puparia (< 2 h) were randomly chosen at the time when the majority of larvae had just pupated, and

Table 1. Composition of the artificial diets for larvae of the three *Ceratitis* species studied (according to (Etienne, 1973) and Etienne (unpublished)).

Ingredients	<i>C. capitata</i>		<i>C. rosa/C. catoirii</i>	
	Diet 1	Diet 2	Diet 1	Diet 2
Dehydrated carrot powder	56 g		50 g	12.5 g
Bewer's yeast	52 g	75 g	25 g	31.25 g
Sugar		150 g		50 g
Dehydrated potato	90 g			12.5 g
Water + Nipagine + Sodium benzoate	450 ml	500 ml	500 ml	500 ml
HCl at 1.65 %	20 ml	20 ml		15 ml
Agar			5 g	
Wheat germ				25 g

Diet 1, a solid diet for eggs and young larvae; diet 2, a liquid diet added to a bran substrate for older larvae.

then transferred into a plastic box, containing a moist piece of sponge (> 80% r.h.). Towards the end of the pupal stage, the number of newly emerged adults was recorded three times a day.

Ovarian maturation

When the majority of adult flies had emerged, 150 males and 150 females (age < 4 h) were confined in a transparent plastic cage (30 × 30 × 30 cm) aerated by meshed openings. Adult flies had free access to a diet of sugar and enzymatic yeast hydrolysate (ICN Biomedical, Aurora, USA) and a wet sponge as a water source. Ten females were dissected daily to check for the presence or the absence of mature eggs in their ovaries.

Temperature summation model

The approach adopted was based on the assumption that above a certain lower threshold for development, the temperature–development rate relationship is linear (Fletcher, 1989). Therefore, a constant number of heat units (usually expressed as day-degrees) above this threshold are required to complete development (Wagner *et al.*, 1984; Fletcher, 1989).

To establish this relationship, the development time of individual life stages (i.e. the time required for 50% of individuals to complete a given biological stage) was determined at a series of constant temperatures. Development rate (i.e. 100/developmental time) was plotted against temperature. The lower development threshold t (i.e. the temperature at which the development rate is zero) was then determined by extrapolation of the regression line back to the x-axis. The thermal constant K (i.e. the number of day-degrees above the lower threshold required to complete development) was calculated from the regression equation using the relationship $y = K / (x - t)$ (Fletcher, 1989).

The range of variation in developmental time (r.v. = max[developmental time] – min[developmental time]), i.e. the lapse in time from hatching of the first to the last egg, from the first to the last larval pupation or from the first to the last adult emergence) was determined for each stage. The coefficient of variation was calculated as: c.v. = [100 × r.v.] / developmental time, for each instar.

Survival rate

Stage-specific survival rate was determined by dividing the number of individuals alive at the end of each stage by the initial number. Therefore, the final number of emerged adults per 100 eggs was calculated as the product of survival rates in the different stages from egg to adult stage. The instantaneous mortality rate (IM) was estimated as $-\ln[\text{survival}]/\text{developmental time}$ (Rijn *et al.*, 1995).

Data analyses

All development tests for immature stages were replicated four times. Ovarian maturation of females was determined using three replicates of ten females. Percentages of survivorship were transformed (Arcsin(Sqrt[x])) to stabilize the variance. Standard analysis of variance (ANOVA) was used to analyse developmental time or survival rate of the three species. Means were

compared by Student Newman-Keuls multiple range tests ($P = 0.05$) (Statistica 99, Statsoft).

Results

Relationship between developmental rate and temperature for each species

A linear regression model between temperature and development or maturation rate was established for all three species of *Ceratit* over the range of 15–30°C.

For *C. capitata*, a strong and positive linear relationship was observed between temperature and development and maturation rate ($R^2 > 0.92$) (fig. 1). Lower temperature thresholds for egg, larval and pupal stages, and ovarian maturation period were estimated as 11.6, 10.2, 11.2 and 8.9°C, respectively. The day degree (DD) requirements to complete the egg, larval and pupal stages, ovarian maturation, and total development were 28, 89, 143, 90 and 350 DD, respectively.

For *C. rosa*, a linear model was fitted between 15 and 30°C for the immature stages and between 20 and 30°C for ovarian maturation (fig. 2). Correlation coefficients were high for both egg and pupal stages and for ovarian maturation period ($R^2 \geq 0.98$) but lower for the entire larval stages ($R^2 = 0.88$). The lower developmental thresholds for the egg, larval and pupal stages and ovarian maturation period were calculated as 9.8, 3.1, 11.0 and 8.0°C, respectively. The corresponding thermal constants were 35, 223, 147, 138 and 544 DD, respectively.

The relationship between developmental rate of the immature stages of *C. catoirii* and temperature was strongly linear over the range of 15–30°C ($R^2 > 0.98$) (fig. 3). However, the linear model was not used for the ovarian maturation period because there were not enough data points to establish the relationship. The lower developmental thresholds for egg, larval and pupal stages were determined as 9.9, 8.9 and 9.2°C, respectively. The thermal constants were 35, 127, 194 and 356 DD for egg, larval, pupal stages, and total development of immature stages, respectively.

Preimaginal survivorship

Survivorship in the egg stage was significantly lower for *C. catoirii* than for either *C. capitata* or *C. rosa* over the range 15–25°C ($F = 47.2$, $df = 2, 27$, $P < 0.0001$) (table 2). *Ceratit* *catoirii* also exhibited the highest instantaneous mortality during this stage among the three species. Highest egg mortality at 30°C was shown by *C. rosa*. At 35°C, none of the eggs of any of the species hatched.

Ceratit *capitata* was the only species with larval stages surviving at 35°C despite a 95% mortality rate. At all tested temperatures, the survival rate of *C. capitata* larvae was higher or equal to that of the other two species ($F = 83.8$, $df = 2, 45$, $P < 0.0001$). The survivorship of *C. rosa* at 30°C was very low with a high instantaneous mortality. In this case, a significant amount of mortality was observed during the prepupal stage (on average 50 larvae popped out of the larval diet whereas the mean survival rate reached only 23%).

Mortality in the pupal stage reached 100% at 35°C for all three species. The survival rate of *C. catoirii* was significantly lower than that of *C. rosa* and *C. capitata* over the range 15–30°C ($F = 30.8$, $df = 2, 36$, $P < 0.0001$) though not

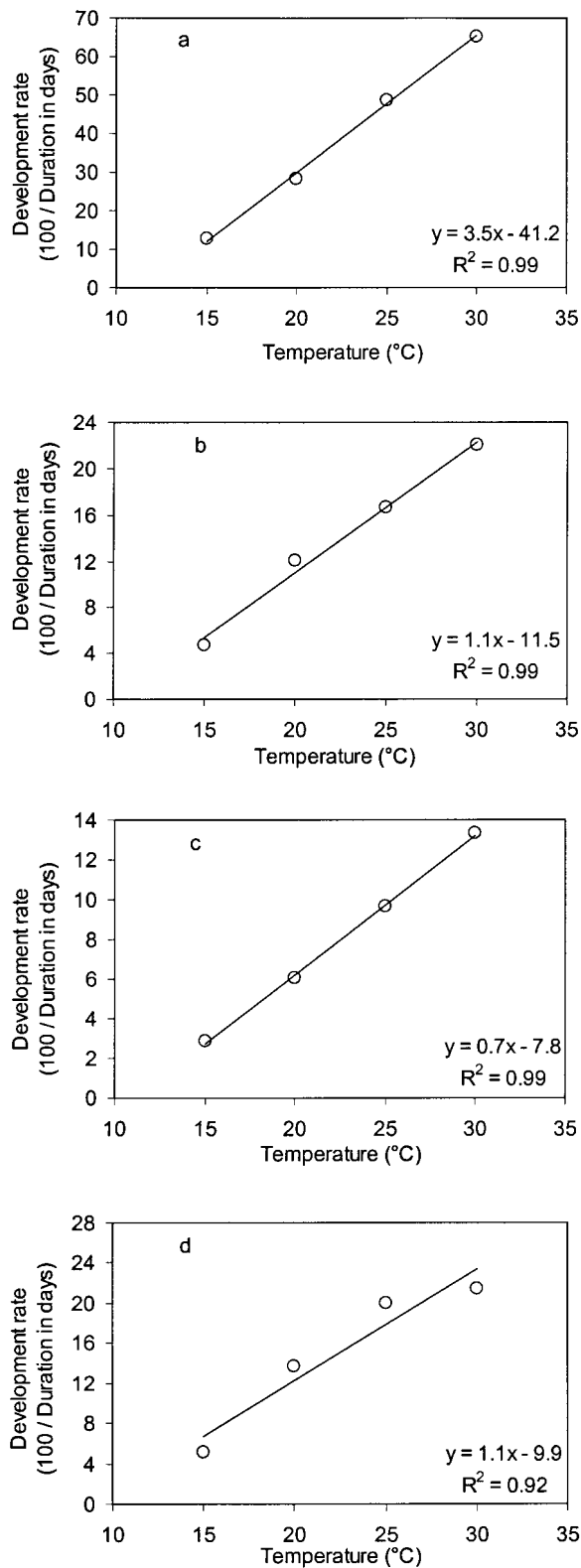


Fig. 1. Effect of constant temperatures on development rates (100/ duration in days) of different life stages of *Ceratitis capitata*: (a) egg; (b) larva; (c) pupa; (d) ovarian maturation of adult females.

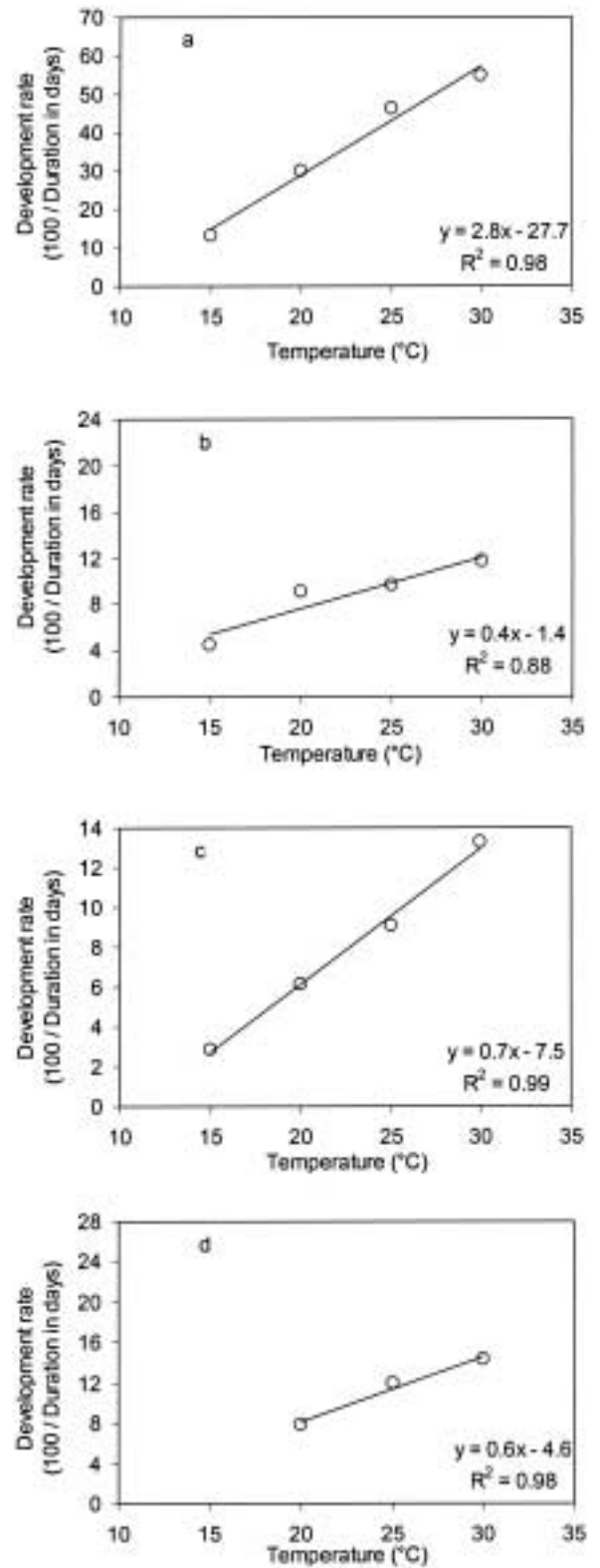


Fig. 2. Effect of constant temperatures on development rates (100/ duration in days) of different life stages of *Ceratitis rosa*: (a) egg; (b) larva; (c) pupa; (d) ovarian maturation of adult females.

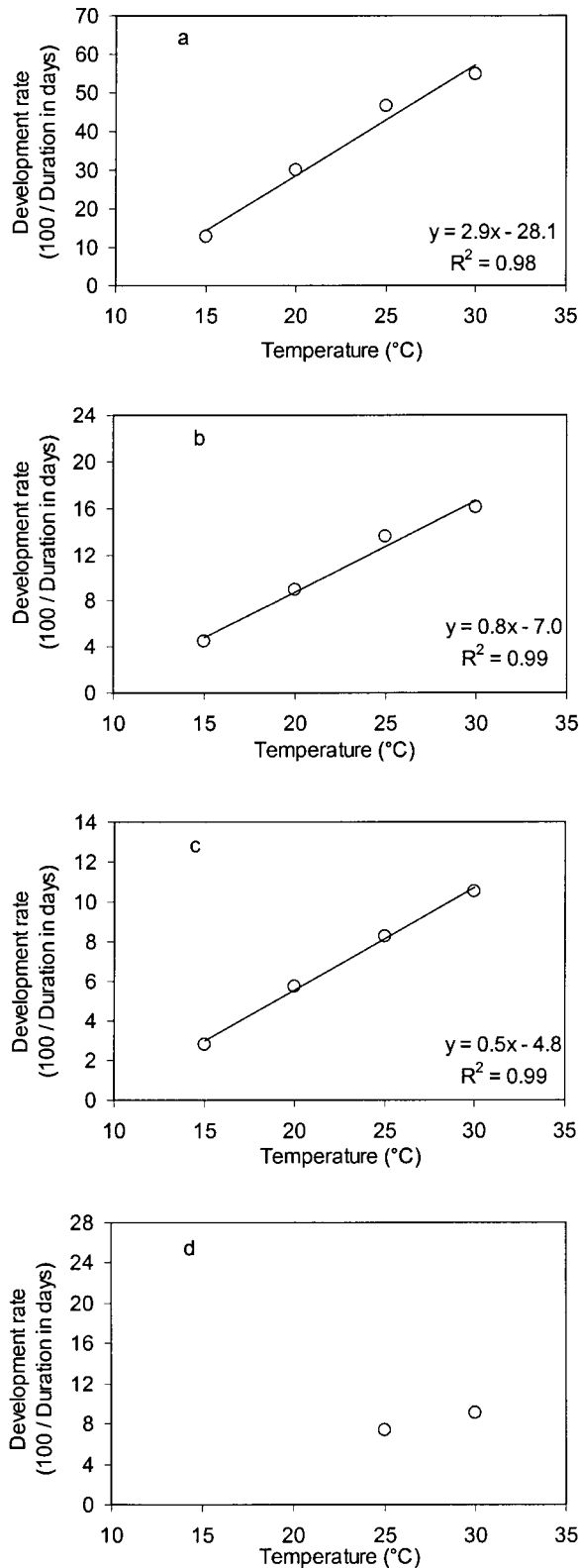


Fig. 3. Effect of constant temperatures on development rates (100/ duration in days) of different life stages of *Ceratitis catovirii*: (a) egg; (b) larva; (c) pupa; (d) ovarian maturation of adult females.

significantly different from that of *C. capitata* at 25°C. The survival rate of pupae was not significantly different between *C. rosa* and *C. capitata* at 15 and 20°C whereas at 25°C the survivorship of *C. rosa* was higher ($F = 8.6$, $df = 2, 9$, $P < 0.02$), and at 30°C definitely lower than that of *C. capitata* ($F = 53.0$, $df = 2, 9$, $P < 0.0005$). The highest instantaneous mortality rates were recorded for *C. catovirii* and *C. rosa* at 30°C.

Preimaginal developmental time

The duration of the egg stage varied significantly among species at each temperature except at 15°C (table 3). At 20°C, *C. capitata* exhibited an egg development period somewhat longer than that of *C. rosa* and *C. catovirii* ($F = 6.9$, $df = 2, 9$, $P < 0.02$) whereas at 25° and 30°C, the egg development period of *C. capitata* was shorter than that of the two other species ($F = 12.9$, $df = 2, 9$, $P < 0.005$; $F = 67.2$, $df = 2, 9$, $P < 0.0001$, respectively). The range of variation in developmental time (r.v.) did not differ among species except at 30°C, where the range of variation of *C. capitata* was lower than that of the two other species ($F = 4.5$, $df = 2, 9$, $P < 0.05$). The coefficient of variation (c.v.) did not vary either, except at 25°C where it was significantly lower for *C. rosa* ($F = 4.7$, $df = 2, 9$, $P < 0.05$).

The larval developmental time of *C. capitata* was significantly shorter than that of the two other species over the range of 15–30°C ($F = 206.1$, $df = 2, 36$, $P < 0.0001$). At 15° and 20°C, the developmental time of *C. rosa* did not differ significantly from that of *C. catovirii* whereas at 25 and 30°C, *C. catovirii* showed faster larval development than *C. rosa* ($F = 296.8$, $df = 2, 18$, $P < 0.0001$). The range of variation of larval duration differed significantly among the three species at 25 and 30°C ($F = 676.4$, $df = 2, 18$, $P < 0.0001$): *C. rosa* had the greatest range of variation, while *C. capitata* had the smallest. The coefficient of variation was high for *C. catovirii* and *C. capitata* showing that the range of variation is important with respect to developmental time.

There was no significant difference in duration of the pupal stage of the three species at 15°C. By contrast, the pupal developmental time of *C. catovirii* was longer than that of *C. rosa* and *C. capitata* from 20 to 30°C ($F = 75.1$, $df = 2, 27$, $P < 0.0001$). The range of variation and its coefficient of variation were lower for *C. capitata* than for the two other species at 30°C ($F = 42.5$, $df = 2, 9$, $P < 0.001$; $F = 43.7$, $df = 2, 9$, $P < 0.001$, respectively).

Ovarian maturation duration

Maturation of eggs in *C. capitata*, *C. rosa* and *C. catovirii* was observed at 15–30°C, 20–30°C and 25–30°C, respectively (table 4). No maturation of eggs was observed in any species at 35°C. The developmental time for ovarian maturation was significantly different among the three species at each temperature within this range. Ovarian maturation of *C. capitata* was significantly faster than that of *C. rosa* at 20°C ($F = 15.1$, $df = 1, 4$, $P < 0.02$). *Ceratitis capitata* showed the shortest ovarian maturation period and *C. catovirii* the longest maturation period between 25° and 30°C ($F = 54.9$, $df = 2, 12$, $P < 0.0001$).

Discussion

Physiological implications

High levels of survivorship of all stages of *C. capitata* were observed over the range 15–30°C consistent with

Table 2. Mean survivorship (%) and instantaneous mortality rate of immature stages of three *Ceratitidis* species at five constant temperatures (n = 4 replicates).

Stage	Species	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C	
		Mean (%)	IM	Mean (%)	IM	Mean (%)	IM	Mean (%)	IM	Mean (%)	IM
Egg development	<i>C. capitata</i>	92 a	0.011	81 a	0.060	96 a	0.021	88 a	0.085	0 a	–
	<i>C. rosa</i>	88 a	0.017	80 a	0.067	91 a	0.044	74 b	0.167	0 a	–
	<i>C. catoirii</i>	68 b	0.049	67 b	0.120	60 b	0.236	83 a	0.105	0 a	–
Larval development	<i>C. capitata</i>	89 a	0.006	85 a	0.020	96 a	0.007	98 a	0.004	5 a	0.437
	<i>C. rosa</i>	69 b	0.017	54 b	0.056	87 b	0.013	23 c	0.172	0 b	–
	<i>C. catoirii</i>	54 b	0.028	77 a	0.023	66 c	0.057	64 b	0.072	0 b	–
Pupal development	<i>C. capitata</i>	84 a	0.005	95 a	0.003	79 b	0.023	79 a	0.031	0 a	–
	<i>C. rosa</i>	91 a	0.003	88 a	0.008	95 a	0.005	58 b	0.072	0 a	–
	<i>C. catoirii</i>	50 b	0.020	74 b	0.017	74 b	0.025	29 c	0.131	0 a	–

IM: instantaneous mortality rate (= $-\ln$ [survival] / developmental time).

For a particular stage, means followed by different letters in the same column are significantly different (ANOVA and Student Newman-Keuls multiple range test on Arcsin (Sqrt(X)), $P < 0.05$).

previous studies (Messenger & Flitters, 1958; Croveti *et al.*, 1986; Delrio *et al.*, 1986; Vargas *et al.*, 1996). Developmental time of *C. capitata* from egg to adult ranged from 16 to 64 days, between 30 and 15°C. These results for the immature stages are in general agreement with data from previous studies (Messenger & Flitters, 1958; Tassan *et al.*, 1983; Croveti *et al.*, 1986; Delrio *et al.*, 1986; Vargas *et al.*, 1996).

Values for the temperature threshold and thermal constant were also consistent with previous studies, except for the period of larval development. In Hawaii, Vargas *et al.* (1996) found a lower temperature threshold of 5.2°C and a thermal constant of 139 DD for the larval stages of *C. capitata*, when using a linear model and working over a range of constant temperatures from 16 to 32°C, similar to the range used in our study. These important differences could result from the utilization of different rearing diets, the stock used, or from rearing conditions (e.g. larval density). These authors, however, recognized that the temperature threshold for larval development was probably underestimated in their study. The low value of this threshold in their study may have resulted from the behaviour of cohorts: larvae were observed crowding at the bottom of diet cups, probably to keep warm. Indeed, high densities of larvae in diet produce high levels of metabolic heat which can also affect developmental rate (Tanaka *et al.*, 1972; Hooper, 1978). This behaviour was not observed in our study because of the low density of larvae used. Moreover, the threshold for egg plus larval stage calculated by Tassan *et al.* (1983) ($t = 9.7^\circ\text{C}$) match our results. As the linear temperature summation model is less valid at extremes of temperature, it would be interesting to substantiate our data with further studies at lower temperatures, close to the developmental threshold, using non-linear models (Schoolfield *et al.*, 1981; Wagner *et al.*, 1984).

The lower developmental threshold for ovarian maturation of *C. capitata* has been estimated as 16.6°C by Tassan *et al.* (1983) compared to 8.1°C in our study. This difference may be due to laboratory adaptation of the strains tested or to different biological characteristics of *C. capitata* strains, as has been observed in other groups of insects (Lopez-Edwards *et al.*, 1999).

No previous work has been published on the development of *C. rosa* at different temperatures. No

immature stages of *C. rosa* were able to develop at 35°C and survivorship was low at 30°C. Mean larval development time and duration of ovarian maturation were significantly longer in *C. rosa* than *C. capitata* at all temperatures.

The biology of *C. catoirii* has not been studied before. The survivorship of this species was generally lower than that of *C. rosa* and *C. capitata* at the temperatures studied. The rearing diet used for *C. catoirii* in this study was developed originally for *C. rosa* and may not be optimal for this species. Lower survivorship rates of *C. catoirii* may be linked more to the dietary constraints factors than to intrinsic differences in survivorship abilities, though this rate is higher than that of *C. rosa* and that of *C. capitata* at certain given temperatures. It would be necessary to check the results obtained with *C. catoirii* on other artificial diets or on host fruits.

Linear regressions of developmental rate against temperature for all three species show that most of the correlation coefficients are close to one, indicating a strong linearity of the model between 15 and 30°C. The temperature summation model is thus a convenient means for estimating development times of these species over the range of temperatures studied. As the upper developmental thresholds have not been precisely investigated, it would be interesting to study development at temperatures ranging from 30 to 35°C in more detail to establish whether the species exhibit distinct temperature preferences.

In our study, the duration of ovarian maturation was used to assess the complete life cycle from egg-laying of one generation to egg-laying of the next one. However, Kasana & Aliniaze (1994), in their study on the effect of temperature on the pre-oviposition period of *Rhagoletis completa* Cresson (Diptera: Tephritidae), showed that numerous females never laid eggs despite the presence of mature eggs in their ovaries. If such a phenomenon should exist in the studied species, then the duration of their whole life-cycle would be underestimated in our study.

Comparisons of developmental times among the different species show that they differ mostly during the larval stages. As far as pre-imaginal development is concerned, *C. capitata* has a shorter life-cycle than the two other species within the range of temperatures studied. At 25°C for instance, the life-cycle of *C. capitata* (18 days) is three days shorter than that of *C. catoirii* and five days

Table 3. Mean developmental time and range of variation of immature stages of three *Ceratitis* species at five constant temperatures (n = 4 replicates).

Stage	Species	15°C			20°C			25°C			30°C			35°C		
		Mean ± sd	m.r.v.	m.c.v.	Mean ± sd	m.r.v.	m.c.v.	Mean ± sd	m.r.v.	m.c.v.	Mean ± sd	m.r.v.	m.c.v.	Mean ± sd	m.r.v.	m.c.v.
Egg development (hours)	<i>C. capitata</i>	187 ± 8 a	94 a	50 a	84 ± 3 a	51 a	61 a	49 ± 1 b	12 a	25 a	37 ± 1 b	13 b	37 a	No hatching		
	<i>C. rosa</i>	184 ± 9 a	90 a	49 a	80 ± 1 b	48 a	60 a	52 ± 1 a	10 a	19 b	44 ± 1 a	16 a	35 a	No hatching		
	<i>C. catovirii</i>	188 ± 7 a	99 b	53 a	80 ± 1 b	45 a	56 a	52 ± 1 a	14 a	26 a	44 ± 1 a	16 a	37 a	No hatching		
Larval development (days)	<i>C. capitata</i>	21 ± 0.4 b	5 a	24 a	8 ± 0.1 b	2 b	29 b	6 ± 0.1 c	2 c	27 c	5 ± 0.1 c	1 c	28 b	7 ± 0.4	2	31
	<i>C. rosa</i>	23 ± 0.6 a	7 a	29 a	11 ± 0.1 a	4 ab	38 ab	10 ± 0.6 a	8 a	77 a	9 ± 0.1 a	6 a	76 a	No pupation		
	<i>C. catovirii</i>	22 ± 0.6 a	5 a	23 a	11 ± 1.3 a	6 a	53 a	7 ± 0.4 b	4 b	52 b	6 ± 0.5 b	5 b	87 a	No pupation		
Pupal development (days)	<i>C. capitata</i>	35 ± 0.4 a	3 a	9 a	17 ± 0.6 b	3 a	16 a	10 ± 0.1 c	1 b	10 a	8 ± 0.1 b	1 c	7 c	No emergence		
	<i>C. rosa</i>	35 ± 0.6 a	4 a	10 a	16 ± 0.2 b	3 a	15 a	11 ± 0.2 b	2 ab	16 a	8 ± 0.1 b	2 a	31 a	No emergence		
	<i>C. catovirii</i>	36 ± 2.1 a	3 b	8 a	17 ± 0.1 a	4 a	20 a	12 ± 0.1 a	2 a	14 a	9 ± 0.1 a	1 b	15 b	No emergence		

m.r.v.: mean range of variation (r.v. = max[developmental time] – min[developmental time], i.e. the lapse of time from the first to the last egg eclosion, from the first to the last larval pupation or from the first to the last adult emergence).

m.c.v.: mean coefficient of variation (c.v. = $[100 \times \text{r.v.}] / \text{developmental time}$).

For a particular stage, means followed by different letters in the same column are significantly different (ANOVA and Student Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$).

shorter than that of *C. rosa*. *Ceratitis catovirii* has a shorter pre-imaginal cycle than *C. rosa* at 25 and 30°C, while both species show a similar pre-imaginal development duration at 15 and 20°C. In addition, important differences in the duration of ovarian maturation were noticed between the three species.

Rearing conditions

The insects used were reared under laboratory conditions and thus might have behaved differently from individuals developing under more variable natural conditions. Whereas adults were reared all year round at room temperature (mean monthly temperatures ranging from 19.1 to 25.9°C during the year 2000), eggs, larvae and pupae were reared at a constant temperature of 25°C. This procedure may have resulted in a measure of selection for this temperature. This risk could be minimized by introducing 'wild caught' flies into the rearing cages, from time to time, but this may not always be effective, as sufficient mixing between the populations may prove difficult. On the other hand, Muniz (1987) found no significant differences in larval developmental times between a laboratory colony (reared for 19 years) and a field population of *C. capitata* studied at 26°C. As larval food composition can strongly influence larval development duration, it may be worthwhile to compare larval development on host fruits and artificial diet.

Geographic distribution

The high survival rates of *C. capitata* over a broad range of temperatures (15–30°C) may explain its wide distribution under different climatic zones (White & Elson-Harris, 1992). However, this species seems much more adapted to a Mediterranean rather than a tropical climate, where it prefers less rainy areas (Vargas *et al.*, 1983; Harris & Lee, 1987). This could explain why it suffers from strong competition with *C. rosa* in the wetter areas on the windward side of Réunion Island (Normand *et al.*, 2000). On mainland South Africa where both species also coexist, *C. rosa* indeed appears to be affected by a hot dry climate, such as in Western Cape Province, and is absent from many inland areas (Myburgh, 1961).

The presence of *C. rosa* in the highland areas of Réunion Island is not surprising as the minimum temperature thresholds for this species are lower than those of *C. capitata*, particularly during the larval stages. However, no ovarian maturation was observed in this species at 15°C even though the temperature threshold calculated for this stage was low ($t = 5.9^\circ\text{C}$).

The lower survival of *C. catovirii* over the range of temperatures studied might explain the observed dominance of the other two species in interspecific competition in Réunion Island. *Ceratitis catovirii* is only present in low altitude areas on the island even though it has rather low temperature thresholds. It is possible that the lower temperatures experienced at medium and high altitudes may limit the reproductive success of this species, as it is unable to mature eggs at 15°C or even 20°C. As the rate of larval development and survival of egg and larval stages of *C. catovirii* are higher than those of *C. rosa* at 30°C, it might be expected that *C. catovirii* would be more competitive in the hotter coastal areas. Probably other components of the biotic potential of *C. rosa* may explain its dominance at low altitudes. However, the effects of temperature and

Table 4. Mean developmental time of ovarian maturation period of three *Ceratit* species at five constant temperatures (n = 3 replicates).

Species	Mean developmental time \pm sd (days)				
	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C
<i>C. capitata</i>	20 \pm 4.0	7 \pm 0.6 b	5 \pm 0.1 c	5 \pm 0.6 c	No maturation
<i>C. rosa</i>	No maturation	13 \pm 2.3 a	8 \pm 1.5 b	7 \pm 1.0 b	No maturation
<i>C. catoirii</i>	No maturation	No maturation	14 \pm 0.6 a	11 \pm 1.0 a	No maturation

Means followed by different letters in the same column are significantly different (ANOVA and Student Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$).

interspecific competition do not fully explain why *C. catoirii* is more prevalent on the eastern wettest side of the island, where high humidity is probably favourable to this species. The lower diversity and abundance of host fruits utilized by *C. catoirii* on the western coast may be more important than temperature requirements in explaining its absence from this region of the island (Quilici & Jeuffrault, 2001).

Practical implications

Releases of parasitoids for biocontrol or releases of sterile flies for eradication programmes require regular, large scale production of mass-reared flies. Temperature plays a key role in the insect breeding process. These results should contribute to the improvement of rearing methods of the three species studied. A good compromise between achieving minimum developmental time and maximum survival rate should involve maintaining eggs and larvae of *C. capitata* and *C. catoirii* at 30°C and *C. rosa* at 25°C. A temperature of 25°C appears to be the most suitable for pupal development of the three species. However fluctuating temperatures may sometimes accelerate rearing procedures, in particular a lowering of temperature at night stimulates popping out (i.e. emergence) of *C. rosa* larvae from diet in readiness for pupariation (Myburgh, 1963; Etienne, 1973). The present work also provides information on the rearing of *C. catoirii* whose thermal requirements were unknown.

These data combined with results of other studies on trapping and population changes conducted on Réunion island over recent years, should be useful in the construction of computer simulation models of fruit fly population dynamics that will enable better monitoring and management of these important pests.

Acknowledgements

The authors wish to thank S. Glénac for maintaining tephritid cultures, J. Rochat and F. Chiroleu for assistance in statistics, J. Rochat, B. Reynaud, and P. Ryckewaert for reviewing the manuscript and H. Delatte and V. Quilici for their help in English translation.

References

- Brévault, T. & Quilici, S. (2000) Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **94**, 25–30.
- Crovetti, T., Conti, B. & Delrio, G. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratit* *capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) – II. Pupal development under constant temperatures. pp. 141–147 in Cavalloro, R. (Ed.) *Fruit flies of economic importance*. Rotterdam, Balkema.
- Delrio, G., Conti, B. & Crovetti, A. (1986) Effect of abiotic factors on *Ceratit* *capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) – I. Egg development under constant temperatures. pp. 133–139 in Cavalloro, R. (Ed.) *Fruit flies of economic importance*. Rotterdam, Balkema.
- Etienne, J. (1973) Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratit* *rosa* (Diptera: Trypetidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **16**, 380–388.
- Etienne, J. (1982) *Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion*. 100 pp. Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.
- Fletcher, B.S. (1989) Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of tephritid fruit flies. pp. 273–289 in Robinson, A.S. & Hooper, G. (Eds) *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. *World Crop Pests* **3B**. Amsterdam, Elsevier.
- Hancock, D.L. (1989) Pest status. Southern Africa. pp. 51–58 in Robinson, A.S. & Hooper, G. (Eds) *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. *World Crop Pests* **3A**. Amsterdam, Elsevier.
- Harris, E.J. & Lee, C.Y.L. (1987) Seasonal and annual distribution of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Honolulu and suburban areas of Oahu, Hawaii. *Environmental Entomology* **16**, 1273–1282.
- Hooper, G.H.S. (1978) Effects of larval rearing temperature on the development of the Mediterranean fruit fly, *Ceratit* *capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **22**, 222–226.
- Kasana, A. & Aliniáze, M.T. (1994) Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **73**, 247–254.
- Lopez-Edwards, M., Hernandez-Mendoza, J.L., Pescador-Rubio, A., Molina-Ochoa, J., Lezama-Gutierrez, R., Hamm, J.J. & Wiseman, B.R. (1999) Biological differences between five populations of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) collected from corn in Mexico. *Florida Entomologist* **82**, 254–263.
- Messenger, P.S. & Flitters, N.E. (1958) Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America* **51**, 109–119.
- Muniz, M. (1987) Larval development and reproductive characters of field and laboratory populations of the Mediterranean fruit fly *Ceratit* *capitata* Wied. *Bolletino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Series. II* **19**, 111–118.
- Myburgh, A.C. (1961) Notes on the occurrence of the fruit flies

- Pterandrus rosa* (Ksh.) and *Ceratitis capitata* (Wied.) in the Western Cape Province. *South African Journal of Agricultural Sciences* **3**, 643–644.
- Myburgh, A.C.** (1963) Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adult *Pterandrus rosa* (Ksh.) and *Ceratitis capitata* (Wied.). *South African Journal of Agricultural Sciences* **6**, 41–46.
- Normand, F., Quilici, S. & Simiand, C.** (2000) Seasonal occurrence of fruit flies in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) in Réunion Island: host phenology and fruit infestation. *Fruits* **55**, 271–281.
- Quilici, S. & Jeuffrault, E.** (2001) *Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles*. 227 pp. (Text: E. Blanchard, F. Lustenberger & S. Dupuis; photos A. Franck). Programme Régional de Recherche Appliquée sur les Mouches des Fruits/Commission de l'Océan Indien.
- Rijn, P.C.J.v., Mollema, C. & Steenhuis-Broers, G.M.** (1995) Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research* **85**, 285–297.
- Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H. & Magnuson, C.E.** (1981) Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *Journal of Theoretical Biology* **88**, 719–731.
- Tanaka, N., Hart, R.A., Okamoto, R.Y. & Steiner, L.F.** (1972) Control of excessive metabolic heat produced by a high density of larvae of the Mediterranean fruit fly. *Journal of Economic Entomology* **65**, 866–867.
- Tassan, R.L., Hagen, K.S., Cheng, A., Palmer, T.K., Feliciano, G. & Blough, T.L.** (1983) Mediterranean fruit fly life cycle estimations for the California eradication program. pp. 564–570 in Cavalloro, R. (Ed.) *Fruit flies of economic importance*. Rotterdam, Balkema.
- Vargas, R.I., Harris, E.J. & Nishida, T.** (1983) Distribution and seasonal occurrence of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) on the Island of Kauai in the Hawaiian Islands. *Environmental Entomology* **12**, 303–310.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Jang, E.B., Armstrong, J.W. & Kanehisa, D.T.** (1996) Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* **89**, 64–69.
- 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.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M.** (1992) *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. 601 pp. Wallingford, CAB International.

(Accepted 5 June 2002)
 © CAB International, 2002

SHORT COMMUNICATION

Survival and development of different life stages of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species

P.F. Duyck*, J.F. Sterlin and S. Quilici

UMR 'Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical', CIRAD
Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 Chemin de l'IRAT,
97410 Saint-Pierre, France

Introduction

The peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saunders) is one of the most harmful species of Tephritidae. It causes large amounts of damage in Asia (Butani, 1976; Butani & Verma, 1977; Agarwal *et al.*, 1999) and is a serious pest of peach *Prunus persica* (L.) Batsch (Rosaceae) and custard apple *Annona squamosa* L. (Annonaceae) in India (Butani, 1976; Grewal & Malhi, 1987), as well as guava *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) and mango *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) in Pakistan (Syed *et al.*, 1970). It is a polyphagous species attacking some 40 species of fruit and vegetables (White & Elson-Harris, 1992) and has also been recorded from wild host plants of the families Euphorbiaceae, Lecythidaceae and Rhamnaceae (Syed *et al.*, 1970; Kapoor & Agarwal, 1983).

Bactrocera zonata is native from India where it was first recorded in Bengal (Kapoor, 1993). It is present in numerous countries of tropical Asia: India, Indonesia (Sumatra, Moluccas), Laos, Sri Lanka, Vietnam, Thailand (White & Elson-Harris, 1992), Burma, Nepal, Bangladesh, and probably all of south-east Asia (Kapoor, 1993). The species has been captured in traps in California (Carey & Dowell, 1989), from where it has been eradicated.

More recently, *B. zonata* has been recorded in Egypt, where it has spread throughout the country and where control measures have been recently initiated. As from 2000, monitoring and exclusion measures have been implemented in neighbouring countries (J.P. Cayol, International Atomic Energy Agency, personal communication). In view of its current distribution, *B. zonata* is an important threat to the whole Mediterranean area.

In the Indian Ocean islands, this species was first recorded in the Mascarenes in 1986, on Mauritius (57°40'E, 20°10'S). Then, a few adults were detected each year from 1991 onward on Reunion Island (55°29'E, 21°53'S). Despite an eradication programme initiated in 2000–2001, populations have developed considerably and the species is now considered to be established on the island. Due to its large host range, this invasive species represents a new major threat to agriculture on Reunion Island.

Although this species is of economic importance, it has been poorly investigated except for a development study by Mohamed (2000). It therefore appeared useful to carry out a detailed study of the influence of temperature on *B. zonata* in our laboratory to compare results with previous studies using the same methodology conducted on three *Ceratitis* species (Diptera: Tephritidae) with which *B. zonata* is currently competing on Reunion Island (Duyck & Quilici, 2002).

The results should allow for a better understanding of the potential limits of the distribution of this species on Reunion Island and in other countries and for a comparison of its biological characteristics with that of related species. The results should also be most useful in optimizing the rearing conditions that are necessary for biological studies and control methods, such as releases of parasitoids for biocontrol or releases of sterile flies for eradication programmes.

Materials and methods

The study was conducted with a laboratory culture of *B. zonata* collected originally from Indian almond, *Terminalia catappa* L. (Combretaceae) on the north-western side of Reunion Island and reared on artificial diet in the laboratory for three consecutive generations. Laboratory rearing was

*Fax: + 262(0)262 49 92 93
E-mail: duyck@cirad.fr

conducted at a constant temperature of $25 \pm 1^\circ\text{C}$ with L12:D12 photoperiod under artificial light supplemented by natural light which is important for mating behaviour in this species (preliminary observations). *Bactrocera zonata* was reared on the same artificial diets as the ones developed by J. Etienne for *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Duyck & Quilici, 2002).

The time required for 50% of individuals to achieve development to a particular stage was determined at the following constant temperatures: 15, 20, 25, 30 and 35°C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Experiments were conducted in environmental chambers (Luminincube II, Analis, Belgium; MLR-350, Sanyo, Japan) maintained under a L12:D12 photoperiod and $80 \pm 10\%$ relative humidity.

The methodology was identical to the one used for previous studies of tephritids in our laboratory (Brévault & Quilici, 2000; Duyck & Quilici, 2002) thus allowing a proper comparison with the species previously studied. For each stage studied, the individuals within a cohort were collected around the middle of the period between the first and the last individual reaching a specified instar. Each stage was studied using a randomized block design, assuming replicates as multiple observations at each temperature. The detailed methodology used for each stage and for data analysis has been described previously (Duyck & Quilici, 2002).

Results

Relationship between developmental time and temperature

The developmental times for eggs and pupae of *B. zonata* significantly decreased over the range of $15\text{--}30^\circ\text{C}$ but not between 30 and 35°C ($F = 930.8$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$; $F = 58094.9$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$ for egg and pupal stages respectively). The duration of the larval stages also significantly shortened over the range of $15\text{--}25^\circ\text{C}$ ($F = 859.4$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$) but not between 25 and 35°C (table 1).

The highest range of variation (r.v.) for all immature stages was at 15°C ($F = 22.5$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$), and then decreased or remained equal with increasing temperature. The coefficient of variation (c.v.) varied with temperature for egg and larval stages ($F = 86.6$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$ and $F = 6.1$, $df = 4$, 15 , $P < 0.005$, respectively).

A linear regression model was established for the three immature stages over the range of $15\text{--}30^\circ\text{C}$ (fig. 1), but not at

higher temperatures. For egg, larval and pupal stages, a strong and positive relationship was observed between temperature and development rate ($R^2 = 0.99$, 0.98 and 0.99 , respectively). Lower developmental thresholds for the egg, larval and pupal stages were 12.7 , 12.6 and 12.8°C , respectively. The corresponding thermal constants were 24.8 , 68.2 and 131.0 day degrees (DD), respectively.

As no ovarian maturation was observed at 15, 20 and 35°C , there were too few values to establish a linear regression model for this stage. However, the developmental time for ovarian maturation was significantly shorter at 30°C compared to 25°C ($F = 23.8$, $df = 1$, 4 , $P < 0.01$).

Preimaginal survivorship

Survivorship varied significantly relative to temperature for all immature stages ($F = 20.3$, $df = 4$, 55 , $P < 0.0001$) (table 2). The percentage of adults emerging from a cohort of 100 eggs (i.e. recovery rate) peaked at 70% at 25°C compared to 1% at 15°C .

Survivorship in the egg stage was highest at 25°C and decreased significantly at higher and lower temperatures ($F = 20.3$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$). Survivorship of larvae was highest over the range of $20\text{--}30^\circ\text{C}$ and lowest at 15°C ($F = 65.9$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0005$) and a similar pattern was observed for pupae ($F = 11.0$, $df = 4$, 15 , $P < 0.0001$).

Over the whole range of temperatures, survivorship was significantly lower for eggs than for larvae or pupae ($F = 10.6$, $df = 2$, 57 , $P < 0.0002$). The relatively high instantaneous mortality values at 15°C indicated that the high mortalities observed were not due only to the long duration of immature development at this temperature (table 2).

Discussion

The linearity of the relationship linking temperature to developmental time between 15 and 30°C for *B. zonata* was consistent with previous studies on the development of other species of Tephritidae (Messenger & Flitters, 1958; Vargas *et al.*, 1996; Brévault & Quilici, 2000; Duyck & Quilici, 2002). At 35°C , the developmental periods were similar to those at 30°C and mortality was higher than that at 30°C , which meant that the upper temperature threshold was close to that value. This phenomenon is consistent with other studies in

Table 1. Mean developmental time and range of variation of immature stages of *Bactrocera zonata* at five constant temperatures.

Temp. ($^\circ\text{C}$)	Egg development			Larval development			Pupal development			Ovarian maturation	Total (days)
	Mean \pm SD (hours)	m.r.v. (hours)	m.c.v. (%)	Mean \pm SD (days)	m.r.v. (days)	m.c.v. (%)	Mean \pm SD (days)	m.r.v. (days)	m.c.v. (%)	Mean \pm SD (days)	
15	244 ± 13 a	45 a	18 c	30 ± 1.6 a	7 a	23 ab	53 ± 0.3 a	4 a	7 a	No maturation	–
20	83 ± 1 b	20 b	25 b	10 ± 0.1 b	1 b	11 c	20 ± 0.2 b	1 b	5 a	No maturation	–
25	49 ± 2 c	14 b	27 b	5 ± 0.5 c	1 b	12 c	10 ± 0.1 c	1 b	5 a	24 ± 3.4 a	41
30	34 ± 1 d	18 b	53 a	4 ± 0.1 c	1 b	15 c	8 ± 0.1 d	1 b	10 a	13 ± 1.5 b	27
35	37 ± 2 d	4 c	11 d	4 ± 0.2 c	1 b	23 a	8 ± 0.1 d	1 b	8 a	No maturation	–

$n = 4$ replicates for egg, larval and pupal development; $n = 3$ replicates for ovarian maturation.

m.r.v., mean range of variation (r.v. = $\max[\text{developmental time}] - \min[\text{developmental time}]$, i.e. the lapse of time from the first to the last egg eclosion, from the first to the last larval pupation or from the first to the last adult emergence); m.c.v., mean coefficient of variation ($\text{c.v.} = [100 \times \text{r.v.}] / \text{developmental time}$).

Means followed by different letters in the same column are significantly different (ANOVA and Student Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$).

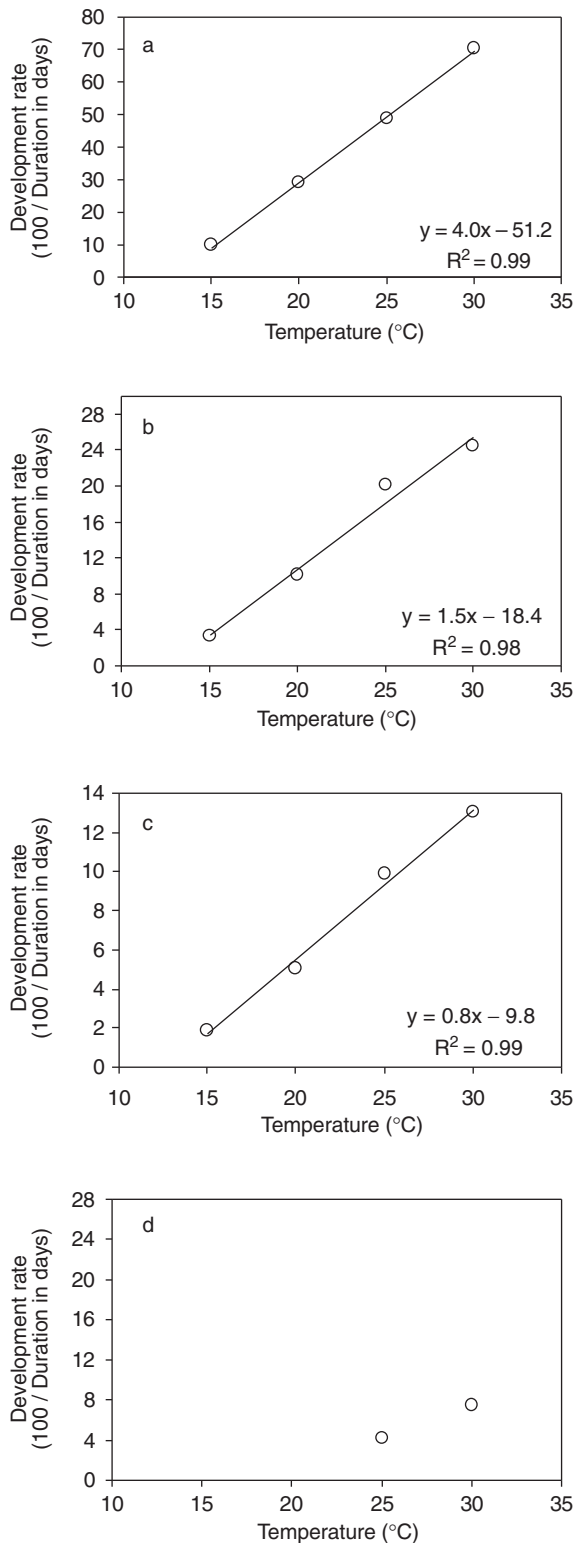


Fig. 1. Effect of constant temperatures on development rates (100 / duration in days) of different life stages of *Bactrocera zonata*, a) egg; b) larva; c) pupa; d) ovarian maturation of adult females.

which non-linear models fit better than linear models when approaching the temperature thresholds (Schoolfield *et al.*, 1981; Wagner *et al.*, 1984; Liu & Meng, 1999).

Mohamed (2000) calculated lower temperature thresholds of 10, 10 and 11.8°C for the egg, larval and pupal stages of *B. zonata* respectively, which were lower than those found in the present study. These differences may be explained by the strain used and by the type of food provided for the larvae, which was artificial diet compared to guava fruit used in the study of Mohamed (2000). Compared to the present results, the duration times found by Mohamed (2000) for the larval instars were shorter at low temperatures (e.g. 21 days vs. 30 days at 15°C) and longer at high temperatures (e.g. 7 days vs. 4 days at 35°C). Behavioural traits of cohorts at low temperatures, e.g. aggregation of larvae (Vargas *et al.*, 1996) and nutritive value of food (Fernandes-Da-Silva & Zucoloto, 1993) may explain differences between the two studies. The higher larval survival observed in the present study compared to that recorded by Mohamed (2000) probably indicates that the artificial diet used is more suitable for larvae than guava fruits.

The threshold temperature for the egg stage of *B. zonata* was close to that of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) reported by Vargas *et al.* (1997) whereas the threshold temperatures for the larval and the pupal stage were much higher than those of *B. dorsalis*.

During this study, ovarian maturation was obtained only over a very narrow range of temperature (25–30°C), as observed for *Ceratitidis catoirii* Guérin-Mèneville (Duyck & Quilici, 2002). However, artificial laboratory conditions (constant temperatures, light intensity and photoperiod) during the present study may also have influenced the maturation of ovaries, as stated for other tephritid species by Tzanakakis & Koveos (1986).

Rearing conditions

The results obtained in this study show that the artificial diet previously developed for *C. capitata* is suitable for the development of larval instars of *B. zonata*. As a high degree of survival was observed for the larval stages at 25°C, this rearing diet can be considered favourable. The availability of a standardized artificial diet is useful for the regular production of flies for biological or behavioural studies in the laboratory and the development of a sterile insect technique (SIT) programme. However, before undertaking larger-scale rearing, it would be worth comparing the quality of the different diets developed for *B. zonata* by Qureshi *et al.* (1974) in Pakistan or by the Ministry of Agriculture on Mauritius (S. Permalloo and I. Seewooruthun, personal communication), or testing the diet used in Reunion Island for *Ceratitidis rosa* Karsch (Duyck & Quilici, 2002) to determine the optimum ingredients.

A suitable compromise between short developmental time and a high survival would be to maintain the eggs, larvae and pupae at 30°C. This temperature should also be convenient for ovarian maturation of adult females but it would be necessary to verify that adult survival is not adversely affected at this temperature. However, adults could be maintained at a lower set temperature if required.

Geographical distribution

Bactrocera zonata shows higher low-temperature thresholds than those of the three *Ceratitidis* species already

Table 2. Mean survivorship (%) and instantaneous mortality rate of immature stages of *Bactrocera zonata* at five constant temperatures (n = 4 replicates).

Temp. (°C)	Egg survival		Larval survival		Pupal survival		Emerging adults per 100 eggs
	Mean (%)	IM	Mean (%)	IM	Mean (%)	IM	
15	10 <i>c</i>	0.226	46 <i>c</i>	0.026	13 <i>d</i>	0.038	1
20	54 <i>b</i>	0.179	88 <i>ab</i>	0.013	96 <i>b</i>	0.002	46
25	71 <i>a</i>	0.165	98 <i>a</i>	0.004	100 <i>a</i>	0.000	70
30	58 <i>b</i>	0.378	89 <i>ab</i>	0.028	94 <i>b</i>	0.009	49
35	13 <i>c</i>	1.292	79 <i>b</i>	0.055	56 <i>c</i>	0.077	15

IM, instantaneous mortality rate ($= -\ln[\text{survival}] / \text{developmental time}$).

Means followed by different letters in the same column are significantly different (ANOVA and Student Newman-Keuls multiple range test on Arcsin (Sqrt[X]), $P < 0.05$).

Table 3. (a) Temperature thresholds (*t*) and (b) thermal constants (*K*) of the different stages of *Ceratitis capitata*, *C. rosa* and *C. catovirii* according to Duyck & Quilici (2002) and *Bactrocera zonata* according to this study.

a				
Stage	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>C. catovirii</i>	<i>B. zonata</i>
	(°C)	(°C)	(°C)	(°C)
Egg	11.6	9.8	9.9	12.7
Larvae	10.2	3.1	8.9	12.6
Pupa	11.2	11.0	9.2	12.8
Ovarian maturation	8.9	8.0	–	–
b				
Stage	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>C. catovirii</i>	<i>B. zonata</i>
	(DD)	(DD)	(DD)	(DD)
Egg	28	35	35	25
Larvae	89	223	127	68
Pupa	143	147	194	131
Total (immature stages)	260	405	356	224
Ovarian maturation	90	138	–	–
Total	350	544	–	–

DD, day degrees.

present on Reunion Island (table 3). These higher developmental thresholds and the low survivorship of the different stages of *B. zonata* at 15°C should contribute to limit its spread in the highland areas of Reunion Island where *C. rosa* is the dominant species, (Duyck & Quilici, 2002). Moreover, the reduction in survivorship of the immature stages of *B. zonata* at 35°C is not as drastic as that observed for the *Ceratitis* species, indicating a preference for warm conditions (Duyck & Quilici, 2002). The developmental times are very short at high temperatures (4 days at 30 and 35°C) which confirms that this species is well adapted to hot climates and should thrive during the summer. *Bactrocera zonata* therefore represents a real threat to mango crops grown in the warmer, low altitude regions in the west of Reunion Island.

These results are consistent with current studies on tephritid populations dynamics on Reunion Island, in which *B. zonata* has not been found at altitudes higher than 900 m

(unpublished results) while *C. rosa* is found readily at high altitudes (Etienne, 1982). However *B. zonata* is currently in the process of spreading and the limits of its altitudinal distribution have not yet been stabilized.

Even though temperature is the main factor influencing development, the influence of humidity would be worth studying, as this parameter is known to be important for pupal development of some tephritid species (Teruya, 1990). Also, biotic factors, and particularly interspecific competition, again adjusted by abiotic factors, can play a key role in determining the geographical distribution of tephritid species (Fitt, 1989) and deserve further study.

At a larger geographical scale, the results of this study indicate that the northern or southern latitudinal limits of *B. zonata* should not be as high as those of *C. capitata*. However, the population of *B. zonata* recently established in Egypt, not all that far from the northern limits of *C. capitata* in Corsica and southern France, in Europe, thrives well under a

Mediterranean climate and represents a major threat to neighbouring countries with similar climatic characteristics.

Invasions of new areas by *B. zonata* are most probably linked to the increase of international trade but may also be linked to global warming. Regarding its high temperature requirements, *B. zonata* may be particularly favoured by a warming up of the climate, thus making it a potentially important invasive pest for a growing number of areas around the world.

Acknowledgements

The authors wish to thank S. Glénac for maintaining tephritid cultures, J.P. Cayol (International Atomic Energy Agency) for providing useful information on the status of *B. zonata* in the Middle East, J.P. Cayol, P. Ryckewaert and A. Richard for reviewing an earlier version of the manuscript, and V. Quilici for help in English translation. This work was funded by CIRAD, by the 'Conseil Régional de La Réunion' and the European Agricultural Guidance and Guarantee Fund (EAGGF).

References

- Agarwal, M.L., Kumar, P. & Kumar, V. (1999) Population suppression of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) by *Bactrocera zonata* (Saunders) (Diptera: Tephritidae) in North Bihar. *Shashpa* **6**, 189–191.
- Brévault, T. & Quilici, S. (2000) Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **94**, 25–30.
- Butani, D.K. (1976) Insect pests of fruit crops and their control: custard apple. *Pesticides* **10**, 27–28.
- Butani, D.K. & Verma, S. (1977) Pests of vegetables and their control: cucurbits. *Pesticides* **11**, 37–41.
- Carey, J.R. & Dowell, R.V. (1989) Exotic fruit pests and California agriculture. *California Agriculture* **43**, 38–40.
- Duyck, P.F. & Quilici, S. (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research* **92**, 461–469.
- Etienne, J. (1982) *Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion*. 100 pp. Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.
- Fernandes-Da-Silva, P.G. & Zucoloto, F.S. (1993) The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* **39**, 883–887.
- Fitt, G.P. (1989) *The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations*. pp. 298–300 in Robinson, A.S. & Hooper, G. (Eds) *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. *World Crop Pests* **3B**. Amsterdam, Elsevier.
- Grewal, J.S. & Malhi, C.S. (1987) *Prunus persica* Batsch damage by birds and fruit fly pests in Ludhiana (Punjab). *Journal of Entomological Research* **11**, 119–120.
- Kapoor, V.C. (1993) *Indian fruit flies: (Insecta: Diptera: Tephritidae)*. 228 pp. New Delhi, India, Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd.
- Kapoor, V.C. & Agarwal, M.L. (1983) *Fruit flies and their increasing host plants in India*. pp. 252–257 in Cavalloro, R. (Ed.) *Fruit flies of economic importance*. Rotterdam, Balkema.
- Liu, S. & Meng, X. (1999) Modelling development time of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) at constant and natural temperatures. *Bulletin of Entomological Research* **89**, 53–63.
- Messenger, P.S. & Flitters, N.E. (1958) Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America* **51**, 109–119.
- Mohamed, A.M. (2000) Effect of constant temperatures on the development of the peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saunders) (Diptera: Tephritidae). *Assiut Journal of Agricultural Science* **31**, 329–337.
- Qureshi, Z.A., Ashraf, M., Bughio, A.R. & Hussain, S. (1974) Rearing, reproductive behaviour and gamma sterilization of fruit fly, *Dacus zonatus* (Diptera: Tephritidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **17**, 504–510.
- Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H. & Magnuson, C.E. (1981) Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *Journal of Theoretical Biology* **88**, 719–731.
- Syed, R.A., Ghani, M.A. & Murtaza, M. (1970) Studies on the trypetids and their natural enemies in West Pakistan. III. *Dacus (Strumeta) zonatus* (Saunders). *Technical Bulletin, Commonwealth Institute of Biological Control* 1–16.
- Teruya, T. (1990) Effect of relative humidity during pupal maturation on subsequent adult eclosion and flight capability of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera, Tephritidae). *Applied Entomology and Zoology* **25**, 521–523.
- Tzanakakis, M.E. & Koveos, D.S. (1986) Inhibition of ovarian maturation in the olive fruit fly under long photophase and an increase of temperature. *Annals of the Entomological Society of America* **79**, 15–18.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Jang, E.B., Armstrong, J.W. & Kanehisa, D.T. (1996) Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* **89**, 64–69.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Jang, E.B. & Armstrong, J.W. (1997) Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* **90**, 162–168.
- 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.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. 601 pp. Wallingford, CAB International.