



HAL
open science

Spécialisation d'hôte au sein d'une communauté d'insectes phytophages : le cas des Tephritidae à La Réunion

Maud Charlery de La Masselière

► **To cite this version:**

Maud Charlery de La Masselière. Spécialisation d'hôte au sein d'une communauté d'insectes phytophages : le cas des Tephritidae à La Réunion. Biologie végétale. Université de la Réunion, 2017. Français. NNT : 2017LARE0020 . tel-01668463

HAL Id: tel-01668463

<https://theses.hal.science/tel-01668463>

Submitted on 20 Dec 2017

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

Ecole Doctorale Sciences Technologies et Santé (ED.STS-542)

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION

Discipline : Biologie et Environnement

**Spécialisation d'hôte au sein d'une communauté
d'insectes phytophages
Le cas des Tephritidae à La Réunion**

Présentée et soutenue publiquement par

Maud Charlery de la Masselière

Le 19 septembre 2017

Devant le jury composé de :

Bernard REYNAUD	Professeur, Université de la Réunion	Président
Anne-Marie CORTESERO	Professeur, Université de Rennes	Rapporteur
Patrice DAVID	Directeur de recherche, CNRS, Montpellier	Rapporteur
Sara MAGALHAES	Professeur, Université de Lisbonne	Examineur
Pierre-François DUYCK	Chercheur, CIRAD, La Réunion	Directeur

RÉSUMÉ

Les insectes phytophages forment un groupe d'organismes très diversifié et la plupart sont considérés comme spécialistes. Les patrons de spécialisation des insectes vis à vis de leurs plantes hôtes dépendent en partie de leur capacité à interagir avec les plantes (niche fondamentale) et aux facteurs environnementaux modulant ces interactions et aboutissant aux observations en milieu naturel (niche réalisée). La spécialisation fondamentale est déterminée par l'évolution conjointe de deux traits : la performance des larves et la préférence des femelles.

Pour comprendre cette spécialisation, nous avons étudié une communauté de huit espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) présentes à La Réunion.

Dans un premier temps, nous avons déterminé la niche réalisée de chaque espèce et montré que ces niches étaient structurées par la phylogénie des plantes avec *D. demmerezi*, *D. ciliatus* et *Z. cucurbitae* spécialistes des Cucurbitaceae, *N. cyanescens* spécialiste des Solanaceae et *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. quilicii* généralistes attaquant des plantes de différentes familles. Après l'invasion de *B. zonata* en 2000, *C. capitata* et *C. quilicii* ont subi une réduction de leur gamme d'hôtes.

Dans un deuxième temps, nous avons déterminé la niche fondamentale de ces espèces (sauf *D. ciliatus*). Nous avons évalué les préférences des femelles en mesurant la fécondité de chacune d'entre elles sur une gamme de 29 fruits, puis nous avons testé l'existence d'une corrélation entre la préférence des femelles et la performance des larves (*mother knows best hypothesis*). Nous avons montré une corrélation positive chez spécialistes des Cucurbitaceae qui pondent sur les plantes pour lesquelles les larves survivent le mieux contrairement aux généralistes pondant et survivant sur une large gamme d'hôtes mais sans corrélation entre ces deux traits.

Enfin, la sélection de l'hôte par les femelles se faisant principalement grâce aux composés organiques volatils (COVs) émis par les fruits, nous avons montré que les fruits infestés par les généralistes ont pour point commun l'émission de COVs responsables de la maturation des fruits. Au contraire, les fruits de plusieurs Solanaceae émettent des COVs spécifiques suggérant la détection de ceux-ci par les femelles de *N. cyanescens*. Les Cucurbitaceae émettent des COVs abondants peu présents dans les autres familles suggérant une détection d'un mélange spécifique de ces COVs par les Tephritidae spécialistes des Cucurbitaceae.

Mots clés : COVs, invasion biologique, niche fondamentale, niche réalisée, performance des larves, phylogénie, préférence des femelles, spécialisation.

ABSTRACT

Phytophagous insects are a very diverse group of organisms and most of them are considered as specialized. Patterns of specialization regarding their host plants depend on their ability to interact with their hosts (fundamental niche) and on environmental factors which modulate these interactions leading to observed patterns in the field (realized niche). Fundamental specialization is determined by the joint evolution of two traits: larval performance and female preference. To understand this specialization, we studied a community of eight fruit fly species (Diptera: Tephritidae) present in La Réunion.

First, we determined the realized niche of each species and showed that they were structured by plant phylogeny with *D. demmerezi*, *D. ciliatus* and *Z. cucurbitae* as Cucurbitaceae specialists, *N. cyanescens* as Solanaceae specialist and *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. quilicii* as generalists feeding on plants belonging to different families. After the invasion of *B. zonata* in 2000, *C. capitata* et *C. quilicii* were subjected to a decrease of their host range.

Then, we determined the fundamental niche of these species (except *D. ciliatus*). We assessed female preferences by measuring their fecundity on 29 fruits, then we tested the presence of a correlation between female preference and larval performance (*mother knows best hypothesis*). We showed a positive correlation for Cucurbitaceae specialists laying eggs on plants where larvae survive the best, at the opposite of generalist species laying eggs and surviving on many hosts without any correlation between these two traits.

Finally, host selection by females being mostly done thanks to volatile organic compounds (VOCs) emitted by fruits, we showed that fruits infested by generalist species have common VOCs responsible for fruit maturation. On the contrary, the fruits of several Solanaceae emit specific VOCs suggesting their detection by *N. cyanescens* females. Cucurbitaceae species emit abundant VOCs rarely present in other families suggesting a detection of a specific blend of these VOCs by Cucurbitaceae specialists.

Keywords: biological invasion, female preference, fundamental niche, larval performance, phylogeny, realized niche, specialization, VOCs;

À mon père, la première personne à m'avoir donné le goût de la recherche,

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier mes rapporteurs **Patrice David** et **Anne-Marie Cortesero** pour avoir accepté d'apporter un regard critique à mon travail de recherche ainsi que mes examinateurs **Sara Magalhaes** et **Bernard Reynaud** pour la discussion constructive et enrichissante lors de la soutenance. Je remercie aussi **Pierre-François Duyck**, mon directeur, pour son encadrement tout au long de ma thèse. Tu m'as permis d'acquérir une autonomie en me laissant de l'indépendance pour les expériences en laboratoire et pour les analyses. Grâce à ça, j'ai appris à avoir un regard critique sur les données et les interprétations. Je te remercie aussi pour tes conseils de rédaction qui m'ont aidé à ordonner mes idées et à être le plus efficace possible. Enfin, je te remercie pour la bonne entente qui a régné entre nous tout au long de ces 3 ans.

Je voudrais ensuite remercier deux personnes, **Benoît Facon** et **Virginie Ravigné**, qui ont eu un rôle clé dans ma thèse. Ce sont deux personnes brillantes et humbles qui ont marqué ma vie de chercheur et avec qui j'espère sincèrement continuer à travailler.

Tout d'abord, à mon ami **Benoît**, sans qui ma thèse n'aurait pas été la même. Je t'entends déjà me dire : « que veux-tu avec tous ces compliments ? » Je n'attends rien, juste te dire ce que je pense depuis longtemps ainsi que te remercier pour ton soutien à toute épreuve et pour ton investissement dans ma thèse. D'un point de vue scientifique, tes remarques ont toujours été très pertinentes et constructives, me permettant d'améliorer ma démarche scientifique, mon écriture et la structuration de mes idées. Grâce à toi j'ai beaucoup appris. Tu as cru en moi, notamment en m'aidant dans mes recherches de post-docs ou en me proposant de co-encadrer un stage avec toi. Ta confiance me touche et ton jugement compte beaucoup pour moi. D'un point de vue humain, je te remercie pour ton amitié ainsi que pour les bons moments passés ensemble qui m'ont permis de mieux te connaître. Enfin, je te remercie d'avoir enrichi mon vocabulaire (sauras tu retrouver les mots que tu m'as appris dans le manuscrit ?).

Je remercie ensuite **Virginie** pour avoir été présente tout au long de ma thèse. D'un point de vue scientifique tu as su me donner le goût des défis conceptuels et tu m'as éclairé lorsque j'étais noyée dans les feuilles gribouillées de notions théoriques et de modèles. Je te remercie de m'avoir aiguillé dans les démarches et les astuces du monde de la recherche afin de mettre toutes les chances de mon côté. Tu as cru en moi et tu as su me pousser à des moments clés afin me permettre de mûrir sur mon travail. Tu as toujours été là pour moi : tu m'as accueilli dans ton bureau aussi bien pour les pleurs que pour les rires et les confidences, toujours de façon bienveillante. Tu es quelqu'un que j'admire beaucoup autant scientifiquement que pour ton recul sur la vie. Enfin, je te remercie pour m'avoir amené dans le monde de la plongée, grâce à toi me voilà mordue !

Je voudrais aussi remercier **Jim Payet** et **Serge Glénac** sans qui ma thèse n'aurait pas pu se faire. Ils ont su mettre à ma disposition des individus de sept espèces de Tephritidae à plusieurs âges différents nécessitant une très grande organisation et un travail monstrueux. **Mon Jim**, il n'y a pas de mots pour décrire la merveilleuse relation qui nous lie ! Je te remercie pour ton aide sur les expériences que ça soit pour couper des fruits ou pour m'accompagner sur le terrain m'apprenant le sens de l'orientation avant un petit croissant bien mérité ou une petite bière chez François ! Tu as toujours été là pour moi, que ça soit pour changer la batterie de ma voiture, pour m'amener à l'aéroport ou me consoler et surtout pour avoir co-z créol avec moi ! **Serge** je te remercie d'avoir toujours été là pour me trouver des fruits (tâche parfois difficile), pour m'avoir accueilli comme une reine sur tes parcelles lors de mes expériences et pour les beaux échanges que nous avons eus !

Je voudrais aussi remercier tous les gens qui m'ont aidé à analyser mes données. Tout d'abord, **François Massol** pour l'immense aide que tu m'as apportée. Tu as toujours été présent pour moi et je te remercie pour ton grand soutien que ce soit dans les conseils pour mes projets d'avenir ou pour venir à bout de mes analyses. Je te remercie pour nos échanges qui m'ont donné envie de creuser, d'approfondir et qui ont stimulé ma curiosité scientifique. J'espère très sincèrement que ce n'est que le début d'une coopération scientifique et amicale qui me permettra de continuer à travailler avec toi. Je voudrais aussi remercier du fond cœur **Frédéric Chiroleu** pour avoir toujours accueilli, avec sourire, mes intrusions dans son bureau. Tu m'as permis d'aimer et de maîtriser le logiciel R que j'appréhendais tant. Je te remercie pour ta patience et ta bonne humeur quotidienne qui ont fait de nos échanges un vrai plaisir. Je remercie aussi **Agathe Allibert** pour m'avoir aidé pour les fois où Fred n'était pas disponible. Merci à **Pierre Lefeuvre** pour tous ces conseils et sa patience dans le but de m'initier au monde de la phylogénie, ainsi que pour m'avoir fourni en café dans les périodes de pauvreté ! Merci aussi à **Gilles Cellier**, pour m'avoir aidé en informatique, nécessitant beaucoup de patience de sa part.

Je voudrais ensuite remercier les personnes m'ayant aidé en Ecologie Chimique. Tout d'abord, **Florent Martos**, **François Verheggen** et **Enric Frago** pour m'avoir guidé dans le choix du protocole et/ ou l'analyse des données. Pour les problèmes techniques, que j'ai souvent rencontrés, je voudrais remercier **Jérôme Minier** et **Roland Plaetevoet** pour avoir toujours répondu présents et pour m'avoir permis de venir à bout de cette machine. I would also like to thank **Eric Jang** for our stay in Hawaiï. He taught us how to use a GC-MS and allowed us to see another lab working on fruit flies.

Je remercie du fond du cœur mes stagiaires : **Sameline Richem**, pour avoir testé toutes les manipes foireuses, grâce à toi j'ai gagné un temps précieux ! Merci à **Marion Cau**, pour avoir parcouru l'île et analysé une grande quantité de pics d'odeurs. Enfin, merci à **Anne-Sophie Zoogones**, grâce à toi j'ai pu explorer une partie non prévue dans ma thèse qui me tenait à cœur.

Cette thèse s'est bien déroulée grâce à l'aide scientifique que j'ai reçue mais aussi, et surtout, grâce à tous les gens qui m'ont entouré et qui ont fait de mon quotidien un vrai bonheur.

Je vais bien sûr commencer par mon binôme, ma grande amie **Oriane Lavogez**, qui m'a supporté au quotidien pendant ces trois ans. Tu as su me soutenir dans les coups durs de la thèse et de la vie comme tu as su me faire rire aux larmes. On a partagé les stress, les débats scientifiques, les déficiences enfantines et surtout le gavage de toblerone. Au cours du temps, on a eu nos petites habitudes, et grâce à notre complicité, il n'est plus nécessaire de se parler pour se comprendre. Notre belle amitié nous a permis de ne jamais nous disputer pendant ces trois ans malgré le quotidien passé ensemble. Merci mon pti chat, sans toi je n'y serais jamais arrivé ! J'en profite pour remercier aussi **Nini** pour ton amitié, ta grande gentillesse (malgré les apparences :p) et les bons moments passés ensemble !

Merci à mes copains de « gran matin » **Josian** (pour avoir préparé le café avec amour), **Cédric** (pour m'avoir « prêté » Jim), **Camille** (pour ta bienveillance et tes rires), **Claude** (pour nos jolis échanges), **Jean-Bernard** (pour tes jolis compliments), je vous remercie tous beaucoup pour m'avoir accueilli le matin dans la bonne humeur, sans vous je ne serais jamais venu si tôt. A mes chers voisins **Baptiste**, **Sylvain** et **Martial** merci de m'avoir accueilli de temps en temps pour un petit café et pour m'avoir soutenu dans les moments difficiles ! Je remercie aussi les copains du kiosque **Patounet** (pour m'avoir accueilli dans ton bureau pendant de nombreuses pauses), **Mumu** (pour m'avoir si bien accueilli à La Réunion et au 3P), **Lulu** (pour ta gourmandise permettant un partage de toblerone), **David** (pour les jolis compliments), **Gégé** (à quand la tenue de pompier ?), **Antoine** (pour tes chefs d'œuvres et ton

amitié) et **Micheline** pour ton aide dans les commandes de livres et les moments de câlins. Je remercie l'équipe administrative : **Virginie** pour ta bonne humeur, ton amitié et ton efficacité, **Océane** pour ta grande aide et pour m'avoir donné le plus beau des surnoms, **Cynthia** pour avoir supporté mes exigences de fournitures, **Magaly** et **Chantal** pour l'aide précieuse qu'elles m'ont apporté pendant ma thèse.

Je remercie mes amis **Elodie** (ma copine de vacances) et **Nicolas** (mon copain de moto) pour leur grande amitié et leur immense soutien, notamment dans les candidatures de post-doc. Je suis jaloux de vous laisser enfin la place à NOTRE table. Je remercie aussi mon ami **Frago** pour son grand soutien et son amitié. Tu as su me faire rire comme personne, si tu n'existais pas il faudrait t'inventer ! Je remercie bien sûr aussi **Clara** pour sa bienveillance. Je remercie **Nathalie Becker** et je n'ai pas de mot pour dire à quel point je te suis reconnaissante pour tout ce que tu as fait pour moi. Tu m'as hébergé et épaulé et ça, toujours avec le sourire. Tu es un vrai rayon de soleil ! Je remercie aussi **Adrien Rieux** (pour les folles soirées babyfoot), **Michel Roux** (pour sa gentillesse inébranlable au cours du temps), **Michel Grisoni** (pour les combats d'escrime ainsi que les danses endiablées), **Jean-Philippe Deguine** (pour les confidences mutuelles et la bonne humeur au quotidien), **Nicolas Talibart** (pour son amitié), **Jacques Dintinger** (pour sa bienveillance « paternelle »), **Olivier Pruvot** (pour m'avoir ouvert toutes les portes). Je remercie aussi **Ruth Hufbauer** pour la belle rencontre et l'aide qu'elle m'a apporté. Merci aux thésards du labo : **Jerem, Maéva, Alice, Daminou, Noura, Clara, Olivier** pour l'entraide et l'amitié qui nous a lié. Je remercie aussi **Abir** et **Issa** pour la belle collaboration « mouche des fruits ». L'ensemble des stagiaires et VSC ont été nombreux et ont beaucoup tourné mais je les remercie tous pour la belle ambiance qu'ils ont mise au 3P.

Je voudrais aussi remercier ma famille qui, par leurs messages et leurs visites m'ont beaucoup soutenu ! Je voudrais remercier mon cousin **Nicolas**, représentant local de ma famille pour m'avoir hébergé à mon arrivée et pour son amitié tout au long de cette thèse. J'en profite donc pour remercier les pièces rapportées (**Tony, Nico, Christophe, Iyess, Fabien**) pour les folles soirées passées ensemble au V and B qui m'ont permises de me changer les idées. Je remercie aussi **Perrine** qui est devenue plus qu'une amie et qui a su m'apporter tout le réconfort et l'amitié qu'on puisse rêver, avec une simplicité sans pareil. Je la remercie aussi, ainsi que **Caroline de Chantérac** et **mon père** pour avoir effectué des relectures de mon manuscrit. Je remercie **Plongée Salée** (Daniel et Marie – Hélène) ainsi que les moniteurs pour m'avoir donné la possibilité de vivre ces moments magiques dans un autre monde. Je remercie le cabinet de kiné (**Juan, Julien, Léo et Candice**) pour m'avoir accueilli, soutenu et détendu dans cette période de stress ! Enfin, je remercie **Kikinou**, qui a su m'apporter un amour inconditionnel et qui en a fait parler plus d'un autour de moi !

Sommaire

Synthèse bibliographique	1
I. La spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages	3
A. Contexte : un débat sémantique pour une réalité complexe	3
B. Quelle approche utiliser pour mesurer le degré de spécialisation ?	4
II. La spécialisation : une résultante de la préférence et de la performance	11
A. La préférence des femelles : choix de l'hôte	11
B. La performance des larves	16
C. Une évolution conjointe entre la préférence des adultes et la performance des larves ?	19
D. Différences entre généralistes et spécialistes	21
III. Facteurs influençant le degré de spécialisation <i>in natura</i>	22
A. Phylogénie de l'hôte	23
B. Disponibilité de l'hôte	24
C. Interactions interspécifiques	27
D. Le cas particulier des invasions	28
IV. Modèle biologique	30
A. La famille des Tephritidae	30
B. Les Tephritidae de La Réunion	33
V. Problématique	38
Chapitre 1 : Structure de la communauté des Tephritidae et influence d'une espèce envahissante sur la niche réalisée des espèces locales	41
Résumé	43
<u>Article 1</u> : Changes in phytophagous insect host range following the invasion of their community : Long-term data for fruit flies	47
Informations supplémentaires	57
Chapitre 2 : Rôle du degré de spécialisation dans la relation entre la préférence et la performance	63
Résumé	65
<u>Article 2</u> : Diet breadth modulates preference-performance relationship in a phytophagous insect community	71
Informations supplémentaires	88

Chapitre 3 : Rôle des composés volatils émis par les plantes dans la spécialisation d'hôte	90
Résumé	92
Article 3 : Do volatile compounds emitted by host fruits explain specialization in the Tephritidae ?	94
Informations supplémentaires	114
Discussion générale	120
I. La communauté des Tephritidae à La Réunion	122
A. Une spécialisation modulée par des invasions successives	122
B. Une spécialisation contrainte par la préférence des femelles et la performance des larves	125
II. La spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages	128
A. Relation entre la préférence et la performance (niche fondamentale)	128
B. Influence de l'environnement sur la spécialisation (niche réalisée)	132
III. Perspectives	135
A. Amélioration et approfondissement des analyses effectuées	135
B. Pour aller plus loin dans le projet	137
IV. Conclusion	141
Références bibliographiques	142
Annexe : Planches des espèces de Tephritidae présentes à La Réunion	158

Synthèse bibliographique

Synthèse bibliographique

I. La spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages

A. Contexte : un débat sémantique pour une réalité complexe

Les insectes forment un groupe d'organismes extrêmement diversifié avec une estimation de 5 à 10 millions d'espèces (Ødegaard 2000). La plupart sont phytophages (Bernays et Chapman 1994, Price 2002) et sont, dans leur grande majorité, considérés comme spécialistes d'une espèce ou famille de plantes (Bernays et Graham 1988, Schoonhoven *et al.* 2005) en particulier dans les régions tropicales (Forister *et al.* 2015). Malgré le nombre important d'études focalisées sur la spécialisation d'hôte, il est difficile d'en extraire les principes généraux. Ainsi, de nombreux débats basés sur la sémantique du sujet ainsi qu'aux types d'approches utilisées pour appréhender les différentes problématiques liées à la spécialisation ont eu lieu (Futuyma et Moreno 1988, Bernays et Chapman 1994, Devictor *et al.* 2010, Poisot *et al.* 2011a).

Le degré de spécialisation constitue un continuum entre deux extrêmes : d'une part les espèces ne consommant qu'une seule espèce de plante et d'autre part les espèces consommant de nombreuses plantes appartenant à un grand nombre de familles (Normark et Johnson 2011). Au sein de ce continuum, des classes ont été définies pour évaluer le degré de spécialisation des espèces. Si les termes « monophage », « oligophage », « sténophage » et « polyphage » sont beaucoup utilisés (Cates 1980, Thompson 1998), ils sont généralement appliqués à des contextes différents selon les études (Symons et Beccaloni 1999). Par exemple, Jaenike (1990) caractérise les monophages comme des insectes se nourrissant d'une seule famille de plantes, les oligophages comme ceux se nourrissant de deux familles et les polyphages comme ceux se nourrissant de minimum trois familles de plantes. Par ailleurs, pour Schoonhoven *et al.* (2005) les monophages sont des insectes se nourrissant d'une seule espèce de plante ou de peu de plantes proches et les oligophages des insectes se nourrissant de plusieurs plantes appartenant à une seule famille. Un autre exemple de termes très utilisés pose le même problème de classification : les termes « spécialiste » et « généraliste ». Certaines études parlent de « spécialiste » pour une espèce se nourrissant d'une seule espèce de plante (Roslin et Salminen 2008, Schäpers *et al.* 2016) alors que d'autres (García-Robledo et Horvitz 2012a, Liu *et al.* 2012) définissent comme spécialiste une espèce se nourrissant de peu de plantes appartenant à la même famille. Pour essayer de préciser le niveau de spécialisation ou de généralisme, les termes « d'extrême » généralisme et « d'extrême » spécialisation sont utilisés (Loxdale et Harvey 2016), mais cela ne fait que reporter le problème de définition de chaque classe ainsi que celui de la limite entre deux classes. Ces exemples

montrent qu'il est difficile de définir des classes de spécialisation qui soient applicables à tous les contextes et toutes les familles d'insectes. Pour parer à cela, il est pertinent de définir les termes « spécialiste » et « généraliste » l'un par rapport à l'autre avec les spécialistes renvoyant à des insectes ayant une gamme d'hôtes plus restreinte que des espèces plus généralistes (Fox et Morrow 1981). Lorsqu'une espèce est étudiée seule, rendant la comparaison avec une autre difficile, il est conseillé alors de décrire la gamme d'hôtes plutôt que d'utiliser des termes définissant des classes. Par exemple, au lieu d'indiquer qu'une espèce est « oligophage », il est plus précis de dire qu'elle se nourrit « d'une seule famille de plante ».

Les problèmes de sémantique ne font que refléter une réalité complexe qui engendrent aussi la question des approches utilisées pour étudier cette réalité multiple (Ferry-Graham *et al.* 2002). La spécialisation se définit par les patrons de spécialisation observés – à savoir le degré de spécialisation d'une espèce à un instant t - mais aussi par les processus évolutifs dont ces patrons résultent c'est-à-dire le fait de devenir plus spécialiste ou plus généraliste au cours du temps. Sachant les problèmes de sémantiques exprimés plus haut pour les patrons observés, quelle est alors la meilleure façon de mesurer le degré de spécialisation ?

B. Quelle approche utiliser pour mesurer le degré de spécialisation ?

L'évaluation du degré de spécialisation représente un défi considérable et depuis quelques années une forte attention a été portée sur les méthodes à utiliser pour mesurer le degré de spécialisation (Blüthgen *et al.* 2006, Devictor *et al.* 2010, Poisot *et al.* 2012, Fordyce *et al.* 2016). Pour cela, les deux difficultés majeures à prendre en compte sont : le niveau écologique sur lequel l'étude se place (l'individu, l'espèce ou la communauté) ainsi que l'utilisation d'un continuum de valeurs pour empêcher l'utilisation de classes.

Avant de déterminer la méthode la plus appropriée, il est important de définir le niveau écologique. Le niveau écologique le plus étudié dans la littérature est celui de l'espèce, mais quelques méthodes ont été développées pour étudier les autres niveaux. Tout d'abord, le degré de spécialisation peut être évalué au niveau de l'individu dans le but de déterminer la variabilité des degrés de spécialisation au sein d'une population. Pour cela, Bolnick *et al.* (2003) ont proposé de mesurer la variation des ressources consommées par chaque individu (WIC : *Within individual component*) ainsi que la variation des ressources consommées entre tous les individus (BIC : *between individual component*). Au niveau de la communauté, la mesure du degré de spécialisation peut se faire par la connectance (C) qui se définit comme la proportion du nombre d'interactions observées entre les insectes et leurs ressources par rapport au nombre d'interactions possibles (Blüthgen *et al.* 2006). La connectance est calculée à partir de données binaires et peut prendre une valeur allant de 0 (forte

spécialisation car peu d'interactions au sein de la communauté) à 1 (fort généralisme car nombreuses interactions au sein de la communauté). Le degré de spécialisation au sein d'une communauté peut aussi se calculer en faisant la moyenne des degrés de spécialisation des espèces présentes dans la communauté (Devictor *et al.* 2008).

1. Quelles données utiliser ?

L'utilisation de données binaires (présence / absence de l'insecte sur une espèce de plante) permet d'évaluer le degré de spécialisation de façon simple. Cependant, par cette méthode, l'information de la présence de l'insecte sur la plante est utilisée sans prendre en compte l'intensité et la fréquence de cette interaction. L'utilisation de données binaires engendre la perte de beaucoup d'informations risquant de biaiser l'évaluation du degré de spécialisation. Par exemple, dans le cas où une espèce d'insecte phytophage ne consomme qu'une seule espèce de plante A mais très occasionnellement une autre plante B, les données binaires d'interaction au niveau de l'espèce (présence / absence de l'espèce d'insecte sur chaque espèce de plante) auront le même poids que pour une espèce consommant les deux espèces de plantes de façon égale. Il n'y aura donc aucune information sur l'intensité ni sur la fréquence d'utilisation de chaque plante. Dans le cas un peu différent de l'utilisation de données binaires au niveau de l'échantillon (présence / absence sur l'échantillon de plante) avec plusieurs répétitions par espèce de plante, on obtiendra une information sur la fréquence d'attaque au sein de chaque espèce mais pas d'information sur l'intensité de cette attaque. Une espèce de plante où un seul individu d'insecte est souvent trouvé aura le même poids qu'une espèce où 50 individus sont souvent trouvés. Dans ce cas, l'utilisation de données binaires est très dépendante de la force d'échantillonnage (Blüthgen *et al.* 2006).

L'utilisation de données quantitatives (nombre d'individus d'insectes sur chaque échantillon de plante) permet une évaluation plus fine de l'intensité, de la fréquence et de la nature de l'interaction plante-insecte. Cependant, certaines transformations sont nécessaires si l'on veut comparer plusieurs espèces d'insectes ou plusieurs espèces de plantes. Tout d'abord, pour comparer le degré de spécialisation de plusieurs espèces d'insectes au sein d'une communauté, il est important d'utiliser un pourcentage ou une fréquence de présence sur la plante. En effet, le nombre brut d'insectes sur une plante est dépendant de l'abondance totale des insectes et ne permet pas de comparer la spécialisation des espèces avec des abondances différentes dues à des différences de fécondité, de durée de vie ou autres facteurs indépendants de l'interaction avec les plantes hôtes.

De plus, si les espèces de plantes attaquées par les insectes ont des capacités biotiques très différentes, cela peut aussi créer un biais. Par exemple, une espèce d'insecte qui consomme plusieurs espèces de plantes de façon proportionnelle à leur capacité biotique (individus d'insectes très présents dans de grande plantes et moins présents dans de petites plantes) risque d'être considéré comme

« spécialiste » de la plus grande plante au vu du plus grand nombre d'individus présents sur cette plante. Une solution possible pour éviter cela est de diviser le nombre d'individus trouvés sur chaque plante par le nombre moyen d'individus trouvés sur cette plante (division par la « capacité biotique » de la plante) (Blüthgen *et al.* 2006). Prenons l'exemple d'une communauté d'insectes avec une espèce généraliste (G) et une espèce spécialiste (S) qui se nourrissent de trois plantes (P_1, P_2, P_3) au maximum de leur capacité biotique. La plante P_1 a une capacité biotique plus importante que les autres car elle peut contenir 50 individus au total alors que P_2 et P_3 ne peuvent contenir que 15 et 12 individus respectivement. En tenant seulement compte du nombre brut d'individus d'insectes sur la plante (M_1), le généraliste risque d'être considéré comme « spécialiste » de la plante P_1 car il y a plus d'individus sur cette plante au vue de sa capacité d'accueil. En divisant le nombre brut d'individus sur la plante par le nombre d'individus que la plante est capable d'accueillir (M_2), on obtient un profil généraliste non biaisé sans affecter profil spécialiste (M_3).

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{cc} G & S \\
 P_1 \left\{ \begin{array}{cc} 30 & 20 \\
 P_2 \left\{ \begin{array}{cc} 13 & 2 \\
 P_3 \left\{ \begin{array}{cc} 10 & 2 \end{array} \right. \\
 \end{array} \right. \\
 \end{array} \\
 \end{array} \\
 M_1
 \end{array}
 \Rightarrow
 \begin{array}{c}
 \begin{array}{cc} G & S \\
 P_1 \left\{ \begin{array}{cc} 30/50 & 20/50 \\
 P_2 \left\{ \begin{array}{cc} 13/15 & 2/15 \\
 P_3 \left\{ \begin{array}{cc} 10/12 & 2/12 \end{array} \right. \\
 \end{array} \right. \\
 \end{array} \\
 \end{array} \\
 M_2
 \end{array}
 \Rightarrow
 \begin{array}{c}
 \begin{array}{cc} G & S \\
 P_1 \left\{ \begin{array}{cc} 0.6 & 0.4 \\
 P_2 \left\{ \begin{array}{cc} 0.86 & 0.14 \\
 P_3 \left\{ \begin{array}{cc} 0.83 & 0.17 \end{array} \right. \\
 \end{array} \right. \\
 \end{array} \\
 \end{array} \\
 M_3
 \end{array}
 \end{array}$$

2. Les indices de spécialisation

Les indices de spécialisation permettent d'éviter l'utilisation de classes car ils ramènent le degré de spécialisation à un continuum allant de 0 à 1. D'après Poisot *et al.* (2012), les avantages des indices de spécialisation sont i) d'être des valeurs ramenées à l'ensemble des possibilités allant du spécialiste au généraliste (un continuum) ii) d'avoir de la robustesse pour effectuer un sous-échantillonnage et enfin iii) d'être informatif avec un rapport signal sur bruit fort. Cependant, les indices de spécialisation sont nombreux et chacun d'entre eux est applicable à un contexte particulier. Cette diversité complique le choix de l'indice le plus approprié au contexte étudié et empêche la comparaison de plusieurs indices entre eux (Poisot *et al.* 2012). Le nombre important et la diversité des indices de spécialisation induisent une grande variabilité dans les méthodes d'analyses.

Tableau 1. Principaux indices de spécialisation existant dans la littérature. P représente le vecteur d'interaction de l'espèce d'insecte i de longueur R (nombre d'interactions) avec r étant les interactions différentes de 0 ; T la somme de tous les éléments de P ; v représente le nombre d'axes de l'analyse multivariée effectuée à partir d'une matrice d'interaction entre les insectes et les plantes, c_{ik} représente le centroid de l'insecte i sur l'axe k , et x_{ijk} est la position de la plante j utilisée par l'insecte i sur l'axe k .

Indices	Equation	Définition	Référence
Resource range (RR)	$RR = \frac{R - r}{R - 1}$	Proportion des ressources exploitées calculée indépendamment de la force d'intensité sur chaque ressource.	Schoener (1989)
Species specificity index	$CoV = \frac{\sqrt{\sum_i (P_i - \mu)^2}}{\mu R \sqrt{\frac{R-1}{R}}}$	Coefficient de variation dans la distribution des interactions.	Julliard <i>et al.</i> (2006)
Shannon's evenness (HS)	$HS = \frac{\sum_{i=1}^R \left[\frac{P_i}{T} \ln \left(\frac{P_i}{T} \right) \right]}{\ln(R)} + 1$	Force des interactions locales, par rapport à la somme des forces de toutes les interactions.	Poisot <i>et al.</i> (2012)
Specificity measure d'	$d'_i = \sum_{j=1}^c \left(p'_{ij} \ln \frac{p'_{ij}}{q_j} \right)$	Déviations des fréquences d'interactions par rapport à un modèle avec les ressources utilisées proportionnellement à leur disponibilité	Blüthgen <i>et al.</i> (2006)
Paired difference index (PDI)	$PDI = \frac{\sum_{i=2}^R (P_1 - P_i)}{R - 1}$	Indice contrastant l'interaction la plus forte par rapport à toutes les autres	Poisot <i>et al.</i> (2011b)
Species diversity index (Simpson's SDI)	$SDI = \frac{\sum \left[\frac{P}{P-1} \right]}{[\sum P. (\sum P - 1)]}$	Détermination du manque d'équitabilité dans la distribution des intensités d'interactions.	Simpson (1949)
Ordinated diet breadth (ODB)	$ODB = \sum_{j=1}^R \sum_{k=1}^v \sqrt{(x_{ijk} - c_{ik})^2}$	Proportion de la gamme d'hôtes occupée par une espèce donnée rapport à la gamme d'hôte maximale d'un généraliste extrême.	Fordyce <i>et al.</i> (2016)

La principale difficulté qu'implique l'utilisation des indices de spécialisation est qu'ils ne sont pas calculés sur une même échelle, ce qui rend leur additivité impossible. En effet, certains indices

comparent la proportion d'hôtes utilisés à la gamme d'hôte d'un généraliste extrême (ODB), alors que d'autres comparent l'utilisation des hôtes proportionnellement à leur disponibilité (d') ou à la somme de toutes les interactions possibles (HS) (Tableau 1). En prenant l'exemple d'indices de diversités multiples, Jost (2006) montre qu'il est impossible de comparer des indices qui ne sont pas calculés sur la même échelle et que la seule façon de pouvoir interpréter ces indices est de les rendre additifs.

3. Mesures de la taille de la niche

Une autre façon d'évaluer le degré de spécialisation des espèces est de décrire la largeur de leur gamme d'hôtes en utilisant des méthodes de calculs de diversités écologiques. Cela permet de connaître la largeur de la niche en tenant compte de l'intensité d'interaction entre la plante et l'insecte. Le continuum entre 0 et 1, engendré par les indices de spécialisation décrits plus haut (Tableau 1) peut être, *a priori*, une bonne façon d'exprimer le continuum de degré de spécialisation mais cependant cela peut inclure des biais d'interprétation. Par exemple, une espèce d'insecte consommant toutes les espèces de plantes disponibles dans un endroit où il y a 8 plantes aura un indice de spécialisation de 0 (extrême généraliste) et dans un endroit où il y a 50 plantes, elle aura aussi un indice de 0 et sera considéré comme aussi généraliste que dans le premier cas. En utilisant la largeur de gamme d'hôtes cette différence liée au nombre de plantes apparaît plus clairement.

L'indice de diversité le plus simple est *la richesse spécifique* qui est le nombre d'espèces de plantes hôtes d'un insecte quelle que soit l'intensité de l'interaction entre l'insecte et la plante. L'inconvénient majeur de cet indice est qu'il ne considère pas la rareté de la plante dans la gamme d'hôtes de l'insecte, mais uniquement le fait que la plante soit hôte ou non. Plusieurs indices de diversité ont été proposés pour prendre en compte aussi bien le nombre de plantes hôtes que leur importance dans le régime alimentaire de l'insecte. Les deux indices les plus utilisés sont *l'indice de diversité de Shannon*, H' , et *l'indice de diversité de Simpson*, λ , calculés de la manière suivante :

Indice de Shannon H' :

$$H' = \sum_{j=1}^s -p_{ij} \times \log(p_{ij})$$

Indice de Simpson λ :

$$\lambda = \sum_{j=1}^s p_{ij}^2$$

en posant que s est le nombre total de plantes disponibles et p_{ij} est l'élément résultant de l'interaction entre l'insecte i et la plante j .

Les indices de diversité peuvent être partagés en trois composantes. La diversité locale ou diversité α (D_α) représente la diversité des espèces de plantes consommées par une espèce d'insecte. La diversité entre espèces ou diversité β (D_β), représente le changement dans la composition d'espèces de plantes hôtes entre différentes espèces d'insectes. Enfin, la diversité régionale ou diversité γ (D_γ) représente la diversité de plantes consommées par toutes les espèces d'insectes confondues. Ces composantes de la diversité peuvent se calculer à partir des différents indices écologiques décrits plus haut. *L'indice de Simpson* accorde très peu de poids aux espèces de plantes rares dans le régime alimentaire des insectes, alors que *l'indice de Shannon* accorde de l'importance à chaque plante en fonction de l'intensité de son utilisation par l'insecte sans favoriser de façon disproportionnelle les espèces rares ou communes. Enfin *la richesse spécifique* est complètement insensible aux intensités d'interactions entre les plantes et les insectes (Jost 2006). Pour illustrer l'importance du poids accordé aux espèces rares, prenons l'exemple de deux espèces d'insectes qui ont le même nombre d'espèces de plantes dans leur gamme d'hôtes. Si l'espèce A consomme plus une plante, la diversité α , calculée à partir de l'indice de Shannon, sera plus petite pour l'espèce A que pour l'espèce B et encore plus faible si la diversité est calculée à partir de l'indice de Simpson (Fig. 1).

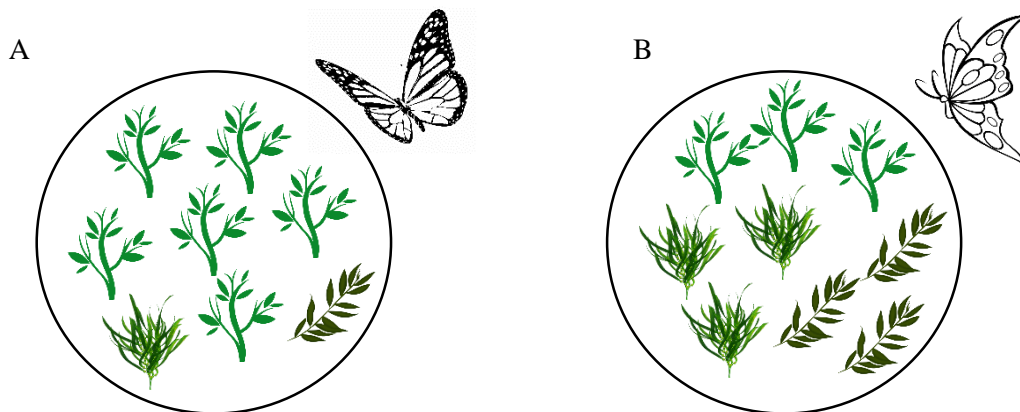


Figure 1. Exemple de diversités différentes. La richesse spécifique des deux espèces de papillons est de trois car ils ont trois espèces de plantes hôtes chacun. En utilisant le nombre équivalent de l'indice de Shannon, l'espèce A aura une diversité de 2.08 et l'espèce B une diversité de 3. En utilisant l'indice de Simpson, l'espèce A aura une diversité alpha de 1.68 et l'espèce B toujours de 3 car l'intensité d'utilisation de la ressource est homogène pour l'espèce B.

Si l'utilisation des indices de diversité alpha (Richesse spécifique, Shannon ou Simpson) permet d'avoir une représentation assez juste de la diversité, l'utilisation des nombres équivalents des indices de diversité, permet d'avoir une représentation exacte de celle-ci (Jost 2006). Jost (2007) décrit les nombres équivalents des diversités alpha comme le nombre d'éléments nécessaires de façon égale pour produire la valeur de l'indice de diversité alpha. Par exemple, si deux communautés (ici espèces d'insectes) distinctes qui ne partagent aucune espèce (ici de plantes hôtes) ont chacune une diversité X

et si ces espèces sont combinées entre elles, elles auront, ensemble, une diversité de $2X$. Cette propriété semi additive, permettant une bonne interprétation des patrons écologiques, n'apparaît pas dans les indices de diversités. Pour bien comprendre ce concept Jost (2007) donne l'exemple suivant: « si un continent avec 30 millions d'espèces réparties de façon égale est touché par la peste qui tue la moitié des espèces, comment les indices de diversité jugeront cette perte ? La richesse spécifique diminue de moitié (30 millions à 15 millions). Cela correspond bien à l'interprétation intuitive que l'on peut avoir en écologie. Cependant, l'indice de Shannon diminue de 17.2 à 16.5 exprimant une diminution de seulement 4% et l'indice de Simpson diminue de 0.99999997 à 0.99999993 exprimant presque aucune perte de diversité. » En convertissant les indices précédents en nombres équivalents suivant les équations ci-dessous, on obtient une diminution de 50% dans les deux cas contrairement à une diminution de 4% pour Shannon et presque pas de diminution pour Simpson.

Nombre équivalent de l'indice de Shannon :

$$D_{ai} = \exp \left(\sum_{j=1}^s -p_{ij} \times \log(p_{ij}) \right)$$

Nombre équivalent de l'indice de Simpson :

$$D_{ai} = 1 / \left(1 - \sum_{j=1}^s p_{ij}^2 \right)$$

4. Résumé

Afin de pouvoir évaluer au mieux le degré de spécialisation d'une espèce d'insecte phytophage, plusieurs étapes sont nécessaires :

1. **Type de données** : il faut choisir le type de données le plus approprié à la question écologique. Si le but est de connaître uniquement un nombre de plantes ou une fréquence d'utilisation, des données binaires (respectivement au niveau de l'espèce ou de l'échantillon) sont suffisantes. Cependant pour avoir l'information la plus complète, l'utilisation de données quantitatives est recommandée.
2. **Transformation des données** : Une fois le type de données choisi, il est important d'effectuer les transformations nécessaires en fonction de la question écologique, notamment si celle-ci est de comparer plusieurs espèces d'insectes ou si les plantes ont des capacités biotiques différentes.
3. **Choix de la mesure** : Il existe une grande diversité de mesures permettant l'évaluation du degré de spécialisation. Les indices de spécialisation permettent de replacer le degré de spécialisation dans un continuum entre 0 et 1 mais sont très dépendants du contexte empêchant la comparaison entre deux études. Les nombres équivalents des diversités alpha ne replacent pas le degré de

spécialisation dans un continuum mais décrivent la gamme d'hôtes tout en tenant compte de la fréquence d'interaction. Si les indices de spécialisation correspondent à un contexte particulier, l'utilisation des nombres équivalents des diversités alpha semble être la façon la plus descriptive et répétable possible de mesurer le degré de spécialisation.

II. La spécialisation : une résultante de la préférence et de la performance

Les patrons de spécialisation observés en milieu naturel dépendent en partie des facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement dans lequel évolue l'insecte. Pour cette raison, la gamme d'hôtes utilisée en milieu naturel est souvent plus restreinte que celle pouvant être utilisée en milieu contrôlé. Pour connaître les interactions possibles entre les insectes et les différentes plantes en milieu contrôlé, la **niche fondamentale** de l'insecte est utilisée. On parle alors de **spécialisation potentielle, mécanique ou fondamentale** (Ferry-Graham *et al.* 2002, Devictor *et al.* 2010, Poisot *et al.* 2012) par opposition à la **spécialisation réalisée** en milieu naturel.

Chez la plupart des insectes, les adultes sont beaucoup plus mobiles que les larves et celles-ci se développent donc sur une plante choisie par les adultes. Lorsqu'une larve se nourrit d'une seule plante, est-ce donc dû au fait qu'elle est incapable de se développer sur d'autres plantes ou est-ce parce que l'adulte peut pondre uniquement sur cette plante ? La spécialisation fondamentale peut donc être scindée en deux catégories (Ferry-Graham *et al.* 2002, Irschick *et al.* 2005) : **la spécialisation physiologique / morphologique** qui est le résultat de contraintes physiologiques et morphologiques jouant un rôle sur l'adaptation de l'insecte sur la plante (**performance**) (Futuyma et Moreno 1988) ; et **la spécialisation comportementale** qui est issue de contraintes comportementales de sélection de l'hôte influant sur le choix de la plante hôte par l'adulte (**préférence**) (Ferry-Graham *et al.* 2002, Forister *et al.* 2012).

A. La préférence des femelles : choix de l'hôte

Les plantes ayant des valeurs nutritionnelles très variables dues à leur grande diversité, le choix des adultes se base sur une évaluation de la qualité nutritive de l'hôte en vue du bon développement de l'insecte. Cette étape de sélection de l'hôte est cruciale dans la vie de l'insecte phytophage car un mauvais choix peut entraîner de graves conséquences sur la valeur sélective de l'insecte (défini par la survie et la reproduction des individus). Comment choisir l'hôte ?

Les insectes phytophages évoluent dans des environnements hétérogènes et dynamiques contraignant la sélection d'un hôte de bonne qualité. Cette sélection se fait en deux étapes majeures : la

recherche ou découverte de l'hôte qui s'exprime par les manœuvres spatiales de l'insecte et prend fin une fois la plante trouvée, et la **phase de contact ou de reconnaissance** qui s'exprime par la décision de pondre ou de se nourrir sur la plante et prend fin une fois que la plante est acceptée ou non (Visser 1988, Schoonhoven *et al.* 2005). Ces deux étapes peuvent être scindées en plusieurs autres et à chacune d'entre elles, l'insecte peut rejeter la plante et donc répéter des étapes jusqu'à sélectionner la bonne plante (Fig. 2).

La recherche / découverte :

- 1) L'insecte n'a pas de contact physique avec la plante et vole (ou marche) de façon aléatoire
- 2) L'insecte perçoit des stimuli visuels ou olfactifs émanant de la plante
- 3) L'insecte répond à ces stimuli de sorte que la distance entre l'insecte et la plante diminue.

Le contact / reconnaissance :

- 1) La plante est trouvée et l'insecte entre en contact physique avec elle soit par le toucher, soit en grim pant ou en atterrissant dessus.
- 2) La surface de la plante est examinée par une palpation de la surface
- 3) La plante est acceptée (en étant consommée ou en pondant des œufs dessus) ou est rejetée par l'insecte (par exemple si celui-ci détecte des dommages effectués par d'autres individus sur la plante).

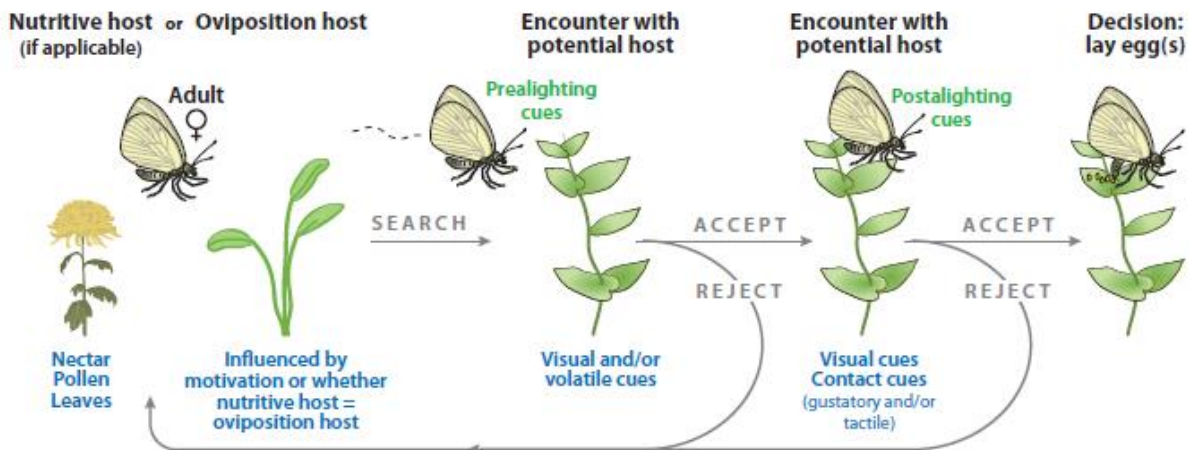


Figure 2. Différentes étapes dans la sélection de l'hôte chez les insectes phytophages par les femelles adultes avec les stimuli associés. D'après Knolhoff et Heckel (2014).

Pour s'orienter vers une plante de bonne qualité, les insectes détectent les nombreux traits émis par la plante qui sont indicatifs de sa qualité. Ces traits peuvent se classer en deux grandes catégories : **les stimuli visuels et les stimuli olfactifs**. Ces deux catégories de stimuli ne sont pas soumises aux mêmes variations et sont donc complémentaires dans la prise de décision globale. Tout d'abord, les

stimuli visuels ne sont pas altérés par les mouvements de l'air et sont relativement constants à différentes distances de la plante contrairement aux stimuli olfactifs (émission de composés chimiques volatils). En effet, sans mouvement d'air, la diffusion des composés volatils se fait de façon diffuse alors qu'avec un mouvement d'air la concentration du stimulus est variable avec une plus forte concentration lorsqu'on se rapproche de la plante (Visser 1986). Les odeurs dégagées par les plantes sont plus variables que les stimuli visuels car même si les deux stimuli peuvent varier en fonction de l'état de la plante (stade de maturité et taux d'attaque par herbivore), les odeurs des plantes peuvent également varier en fonction des conditions abiotiques (température, humidité) (Kessler et Baldwin 2001, Loreto *et al.* 2006)

Les **stimuli visuels** regroupent trois grands aspects : la **qualité spectrale** (intensité de la couleur, longueur d'onde dominante et saturation de la couleur), la **dimension** de la plante et sa **forme** (Prokopy et Owens 1983). Ils permettent de distinguer à longue distance les surfaces végétales de celles qui ne le sont pas et, à courte distance, ils permettent la discrimination entre les différentes parties de la plante (Prokopy et Owens 1983). Les **stimuli olfactifs** d'une plante se caractérisent par l'émission de bouquets olfactifs constitués de **composés organiques volatils** (COVs) émis par la plante aussi appelés kairomones (Bruce *et al.* 2005). Au sein de ces bouquets, le nombre de COVs peut aller de 1 à 100 pour les bouquets floraux (Knudsen et Gershenzon 2006) et jusqu'à plus de 200 pour les fruits (Pino *et al.* 2001) avec des abondances relatives hétérogènes. En effet, les bouquets sont souvent composés de quelques molécules majoritaires et de nombreux composés minoritaires pouvant aussi avoir une grande importance dans l'interaction insecte - plante (Clavijo McCormick *et al.* 2014).

L'utilisation de ces COVs dans la sélection de l'hôte dépend de leur détection par l'insecte. La détection se fait par les neurones récepteurs olfactifs (ORNs) qui sont localisés dans les antennes de l'insecte et qui permettent de détecter de faibles concentrations de molécules. Deux hypothèses ont été émises pour comprendre le rôle des COVs dans la localisation de la plante : i) les bouquets olfactifs des plantes sont très spécifiques et sont composés de COVs uniques à la plante et ii) la spécificité des bouquets olfactifs est due à des ratios spécifiques entre plusieurs molécules communes à de nombreuses plantes (Visser 1986, Bruce *et al.* 2005). Les deux hypothèses sont valides mais les preuves sont plus nombreuses pour appuyer la seconde. En effet, parmi le grand nombre de COVs, seulement une petite partie est détectée par les insectes (Bruce et Pickett 2011) et la majorité des récepteurs des insectes détectent des molécules qui ne sont pas uniques à leurs plantes hôtes. De plus, les tests comportementaux montrent généralement une attraction plus importante de l'insecte lorsqu'il y a un mélange de plusieurs molécules par rapport à une seule molécule spécifique (Fig. 3 ; Bruce *et al.* (2005)).

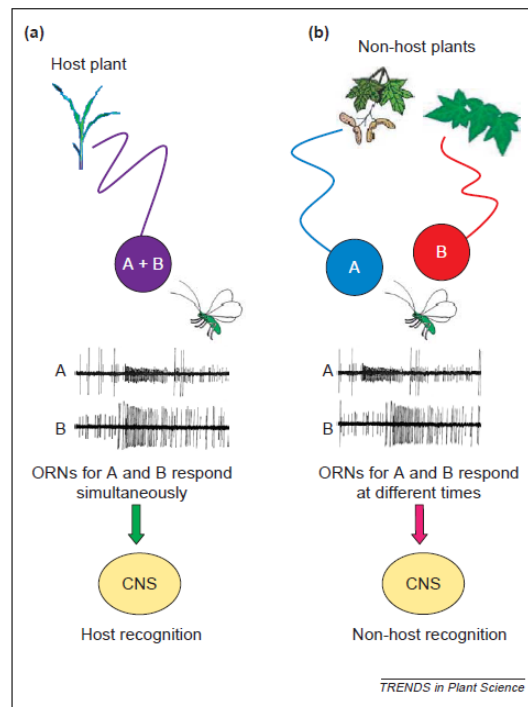


Figure 3. Détection de deux COVs A et B par des neurones olfactifs d'un insecte (ORNs) a) simultanément déclenchant une réponse comportementale ou b) l'un après l'autre ne déclenchant pas de réponse (Bruce *et al.* 2005).

Boîte 1 : Techniques d'identification des composés organiques volatils et de détection par les insectesa) Extraction des COVs

La méthode d'extraction des composés volatils dépend de la question écologique à laquelle on veut répondre et des composés que l'on souhaite extraire.

1- *La question écologique*

L'étude des COVs peut permettre d'identifier des composés particuliers d'une partie ou de la totalité d'une plante pouvant permettre ensuite un test en EAG de cette molécule, nécessitant d'extraire les COVs en milieu contrôlé et dépourvu d'odeurs pour ne pas extraire les odeurs de l'environnement. Cependant, de nombreuses études se fondent sur les paysages chimiques de certains milieux nécessitant d'extraire les composés en milieu naturel. Dans les deux cas, les méthodes d'extraction seront un peu différentes pour des raisons de faisabilité.

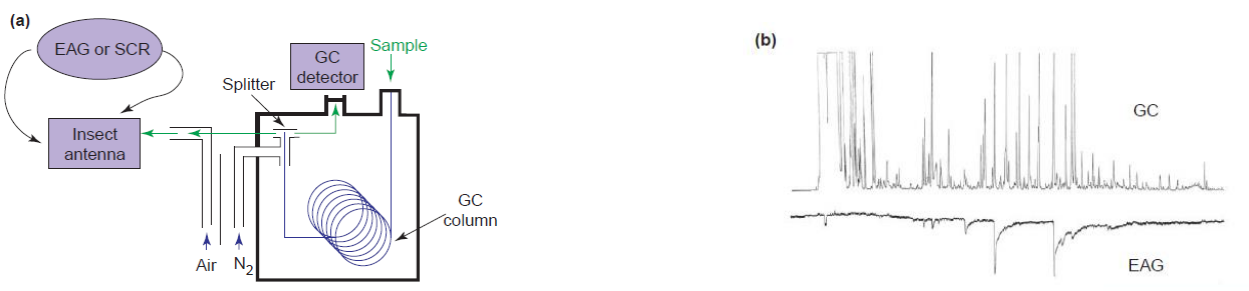
2- *Comment extraire ?*

La première étape dans l'extraction de COVs est l'accumulation de l'odeur afin de concentrer les COVs dans un espace réduit appelé **l'espace de tête** (*head space* en anglais) obtenu en confinant la plante ou une partie de la plante. L'espace de tête peut se créer en plaçant la plante sous une cloche de verre, permettant le contrôle du volume d'air présent dans l'espace de tête et faciliter la quantification de molécules présentes. Cette méthode est optimale pour des extractions en milieu contrôlé car le verre est non odorant et facilement lavable. Cependant, pour des extractions en milieu naturel, la plante sera plutôt confinée dans des sacs en matériaux non odorants tel que le teflon ou le nalophan. Ces sacs ne permettent pas le contrôle du volume de l'espace de tête mais sont plus transportables et faciles à manier en milieu naturel. Les molécules confinées dans l'espace de tête peuvent ensuite être amenées au piège à odeur de manière **statique ou dynamique**. La méthode dynamique consiste à inclure un flux d'air dans l'espace de tête. Cette méthode permet d'éviter la saturation des molécules dans l'espace de tête et la détection unique des composés majoritaires. La dernière étape dans l'extraction de COVs est le choix du type de piège à odeur utilisé appelé aussi **adsorbant**. Ces pièges captent les COVs confinés dans l'espace de tête soit en les collant à une fibre (ex : micro extraction en phase solide, SPME) soit en les collant à un polymère poreux (ex : Tenax, Charbon actif, Proparak Q...) (Tholl *et al.* 2006).

b) Identification et détection des COVs par les insectes

La méthode standard d'identification des COVs est l'utilisation d'un chromatographe en phase gazeuse (**GC**) couplé à un spectromètre de masse (**MS**). Le chromatographe en phase gazeuse permet de séparer les composés du bouquet olfactif en fonction de leur poids moléculaire et le spectromètre de masse permet d'identifier et de quantifier les composés chimiques présents dans un bouquet en fonction de leur rapport de masse sur charge (Fig. a).

Pour discriminer les composés volatils qui engendrent une réponse physiologique chez l'insecte, le chromatographe en phase gazeuse (**GC**) peut être couplé à un électro-antennographe. Cette méthode consiste à séparer l'échantillon du bouquet olfactif en deux. La première partie est analysée par le GC qui sépare les composés entre eux et la deuxième partie est envoyée sur une antenne de l'insecte après avoir placé des électrodes sur celle-ci, permettant de connaître simultanément quelle molécule engendre une réponse physiologique chez l'insecte (Fig. a) (Bruce *et al.* 2005). Cette méthode permet d'avoir les réponses physiologiques de l'insecte simultanément à la séparation des molécules effectuée par le GC (Fig. b).



B. La performance des larves

La performance des larves est définie par leur capacité à se développer et à survivre sur une plante hôte (Thompson 1988). Cette performance est caractérisée par l'adaptation morphologique et physiologique de la larve face à la qualité de l'hôte, de sorte que ces adaptations procurent un avantage pour interagir avec les hôtes présents localement, on parle alors **d'adaptation locale** (Kawecki et Ebert 2004). Les qualités de l'hôte étant variables, les performances des larves peuvent être plus ou moins bonnes en fonction de la plante sur laquelle elles se développent (Voir *N.B**). L'adaptation locale permet à chaque génotype d'avoir, en moyenne, une valeur sélective relative supérieure sur leurs plantes hôtes que d'autres génotypes sur la même plante. Cette adaptation locale peut donc être estimée en mesurant la valeur sélective d'un génotype sur deux ressources différentes (Kawecki et Ebert 2004).

Il est cependant important de bien faire la distinction entre l'adaptation locale à une ressource et le degré de spécialisation sur cette même ressource. Un génotype peut être adapté à une ressource sans y être spécialisé c'est-à-dire avoir une valeur sélective qui permet la survie du génotype mais qui soit inférieure à la valeur que pourrait avoir le génotype sur une autre ressource. Par exemple, deux génotypes différents, G1 et G2, interagissant avec deux ressources différentes R1 et R2. Le génotype G1 peut être **mieux adapté** que G2 à la ressource R2 car sa valeur sélective est supérieure à celle de G2. Cependant **il est spécialiste** de la ressource R1 car sa valeur sélective sur R1 est supérieure que sur R2 (Fig. 4).

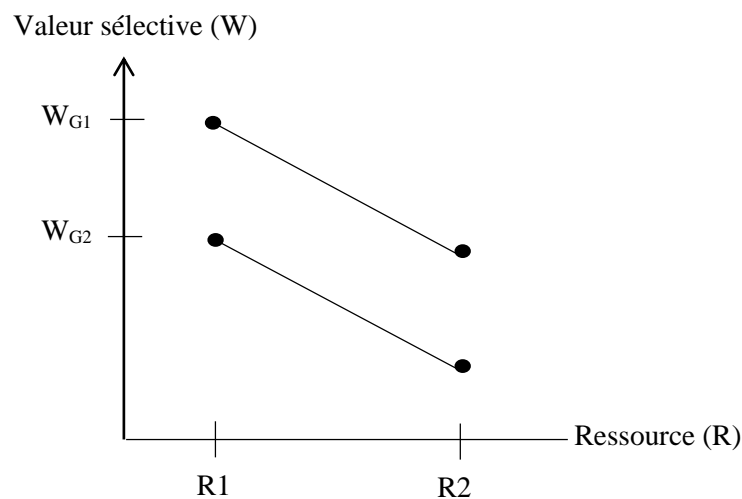


Figure 4. Adaptation locale de deux génotypes G1 et G2 sur deux ressources R1 et R2.

L'adaptation locale est donc bien distincte de la spécialisation mais elles peuvent être complémentaires donnant quatre scénarios possibles (Fig. 5) (Sicard *et al.* 2007). Tout d'abord, lorsqu'il n'y a pas d'effet de l'adaptation locale, les insectes peuvent être généralistes et avoir une valeur sélective constante en fonction des plantes utilisées (Fig. 5A). Lorsque l'insecte est spécialisé, sa valeur sélective reste constante parmi ses plantes hôtes et diminue fortement sur les plantes non hôtes (Fig. 5B). Ensuite,

*N.B : On considère la performance des larves comme un proxy de la valeur sélective. En effet, il a été montré qu'une bonne performance entraînait une bonne reproduction (García-Barros 2000).

lorsqu'il y a un effet de l'adaptation locale en complément de la spécialisation, les insectes généralistes ont une valeur sélective qui diminue progressivement sur leurs plantes hôtes locales avec une meilleure valeur sélective pour la plante pour laquelle l'insecte est le mieux adapté. Lorsque le généraliste n'interagit plus avec des plantes locales, sa valeur sélective reprend une valeur intermédiaire due à son degré de spécialisation (Fig. 5C). Lorsque l'insecte est spécialiste et adapté localement, la valeur sélective diminue progressivement au sein de sa gamme d'hôte avec une plus forte valeur pour la plante sur laquelle l'insecte est adapté et une valeur très faible pour les plantes non hôtes (Fig. 5D).

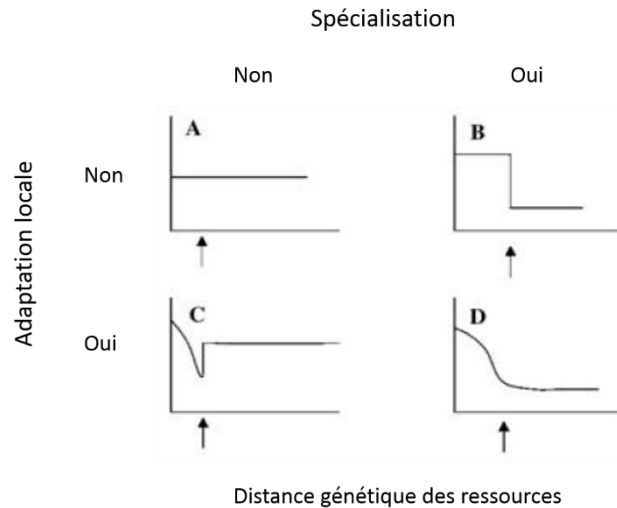


Figure 5. Adaptation locale d'insectes en fonction de leur spécialisation effectuée sur des plantes proches génétiquement. La flèche détermine la barrière entre les variétés d'une plante hôte (plantes hôtes locales) et des plantes d'espèces différentes. D'après Sicard *et al.* (2007).

Une forte adaptation locale à une plante engendre des coûts en termes de temps et d'énergie qui entraînent une faible adaptation aux autres plantes. Un compromis se met donc en place entre utiliser peu de ressources de façon optimale ou utiliser plus de ressources mais moins efficacement. Il existe plusieurs mécanismes génétiques responsables de ces compromis tels que la pléiotropie antagoniste (Kassen 2002) ou l'accumulation de mutations délétères (Kawecki 1994). Trois sortes de compromis existent :

1. *Jack of all trades – master of none:*

Ce compromis entraîne une stratégie adaptative où les individus ont des performances uniformes sur toutes les ressources. L'avantage de cette stratégie est que l'insecte peut se nourrir de beaucoup de ressources différentes. Cependant, le coût de l'adaptation se fait ressentir par le fait que la valeur sélective des individus est certes uniforme, mais jamais optimale. L'insecte est donc présent sur toutes les ressources mais n'en est jamais le maître (« *Jack of all trades – master of none* »). Cette stratégie est favorisée dans les environnements variables et imprévisibles permettant de changer de ressource

facilement. Elle favorise une large gamme d'hôtes et donc un degré de spécialisation de type « généraliste » (Scheiner *et al.* 2016) (Fig. 6). Cette stratégie peut être aussi étudiée d'un point de vue de la plasticité phénotypique. La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en fonction de l'environnement dans lequel il se trouve (Agrawal 2001, Mooney et Agrawal 2008). La stratégie de *Jack of all trades – master of none* peut donc être aussi associée à un caractère plastique. En effet, un génotype avec une forte plasticité phénotypique présente des différences phénotypiques en fonction de l'environnement dans lequel il se trouve (Fig. 7) afin de garder **une valeur sélective constante** face à un changement d'environnement (Fig. 6) et de devenir *Jack of trades – master of none* (Egas 2005, Drown *et al.* 2011).

2. *Master of some* :

Ce compromis entraîne une stratégie adaptative où les individus ont une performance optimale sur une partie restreinte des ressources disponibles. L'avantage de cette stratégie est que l'adaptation est optimale et permet d'exploiter au mieux la ressource. Cette adaptation est cependant coûteuse et entraîne une absence ou une faible performance sur le reste de la gamme possible des ressources. Cette stratégie d'adaptation va favoriser une gamme d'hôtes restreinte de type « spécialiste » (Drown *et al.* 2011) (Fig.6). D'un point de vue de plasticité phénotypique, cette stratégie va se rapporter à des génotypes peu plastiques, ne modifiant pas leurs traits phénotypiques en fonction de l'environnement, ce qui permettra d'avoir une bonne valeur sélective uniquement sur les plantes pour lesquelles les traits phénotypiques seront bons (Fig. 7).

3. *Jack of all trades - master of all*:

Les deux stratégies décrites plus haut font qu'un spécialiste d'une ressource donnée surpasse toujours un généraliste avec lequel il partage la ressource. Les coûts engendrés par la première stratégie (*Jack of all trades-master of none*) peuvent se mesurer en comparant la valeur sélective de la première stratégie à la deuxième qui est optimalement adaptée à cette ressource. Sachant ces conditions, il ne devrait pas exister de génotype ayant une valeur sélective supérieure sur toutes les ressources car le coût d'une adaptation augmentant la valeur sélective sur une ressource entraîne la perte de valeur sélective dans une autre. Cependant, des études empiriques montrent des cas où les généralistes ont une valeur sélective supérieure ou égale aux spécialistes (Magalhães *et al.* 2009, Barkae *et al.* 2012) (Fig. 6). Les mécanismes génétiques permettant d'aboutir à des généralistes « sans - coût » ou des spécialistes sont la pléiotropie (antagoniste ou de magnitude) et l'épistasie. L'apparition d'une stratégie spécialiste ou généraliste « sans - coût » va dépendre de l'ordre dans lesquelles les mutations vont apparaître ainsi que les environnements auxquels les populations seront soumises (Remold 2012).

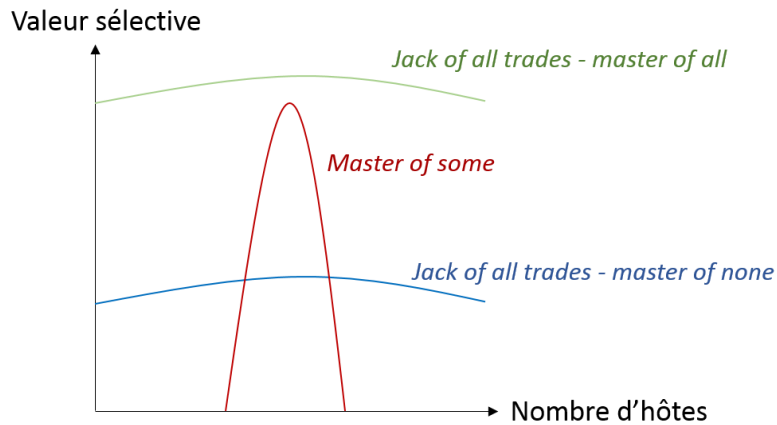


Figure 6. Stratégies d'adaptation locale issues des différents compromis possibles : *Jack of all trades – master of none* (en bleu) favorisant les larges gammes d'hôtes, *Master of some* (en rouge) favorisant les gammes d'hôtes restreintes et enfin *Jack of all trades – master of all* (en vert) favorisant les larges gammes d'hôtes.

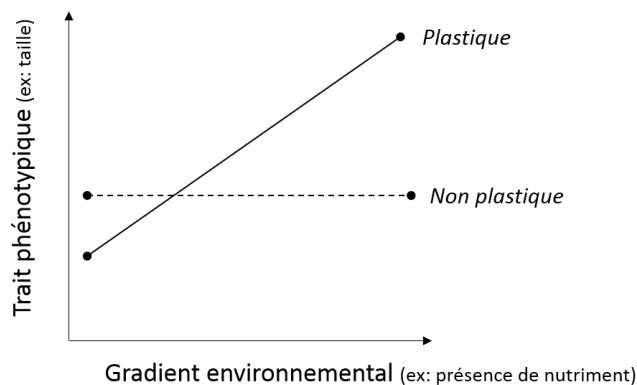


Figure 7. Valeur d'un trait phénotypique en fonction d'un gradient environnemental pour un génotype plastique et un autre non plastique.

C. Une évolution conjointe entre la préférence des adultes et la performance des larves ?

Chez la plupart des insectes, les larves sont beaucoup moins mobiles que les adultes et le succès du développement de la larve dépend de la plante choisie par l'adulte. Les plantes ayant des qualités nutritives variables pour le développement de la larve, la sélection aura tendance à maximiser la valeur sélective par une corrélation positive entre la préférence des femelles et la performance des larves (Jaenike 1978). Cette corrélation, appelée « *mother knows best hypothesis* », se traduit par le fait que les

adultes choisiront les plantes sur lesquelles les larves se développeront le mieux (Gripenberg *et al.* 2010). Cette corrélation entre la préférence des femelles et la performance des larves a été appuyée par de nombreuses études empiriques (Craig *et al.* 1989, Keeler et Chew 2008, García-Robledo et Horvitz 2012b). Cependant, d'autres études vont à l'encontre de cette règle, ne montrant pas de corrélation entre les préférences et les performances (Valladares et Lawton 1991, Jallow et Zalucki 2003).

Plusieurs hypothèses ont été évoquées pour expliquer l'absence de corrélation entre la préférence des adultes et la performance des larves (Craig et Itami 2008, Gripenberg *et al.* 2010). Ces hypothèses se basent sur la présence de différentes contraintes limitant cette corrélation :

1. Des facteurs intrinsèques à l'insecte

Premièrement, le comportement des larves peut être à l'origine d'une faible corrélation entre la préférence et la performance. Dans le cas moins fréquent où la larve est très mobile, celle-ci peut effectuer elle-même le choix de la plante sur laquelle elle va se développer. L'adulte ne sera donc pas contraint par le choix de l'hôte puisque la larve pourra discriminer elle-même la plante nécessaire à son développement (Chew 1977). Ce comportement a aussi été montré chez des larves moins mobiles, notamment les chenilles de papillons où, face à un choix, les larves étaient capables de discriminer la plante hôte de meilleure qualité contrairement aux adultes ne faisant pas de différence (Soler *et al.* 2012).

Deuxièmement, le comportement des femelles adultes peut être à l'origine d'une faible corrélation entre la préférence et la performance. En effet, les femelles adultes peuvent avoir une stratégie favorisant leur propre survie plutôt que celle de leurs descendants. Dans ces cas-là, elles sont amenées à choisir les plantes sur lesquelles ces femelles se nourrissent au dépend des plantes utilisées par leur larves (Scheirs *et al.* 2000, Mayhew 2001). Cette stratégie leur permet de vivre plus longtemps afin de produire un nombre de descendants plus élevé.

Enfin, un facteur ayant été suggéré comme pouvant limiter la relation entre la préférence et la performance est le degré de spécialisation des insectes (Craig et Itami 2008). Dans une méta-analyse Gripenberg *et al.* (2010) ont montré que les insectes spécialistes ont tendance à présenter une plus forte corrélation entre la préférence et la performance que les généralistes. Cela serait dû au fait qu'ils sont mieux adaptés sur une faible gamme d'hôtes et que les adultes ont donc plus intérêt à effectuer un choix favorable pour les larves : en effet, avec un mauvais choix, les conséquences sur la valeur sélective seraient plus brutales (Gripenberg *et al.* 2010). Cette théorie a été vérifiée par certaines études empiriques (Janz et Nylin 1997, Liu *et al.* 2012) mais rejetée par d'autres (Friberg *et al.* 2015, Kelly et Bowers 2016).

2. *Des facteurs extrinsèques à l'insecte*

De nombreux facteurs de l'environnement dans lequel l'insecte évolue peuvent influencer la relation entre la préférence et la performance (voir partie 3). Tout d'abord, la disponibilité des plantes hôtes, caractérisée par l'abondance des plantes dans l'environnement ainsi que par leur disponibilité dans le temps, est un facteur pouvant influencer fortement la relation préférence-performance. En effet, lorsqu'une plante n'est disponible que durant une courte période, cela va contraindre la capacité de la femelle à évaluer la qualité de la plante et empêcher la relation entre la préférence et la performance (Cronin *et al.* 2001). D'autre part, une faible abondance des plantes de bonne qualité renforcera la relation entre la préférence et la performance car si les plantes de bonne qualité sont peu abondantes, la probabilité de pondre dessus de façon aléatoire sera faible et donc nécessite un choix des femelles pour assurer un bon développement des larves (Craig et Itami 2008).

La présence de compétiteurs et d'ennemis naturels aura tendance à affaiblir la relation entre la préférence et la performance. En effet, si la plante de meilleure qualité pour la larve comprend une probabilité forte de rencontrer des ennemis naturels ou des compétiteurs, le choix d'une plante de qualité moyenne mais « libre » de compétiteurs et d'ennemis naturels sera favorisé (Craig et Itami 2008).

Enfin, le manque d'histoire évolutive entre l'insecte et la plante hôte peut affaiblir la relation entre la préférence et la performance. Notamment, dans le cas des invasions biologiques, si un insecte envahit un nouvel environnement avec des espèces de plantes différentes de son environnement d'origine, la femelle pourrait être attirée par des plantes pour lesquelles les larves n'ont pas acquis les adaptations pour se développer de façon optimale et donc des plantes de mauvaise qualité pour les larves. Lorsqu'un insecte rencontre une nouvelle plante qui n'est pas optimale pour la survie larvaire, la sélection naturelle peut prendre du temps pour augmenter la capacité de la larve à survivre dessus (Thompson 1988).

D. Différences entre généralistes et spécialistes

Les différentes tailles de gamme d'hôtes entraînent différentes stratégies de préférence ainsi que de performance procurant aux insectes des avantages pour maximiser leur valeur sélective.

1. *Caractéristiques d'une gamme d'hôtes restreinte :*

Les espèces spécialistes sont considérées comme plus adaptées à leur plante hôte. Cela implique qu'elles effectuent une recherche plus ciblée et plus efficace de leur hôte. La recherche est **ciblée** directement vers leur hôte de sorte à le localiser **plus rapidement** (Bernays 1998). Cela peut se faire par la détection de composés volatils ou d'un ratio de composés spécifiques à l'hôte permettant un contraste important entre signal et bruit, et engendrant une réaction rapide de l'insecte (Jaenike 1990, Bernays

2001). La recherche ciblée de la plante hôte est possible car la gamme d'hôtes restreinte de l'insecte diminue la quantité d'informations à intégrer. De plus, cette faible quantité d'informations permet aux espèces dites spécialistes d'être plus sensibles aux variations de qualité de leurs plantes hôtes pour ainsi mieux discriminer les différences intraspécifiques de qualité de la plante (West et Cunningham 2002). Pour toutes ces raisons, les insectes ayant une gamme d'hôtes restreinte effectuent une recherche **efficace** de leur hôte.

L'adaptation se fait aussi au niveau des performances sur la plante. Les spécialistes sont considérés comme physiologiquement adaptés de façon optimale à leurs hôtes. Cependant, cette adaptation optimale engendre des coûts importants qui empêchent une bonne adaptation à un grand nombre de plantes. Cela implique une stratégie d'adaptation de type « *Master of Some* » se caractérisant par une meilleure adaptation qu'un généraliste mais sur une gamme d'hôtes plus restreinte. Cette adaptation peut notamment être due à la faculté de détoxifier les défenses chimiques présentes dans l'hôte, ce qui permet un contournement des défenses plante et entraîne une bonne survie de l'insecte (Agrawal *et al.* 2012).

2. *Caractéristiques d'une large gamme d'hôtes :*

Les espèces généralistes sont considérées comme ayant l'avantage de pouvoir réagir à une grande variabilité et imprévisibilité des plantes hôtes en ayant la capacité de s'adapter à différents types de plantes. Cela implique une **localisation plus générale** des plantes grâce notamment à une détection de composés communs à un grand nombre de plantes ou alors à une faible capacité à détecter les composés spécifiques (Jaenike 1990, Bernays 2001). De plus, les généralistes sont souvent associés à une grande fécondité, ce qui leur permet de pondre sur beaucoup de plantes avec des qualités variables et donc d'assurer une survie des larves, même si celle-ci n'est pas optimale (Jaenike 1990). Cependant, l'interaction avec une grande gamme d'hôtes implique une grande quantité d'informations à intégrer pour évaluer la qualité de l'hôte, donc un temps plus long pour la prise de décision et une potentielle augmentation des erreurs (Bernays 2001). En acceptant plus de plantes, les insectes ont plus d'alternatives pour pondre, mais augmentent aussi leur probabilité de pondre sur des plantes de moins bonne qualité impliquant une faible valeur sélective (Mayhew 1997).

III. Facteurs influençant le degré de spécialisation *in natura*

Afin de déterminer le degré de spécialisation d'un insecte, les études évaluent la largeur de niche (ou la taille de la gamme d'hôtes) dans un environnement donné à un moment donné. Cette spécialisation se base sur la **niche réalisée** de l'insecte et dépend de l'environnement dans lequel l'insecte évolue. En

effet, la largeur de la gamme d'hôtes d'un insecte dépend de l'interactions avec les plantes présentes dans l'environnement (elle-même modulée par la phylogénie et la disponibilité des hôtes), des conditions abiotiques ainsi que l'interactions avec les autres espèces d'insectes de l'environnement (interactions interspécifiques) (Cates 1981, Singer 2008). On parle de **spécialisation écologique** ou de **spécialisation réalisée** (Devictor *et al.* 2010, Poisot *et al.* 2011a, Van Oosten *et al.* 2016). Cette spécialisation écologique est très dépendante du contexte dans lequel elle est étudiée et de nombreux facteurs de l'environnement la modulent.

A. Phylogénie de l'hôte

Les traits des plantes peuvent être plus ou moins contraints par la phylogénie entraînant des traits plus similaires pour des plantes génétiquement proches. Cette similarité entre plantes proches est appelée le conservatisme phylogénétique des traits des plantes. Ackerly (2009) décrit trois approches différentes pour appréhender ce conservatisme phylogénétique. La première approche est l'utilisation du **signal phylogénétique** qui peut être défini comme la tendance qu'ont des espèces de plantes proches à se ressembler plus entre elles qu'à des espèces tirées aléatoirement dans l'arbre phylogénétique. La deuxième approche est la comparaison de **modèles évolutifs** (« *model-fitting method* ») dans le but de trouver celui qui explique le mieux la distribution de traits observée dans la phylogénie. Enfin, la troisième approche est l'estimation des **taux d'évolution phénotypique** définis comme les taux de changements évolutifs dans des lignées ou des populations, ou définis par le taux de divergence phénotypique parmi des plantes proches.

Plusieurs types de traits peuvent être conservés dans la phylogénie des plantes. Par exemple, le **phénotype des plantes** tel que la taille, les feuilles ou les graines de certaines plantes a été montré comme étant conservé phylogénétiquement (Ackerly 2009, Norden *et al.* 2009). La **phénologie des plantes** semble aussi être soumise à des contraintes phylogénétiques, malgré sa dépendance à l'environnement de la plante. En effet, de grandes variations phénologiques chez des espèces partageant le même environnement peuvent indiquer une contrainte phylogénétique des réponses phénologiques de sorte que les espèces de plantes génétiquement proches aient une tendance à fleurir et à avoir leurs premières feuilles en même temps (Davies *et al.* 2013). Enfin, un dernier aspect des plantes pouvant montrer un conservatisme phylogénétique est la production de **molécules chimiques** par les plantes. Ce sont particulièrement les molécules toxiques responsables des défenses chimiques des plantes qui ont été montrés comme plus similaires au sein des plantes proches (Rasman et Agrawal 2011).

Ehrlich et Raven (1964) ont été parmi les premiers à évoquer ces contraintes phylogénétiques exprimant le fait que le choix exercé par les insectes pourrait refléter des similarités entre les plantes choisies. Dans beaucoup d'études portant sur la spécialisation d'hôte, cette notion de conservatisme phylogénétique est implicite dans la définition des degrés de spécialisation. On parle souvent d'insectes

spécialistes qui se nourrissent de plusieurs espèces de plantes **appartenant à une seule famille de plante** ou **phylogénétiquement proches** (Cates 1980). Winkler et Mitter (2008) ont appuyé cette idée en montrant que le conservatisme des plantes hôtes se révélait particulièrement important chez les insectes oligophages.

L'interaction entre les plantes et les insectes est souvent contrainte par la phylogénie des plantes, notamment dans la structure des réseaux plante-insecte (réseaux bipartites). En effet, l'hypothèse principale émise dans l'étude du conservatisme phylogénétique au sein des réseaux trophiques, postule que des espèces d'insectes proches se nourrissent d'espèces de plantes également proches (Cattin *et al.* 2004). Cela a été testé en comparant la phylogénie des insectes avec celle de leurs plantes hôtes avec une forte asymétrie souvent mise en avant en faveur des plantes c'est à dire, un conservatisme phylogénétique plus fort au sein des ressources (plantes) qu'au sein des consommateurs (insectes) (Bersier *et al.* 2002, Rohr et Bascompte 2014, Fontaine et Thébaud 2015). En effet, si les insectes ont tendance à attaquer des plantes proches, une coévolution entre les insectes phytophages et leurs plantes est peu envisageable car les plantes ont peu d'avantages à s'adapter aux insectes qui les consomment (Kergoat *et al.* 2005, Peralta *et al.* 2015). De plus, ce conservatisme phylogénétique est plus marqué dans les réseaux **antagonistes** herbivores – plantes que dans les réseaux **mutualistes** pollinisateurs – plantes (Fontaine et Thébaud 2015). Un fort conservatisme phylogénétique chez les plantes dans les interactions plantes-herbivores suggère que l'histoire évolutive des plantes est le facteur majeur façonnant la structure de ces réseaux. En effet, une espèce d'insecte a tendance à se nourrir de plantes proches alors qu'une espèce de plante peut être consommée par des insectes moins liés phylogénétiquement. Des exemples empiriques appuient cette hypothèse, notamment chez les lépidoptères qui sont connus pour présenter un fort conservatisme phylogénétique dans l'utilisation des plantes hôtes (Janz et Nylin 1998, Weiblen *et al.* 2006) même si ce conservatisme est également présent pour d'autres modèles biologiques tels que les coléoptères (Kergoat *et al.* 2005). La phylogénie des plantes est, dans ce contexte, un proxy de la similarité des traits. Le conservatisme phylogénétique des plantes n'explique pas toujours les interactions entre les insectes phytophages et leurs plantes hôtes. Par exemple, dans une étude sur le rôle de la phylogénie et des traits fonctionnels sur l'abondance d'herbivores dans une forêt humide, il a été suggéré que la taille des plantes expliquait mieux l'abondance des herbivores que le signal phylogénétique (Whitfeld *et al.* 2012).

B. Disponibilité de l'hôte

La disponibilité de l'hôte va influencer les causes ultimes du choix de l'hôte c'est-à-dire la principale réponse à la question : Pourquoi choisir de pondre sur cette plante plutôt que sur une autre ? De nombreux modèles théoriques sont partis de l'observation suivante : les insectes généralistes montrent souvent une hiérarchie dans la préférence de leurs plantes hôtes et la plante préférée n'est pas

toujours la plante de meilleure qualité pour le développement des larves. De cette observation a découlé une question majeure : Si une femelle rencontre un hôte potentiel pour la larve, devrait-elle pondre dessus ou continuer à chercher une autre plante de meilleure qualité ? La sélection naturelle favorisera le choix qui maximisera le nombre de descendants face à l'incertitude de trouver une autre plante, tout en minimisant les coûts d'énergie (Levins et MacArthur 1969, Jaenike 1978). Quels sont donc les facteurs influençant la probabilité de choisir une plante ?

Le premier facteur majeur est la qualité de la plante hôte caractérisée par les nutriments, la teneur en eau et la quantité de composés toxiques qu'elle contient (Jaenike 1978). De plus, **la distribution de la qualité** au sein du paysage de plantes va aussi déterminer le choix de la plante (Fig. 8 A). En effet, si les plantes ont une qualité distribuée de façon homogène dans le paysage, la probabilité de choisir une bonne plante sera plus importante qu'avec une grande hétérogénéité. Si le nombre de plantes de bonne qualité est faible, le choix d'hôtes de qualité inférieure sera plus courant (Mayhew 1997).

Dans le cas d'une hétérogénéité de la qualité des plantes dans le paysage, l'adaptation pourra se faire au travers de la fécondité (appelée *egg limitation* par West et Cunningham (2002) ou *risk spreading* par Jaenike (1990)). Avec une forte fécondité, l'insecte pourra maximiser sa valeur sélective en pondant beaucoup sur toutes les plantes et la survie de l'insecte sera proportionnelle à la qualité de la plante. Cela se rapporte à la notion de *bet hedging* qui explique qu'en présence d'une forte variabilité des plantes, le fait de répandre ses œufs sur toutes les plantes permet d'assurer un minimum de descendants (Hopper 1999). Dans ce cas, les insectes utiliseront les ressources proportionnellement à leur distribution dans le paysage suivant donc le modèle de *Distribution Idéale Libre (Ideal Free Distribution* en anglais) (Křivan *et al.* 2008, Boulinier *et al.* 2010). Les modèles de distribution idéale libre font l'hypothèse que les individus sont des compétiteurs égaux et ont une connaissance parfaite de la qualité de tous les hôtes, qui ne change pas dans le temps (idéale), et qu'ils peuvent se déplacer sans coûts (libre) d'une plante à une autre afin d'optimiser les qualités de chaque plante. Ces modèles prédisent que les individus vont se distribuer sur les plantes proportionnellement à la qualité des hôtes. Cependant dans le cas où l'insecte a une faible fécondité, un mauvais choix de plante engendrera des conséquences beaucoup plus graves induisant des compromis de choix de plante hôte beaucoup plus forts. Une corrélation entre la fécondité et la capacité de choix a montré que les insectes qui effectuaient un choix plus drastique avaient une fécondité plus faible (Jaumann et Snell-Rood 2017).

Le deuxième facteur majeur influençant le choix est la **distribution de l'hôte** dans le paysage. La distribution de l'hôte est à ne pas confondre avec la distribution de sa qualité précédemment expliquée (Fig. 8). Les hôtes potentiels peuvent être distribués de façon hétérogène dans l'environnement mais avec une qualité homogène (Fig. 8A), ou distribués de façon homogène dans l'environnement mais avec des qualités hétérogènes. Ces deux facteurs influencent fortement la probabilité de trouver l'hôte et de le choisir (Jaenike 1990, Craig et Itami 2008).

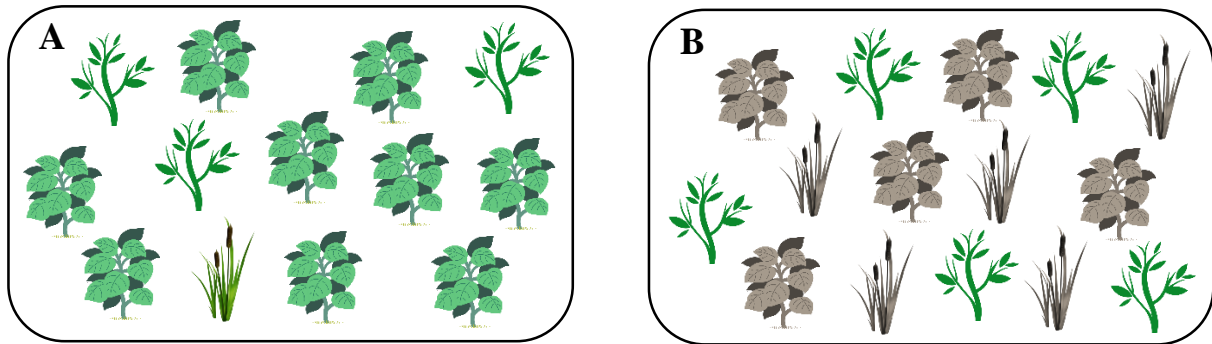


Figure 8. Deux scénarios différents montrant la différence entre la distribution de l'hôte et celle de la qualité. La couleur verte est synonyme de bonne qualité et la couleur grisée est synonyme de mauvaise qualité. A. Trois plantes ayant une fréquence hétérogène dans le paysage avec une plante fréquente et les deux autres plus rares mais ayant une qualité nutritive égale, réparties donc de façon homogène. B. Trois plantes avec la même fréquence, réparties donc de façon homogène, mais ayant des qualités nutritives différentes avec une plante de meilleure qualité. Ici la qualité est répartie de façon hétérogène.

La distribution de l'hôte peut influencer différemment les comportements de choix :

- L'hôte peut être fréquent dans l'environnement et donc facile à trouver. Cependant, en concentrant sa recherche et sa ponte uniquement sur un hôte fréquent, cela augmente la probabilité de trouver cet hôte en particulier et diminue l'exploration d'autres hôtes éventuellement de meilleure qualité (West et Cunningham 2002).
- L'hôte peut être rare dans l'environnement et donc difficile à trouver (« *host limitation* » par West et Cunningham (2002)). Dans ce cas, l'insecte peut intégrer des hôtes de qualité moyenne mais plus fréquents dans le paysage. En faisant cela, la perte de valeur sélective engendrée par l'interaction avec un hôte de moins bonne qualité équivaut à la perte de valeur sélective due au temps perdu à chercher un hôte de bonne qualité (principe de *lost opportunity*). L'insecte peut aussi attendre de trouver le bon hôte rare. L'acceptation d'hôtes de moindre qualité va dépendre du temps qu'a l'insecte avant la fin de sa vie (âge) ou avant la prochaine ponte. Mayhew (1997) explique dans le modèle « *time-limited dispersers* » que plus le temps passe, plus il est risqué de quitter un mauvais hôte sans pondre d'œufs parce que la probabilité de ne pas trouver de plante avant la prochaine ponte augmente avec le temps. Plus le temps passe, plus l'insecte acceptera un hôte de mauvaise qualité. Moins l'insecte aura le temps de chercher et moins la relation entre la préférence et la performance sera forte (Craig et Itami 2008).

EN RESUME : A la question : pourquoi choisir cet hôte ? La réponse est : Le choix de l'hôte (C) peut dépendre de la qualité de l'hôte (Q) pondérée par la probabilité de trouver cet hôte (I/A) avec A l'abondance de l'hôte.

$$C = Q \times \frac{1}{A}$$

C. Interactions interspécifiques

1. Ennemis naturels

Les ennemis naturels des insectes phytophages peuvent être de nature diverse tels que des prédateurs qui tuent les insectes, des parasitoïdes qui pondent dans les œufs, les larves ou les pupes des insectes ou encore des champignons entomopathogènes qui parasitent les insectes et entraînent leur mort. Les ennemis naturels présents dans l'habitat des insectes détériorent la valeur sélective de ceux-ci soit par la voie d'autres insectes déjà infectés (champignons entomopathogènes) soit par leur présence autour des plantes attaquées par les insectes (prédateurs et parasitoïdes). Dans ce dernier cas, les ennemis naturels peuvent être attirés par les composés volatils émis par les plantes hôtes des insectes phytophages, ce qui leur permet de localiser leur proie facilement (De Moraes *et al.* 1998).

La présence d'ennemis naturels généralistes (pouvant attaquer une large gamme d'insectes) favorise tout d'abord chez l'insecte une forte capacité à changer d'hôte, car si, de nombreux prédateurs se trouvent sur une certaine plante hôte, il aura intérêt à pouvoir changer facilement d'hôte afin d'échapper à ses ennemis. Une fois l'insecte présent sur une plante libre de tout ennemi, il aura tendance à se spécialiser sur cette plante (Bernays et Chapman 1994). Singer (2008) explique que la présence d'ennemis naturels favorise la spécialisation même si la plante ne possède pas une qualité optimale pour le développement de la larve car les insectes auront intérêt à se spécialiser sur des plantes libres de tout ennemi. Cela va induire un compromis entre la qualité de l'hôte et la présence d'ennemis naturels (Singer *et al.* 2004). En effet, une plante de très bonne qualité peut avoir de nombreux ennemis naturels alors qu'une plante de qualité moyenne peut fournir un refuge face aux ennemis naturels (Denno *et al.* 1990, Björkman *et al.* 1997).

2. Compétiteurs

La compétition entre espèces, due au partage d'une même ressource, limite la coexistence de celles-ci et diminue leur valeur sélective. En partageant la ressource, les larves auront une quantité de ressource moins importante, ce qui peut diminuer leur survie. De plus, des comportements agressifs des adultes défendant la ressource peuvent empêcher les adultes d'autres espèces de pondre. Par exemple, chez des coléoptères, en présence de compétiteurs, la performance des larves diminue avec un développement plus lent et les adultes préfèrent les plantes sans compétiteurs (Wise et Weinberg 2002).

Pour qu'un insecte investisse dans la compétition et soit considéré comme « bon compétiteur » cela va dépendre de plusieurs aspects (Reitz et Trumble 2002). Par exemple, si un insecte a une faible **capacité de dispersion**, il aura des difficultés à trouver refuge dans d'autres plantes et aura donc intérêt à s'investir dans la compétition (Tilman 2000). Le nombre de ressources alternatives définissant le **degré de spécialisation** peut aussi jouer sur l'investissement dans la compétition. En effet, les espèces

spécialistes, qui sont mieux adaptées à une gamme d'hôtes restreinte, auront peu de plantes alternatives, voire pas de plantes sur lesquelles se réfugier et auront donc tendance à plus s'investir dans la compétition (Bili *et al.* 2016). A l'inverse, les généralistes sont plus efficaces pour éviter la compétition que les spécialistes. En effet, si la valeur sélective des larves diminue avec la compétition, c'est-à-dire l'augmentation de la densité (density-dependance fitness), la sélection naturelle va favoriser une stratégie de ponte plus étendue permettant d'accepter des plantes de moins bonne qualité (Mayhew 1997). Cette stratégie d'évitement est également due au fait que les généralistes exploitent des habitats éphémères ce qui ne favorise pas l'adaptation à la plante permettant une bonne compétition (Denno *et al.* 1995). En présence de compétiteurs, les généralistes vont donc avoir plutôt une stratégie de fuite et effectuer un changement de comportement dans l'utilisation de la ressource notamment par la recherche de ressources alternatives ou par l'augmentation de la gamme d'hôte (Fig. 9).

La capacité de compétition est souvent inégale et asymétrique entre plusieurs insectes suivant leur investissement dans la compétition. Les insectes les plus investis dans la compétition sont considérés comme compétiteurs supérieurs et les moins investis considérés comme compétiteurs inférieurs (Kaplan et Denno 2007).

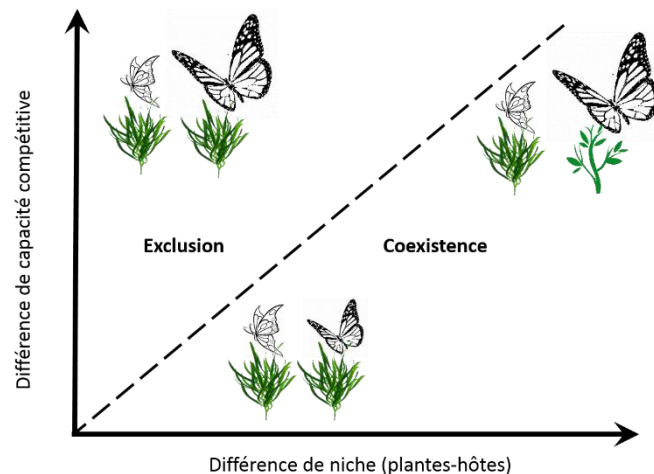


Figure 9. Effet de la ressemblance de niche ainsi que de la capacité de compétition sur la coexistence ou l'exclusion d'espèces (modifié de Mayfield et Levine (2010)).

D. Le cas particulier des invasions

Les invasions biologiques ont un fort impact sur les interactions plante-insecte car elles modulent la diversité, l'abondance et la richesse des insectes ou des plantes du nouvel environnement. Les espèces envahissantes peuvent être des insectes ou des plantes, ce qui engendre des impacts différents sur l'environnement envahi.

1. Invasion de la plante

L'invasion d'une plante dans un milieu peut avoir des conséquences sur le degré de spécialisation des insectes indigènes de l'environnement. Cela peut avoir un effet positif favorisant un élargissement de la niche en apportant une ressource supplémentaire pour les insectes. Pour cela, il faut qu'à l'arrivée de la nouvelle plante, l'insecte soit capable de pondre et de se développer dessus. A l'inverse, cela peut aussi créer une diminution des ressources pour les insectes dans deux cas : le premier, lorsque les insectes indigènes préfèrent pondre sur la plante envahissante que sur les indigènes sans que les larves puissent se développer dessus car elles ne sont pas adaptées à cette nouvelle plante. Dans ce cas, l'insecte pondra sur la plante envahissante plutôt qu'une autre mais n'aura pas de descendant. Le deuxième cas est lorsque la nouvelle plante, de moins bonne qualité ou ne permettant pas le développement, envahit tout l'environnement et exclut les plantes hôtes indigènes des insectes. Ces deux cas ne sont pas exclusifs et peuvent être additifs. Dans le cas d'une diminution des ressources, ce seront en particulier les espèces d'insectes spécialistes qui subiront un impact négatif (Carvalho *et al.* 2010).

2. Invasion des insectes

Le degré de spécialisation est un facteur important pour le succès d'invasion d'une espèce d'insecte. En effet, la principale difficulté à laquelle va faire face un envahisseur, est la nouveauté de l'environnement envahi auquel il va devoir s'adapter. Une espèce généraliste aura une plus grande facilité pour envahir le nouvel environnement grâce à un plus grand nombre de plantes hôtes potentielles. Cependant, un spécialiste est aussi capable de montrer un succès d'invasion. En effet, le degré de spécialisation n'est pas le seul facteur qui facilitera le succès d'invasion. Une grande capacité de dispersion ainsi qu'une grande disponibilité de l'hôte à laquelle il est adapté permettront à un spécialiste de pouvoir envahir le nouveau milieu. Cela se produit souvent lorsque l'insecte est spécialisé sur des plantes cultivées par l'Homme qui sont présentes à l'échelle mondiale (Vazquez 2006).

Les invasions d'insectes vont aussi modifier le degré de spécialisation des espèces indigènes de l'environnement envahi. Les conséquences engendrées par ces nouvelles interactions sont souvent considérées comme négatives pour les espèces indigènes mais peuvent aussi être positives, notamment en devenant des ressources pour les prédateurs indigènes (Rodriguez 2006). Dans les conséquences négatives, l'exemple le plus extrême, cité dans la littérature est l'extinction complète de l'espèce indigène due à une trop grande compétition. Cependant, l'extinction des espèces indigènes est rare car la probabilité qu'un envahisseur généraliste soit supérieur sur toutes les ressources est faible et il restera donc des ressources non utilisées pour les espèces indigènes (David *et al.* 2017). Le plus souvent on observe un déplacement compétitif de l'espèce indigène conduisant à un rétrécissement de la niche et une coexistence entre les deux espèces

IV. Modèle biologique

A. La famille des Tephritidae

Les mouches des fruits appartiennent à la famille des Tephritidae qui recense environ 4000 espèces appartenant à 500 genres différents (White et Elson-Harris 1992). La position taxonomique des Tephritidae est la suivante :

Ordre : Diptera → **Sous-ordre :** Brachycera → **Division :** Cyclorrapha → **Groupe :** Schizophora → **Section :** Haplostomata → **Super-famille :** Tephritoidea → **Famille :** Tephritidae

1. Biologie

Les larves des Tephritidae peuvent se nourrir de différentes parties des plantes (fleurs, tiges, etc.). Un nombre important d'espèces se nourrit des fruits, notamment commerciaux, engendrant une perte économique importante (White et Elson-Harris 1992). Les mouches des fruits adultes, quant à elles, se nourrissent de sources protéiques telles que du miellat, des excréments d'oiseaux et des bactéries qu'elles peuvent trouver facilement dans leur environnement (Drew *et al.* 1983, Yee 2003).

Les Tephritidae sont des insectes holométaboles comprenant des stades larvaires qui diffèrent radicalement du stage adulte du point de vue de leur morphologie. Le cycle de vie des Tephritidae a une durée qui diffère suivant les espèces (Fernandez Da Silva et Zucoloto 1993). Après l'émergence des adultes (Fig. 10a), plusieurs jours à quelques semaines (suivant les espèces) sont nécessaires pour la maturation des gonades et des gamètes leur permettant d'être sexuellement matures. Une fois cette maturité atteinte, le mâle effectue un comportement de cour qui consiste à la dévagination d'une ampoule anale libérant une phéromone très odorante et attractive pour la femelle (Jang *et al.* 1989, Quilici *et al.* 2002). Après la cour, les adultes s'accouplent (Fig. 10b) et les femelles pondent dans le fruit hôte. Pour cela, elles prospectent sur le fruit, étendent leur ovipositeur et forent dans le fruit (Fig. 10c). Les œufs sont blancs, légèrement arqués et mesurent environ 1 mm (Fig. 10d). Ils sont déposés à quelques millimètres de l'épiderme du fruit et éclosent au bout d'un ou deux jours donnant des larves qui se développent à l'intérieur du fruit en se nourrissant de la pulpe (Fig. 10e). Les larves passent par trois stades larvaires (L1, L2 et L3) et, le dernier stade atteint, quittent le fruit en sautant et s'enfonçant dans le sol pour se nymphoser (Fig. 10f).

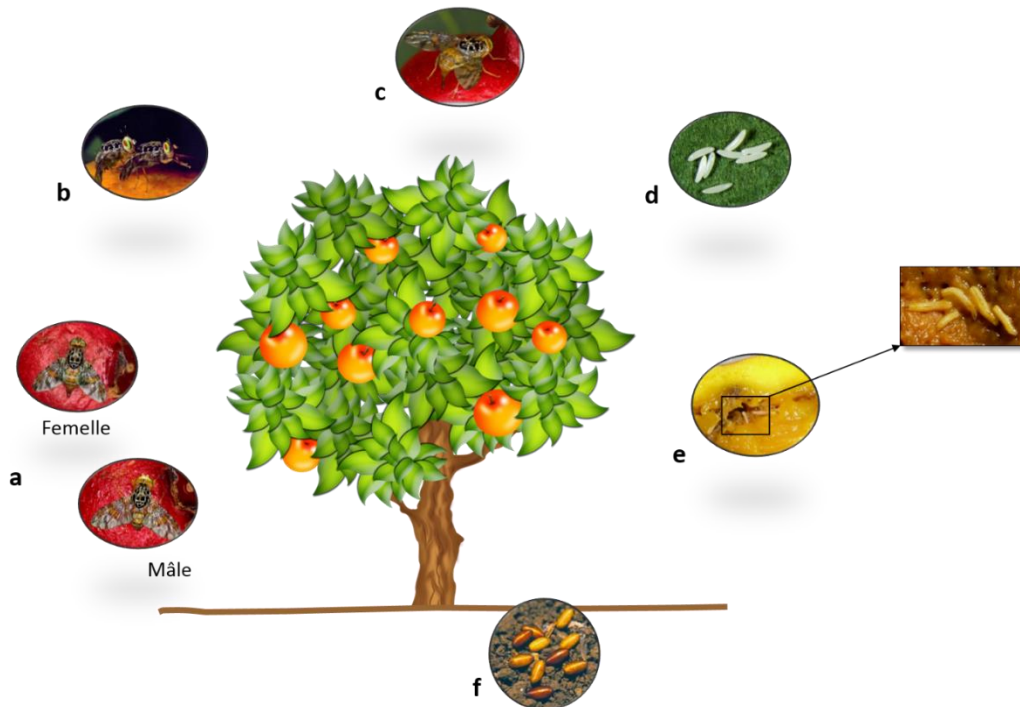


Figure 10. Cycle biologique des Tephritidae frugivores comprenant six étapes majeures : l'émergence des adultes (a), l'accouplement (b), l'oviposition (c), le stade œuf (d), le développement des larves dans le fruit (e) et enfin la pupaison dans le sol (f) (Photos : © Antoine Franck).

Afin d'éviter la compétition intraspécifique et interspécifique pour leurs larves, les femelles ont plusieurs stratégies. Elles peuvent étaler le jus des fruits sortant du site de ponte afin de signaler qu'une ponte a déjà été faite sur ce fruit. Elles peuvent aussi déposer une phéromone de marquage (HMP : *Host Marking Pheromone*) ayant un effet répulsif sur les autres femelles. La dernière stratégie est la présence d'un comportement agressif des femelles afin de garder l'exclusivité de cet hôte (Prokopy et Roitberg 1984, Duyck *et al.* 2004).

Les dégâts engendrés par les Tephritidae sont majoritairement dus au développement des larves dans le fruit engendrant une détérioration de celui-ci (Fig. 11a). De plus, les piqures sur les fruits (Fig. 11c) peuvent favoriser l'entrée de pathogènes (bactérie, champignon...).



Figure 11. Dégâts causés par les Tephritidae sur les fruits. Piqures d'une mouche des fruits sur une goyave (a), œufs déposés près de la piqure (b) et enfin détérioration de l'intérieur du fruit par les larves (c).

2. Spécialisation

La famille des Tephritidae regroupe différents degrés de spécialisation. Certaines espèces sont très spécialisées et attaquent une ou deux plantes hôtes telles que la mouche de l'olive *B. oleae* (Daane et Johnson 2010) ou la mouche de la jujube *Carpomya vesuviana* (White et Elson-Harris 1992). D'autres espèces sont spécialisées à un plus grand nombre de plantes appartenant majoritairement à une seule famille. Il existe deux grandes familles de plantes auxquelles les Tephritidae sont spécialisées : la famille des Cucurbitaceae par exemple par *Zeugodacus cucurbitae*, *Dacus punctatifrons* ou *Dacus frontalis* (White et Elson-Harris 1992) et la famille des Solanaceae attaquée par exemple par *Neoceratitis cyanescens* et *Bactrocera latifrons* (Liquidó *et al.* 1994, Brévault *et al.* 2008).

Enfin, il existe de nombreuses espèces ayant une très large gamme d'hôtes qui sont qualifiées d'extrêmes généralistes. Cette largeur de gamme d'hôtes est plutôt rare chez les insectes mais est très représentée dans la famille des Tephritidae. Clarke (2017) explique que les quatre principales raisons favorisant les espèces spécialisées ne s'appliquent pas aux Tephritidae. Cela pourrait expliquer le nombre important d'espèces avec une large gamme d'hôtes, notamment chez le genre *Bactrocera*. Un premier avantage à être spécialisé est de pouvoir **contourner les défenses** de son hôte, or chez les Tephritidae frugivores, les fruits consommés sont souvent dispersés par des mammifères et ne présentent donc pas ou très peu de toxicité. Le deuxième avantage à être spécialiste est **de meilleures capacités de compétition** sur des plantes données, tout en évitant la compétition sur les plantes pour lesquelles le développement n'est pas optimal. Cependant, même si une forte compétition interspécifique a été montrée lors des invasions (Duyck *et al.* 2004), la compétition interspécifique semble faible dans le milieu d'origine des Tephritidae polyphages (Clarke 2017). En effet, dans la forêt humide, qui est le milieu d'origine des Tephritidae, il existe une très faible densité d'individus trouvés au sein des fruits (1 individu pour 100 fruits), ne demandant pas un investissement sur la compétition très important (Novotny *et al.* 2005). Le troisième avantage à être spécialiste est d'être physiologiquement adapté pour mieux **pouvoir détecter son hôte**. Cependant, les Tephritidae attaquent des fruits matures dispersés par les vertébrés qui ont peu de variabilité dans leur couleur et dans leur forme. De plus, ces fruits attaqués dégagent des odeurs liées à la maturation qui sont communes à tous les fruits, ce qui permet aux Tephritidae de les localiser (Cunningham *et al.* 2016). Enfin, la spécialisation peut permettre à l'insecte de **fuir des ennemis naturels généralistes** en utilisant une plante ou famille de plante particulière non détectée par les ennemis naturels. Les Tephritidae n'ont pas de prédateurs vertébrés majeurs mais souffrent de la présence de parasitoïdes spécialistes pouvant s'attaquer aux œufs, larves ou pupes. Ces parasitoïdes localisent leurs proies par l'odeur des plantes sur lesquelles les Tephritidae se nourrissent. Il a été montré que lorsque les espèces de Tephritidae changeaient de plantes hôtes, le parasitoïde ne changeait pas de lieu d'attaque et les mouches pouvaient donc échapper à cet ennemi en élargissant leur gamme d'hôtes à des plantes « libres de tous ennemis ».

B. Les Tephritidae de La Réunion

1. Phylogénie et invasion

La Réunion (Océan Indien) accueille plusieurs espèces de mouches des fruits dont neuf qui sont considérées comme des ravageurs. Ces espèces appartiennent à deux tribus : les Ceratitinae et les Dacinae et à cinq genres différents (Fig. 12). Deux espèces sont indigènes de l'Océan Indien (*C. catoirii* et *D. demmerezi*) et les autres ont successivement envahis La Réunion en provenance d'Asie ou d'Afrique. Des individus de *B. dorsalis* ont été détectés pour la première fois à La Réunion en mai 2017 (Fig. 12).

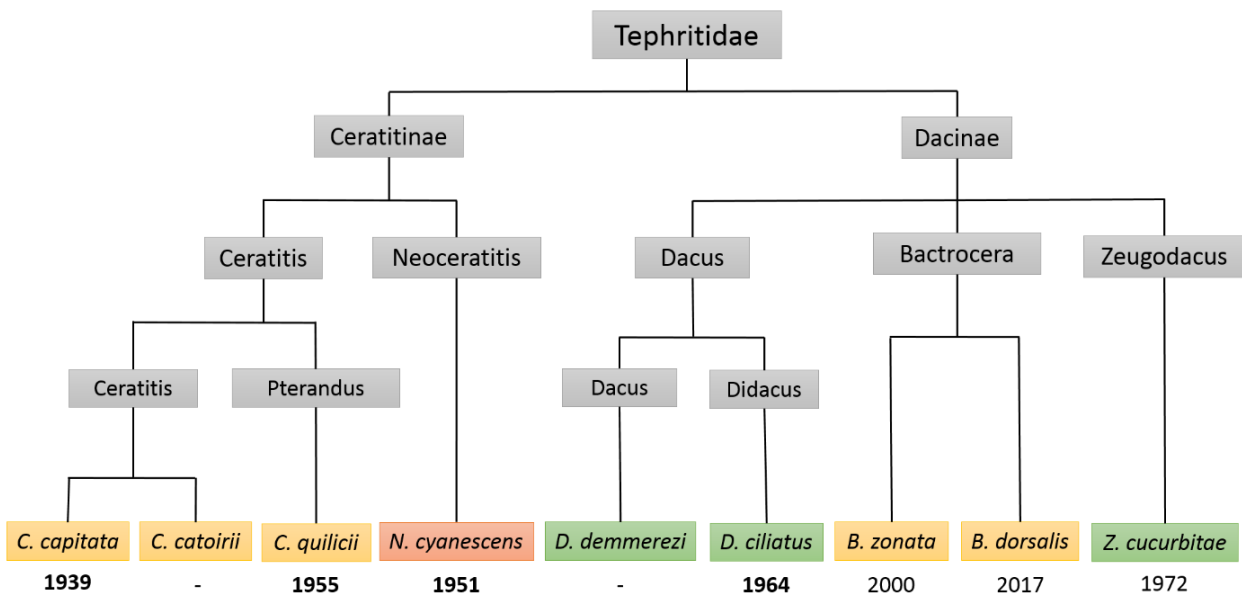


Figure 12. Phylogénie des 9 espèces de mouches des fruits de la famille des Tephritidae à La Réunion. Les encadrements jaunes représentent les espèces considérées comme généralistes, les verts les espèces considérées comme spécialistes de la famille des Cucurbitaceae et le rouge représente l'espèce spécialiste de la famille des Solanaceae. Les dates d'invasion à La Réunion sont indiquées sous les espèces. – indique que l'espèce est indigène. Les dates en gras indiquent les espèces originaires d'Afrique et les dates en non gras indiquent les espèces originaires d'Asie.

2. Description des espèces

Les huit espèces étudiées dans le cadre de cette thèse sont les suivantes, *B. dorsalis* n'ayant été détectée à La Réunion qu'en mai 2017 n'a pas été étudiée :

Ceratitis catoirii (la Mouche des fruits des Mascareignes) :

Ceratitis catoirii est une espèce indigène de l'archipel des Mascareignes et mais sa distribution géographique actuelle est restreinte à l'île de La Réunion. Cette espèce est considérée comme étant généraliste se nourrissant de nombreuses espèces de fruits appartenant à plusieurs familles. Les mâles sont facilement reconnaissables par la large palette blanche à l'apex des soies orbitales (White et Elson-Harris 1992) (Fig. 13). (Pour la morphologie complète voir annexe).

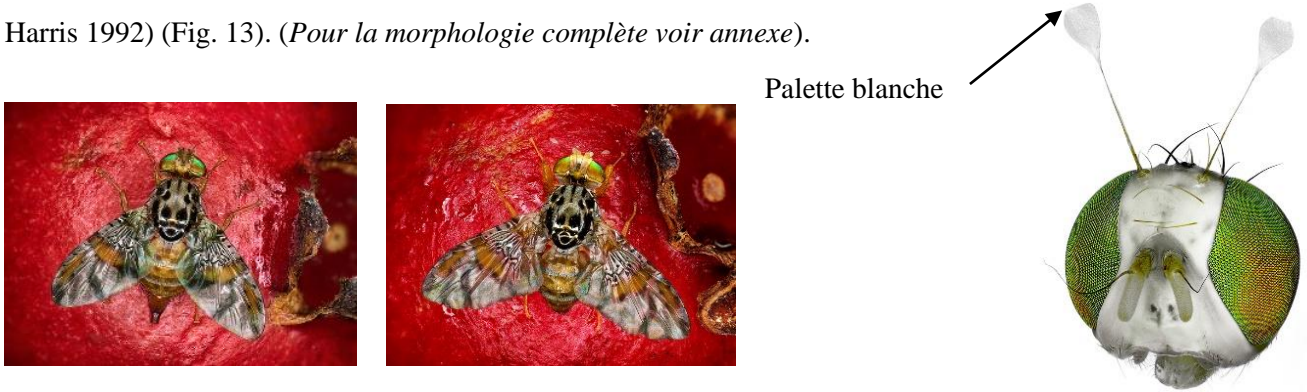


Figure 13. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *C. catoirii*. Tête du mâle en vue frontale avec les palettes blanches permettant de reconnaître cette espèce (photo de droite) (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

a. *Ceratitis capitata* (la Mouche méditerranéenne des fruits) :

Ceratitis capitata est une espèce originaire d'Afrique de l'Est (Bonizzoni *et al.* 2000, De Meyer *et al.* 2002) et sa distribution géographique actuelle s'est élargie à presque toutes les régions tropicales et subtropicales du monde sauf certaines régions d'Asie et d'Amérique du Nord où elle a été éradiquée (White et Elson-Harris 1992, Malacrida *et al.* 2007). Cette espèce est considérée comme une extrême généraliste attaquant un très grand nombre de plantes appartenant à de nombreuses familles (Liquido *et al.* 1991, White et Elson-Harris 1992). *Ceratitis capitata* a envahi La Réunion en 1939 (White *et al.* 2000). Les mâles sont reconnaissables par la large palette noire à l'apex des soies orbitales (White et Elson-Harris 1992) (Fig. 14). (Pour la morphologie complète voir annexe).



Figure 14. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *C. capitata*. Tête du mâle en vue frontale avec les palettes noires permettant de reconnaître cette espèce (photo de droite) (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

b. *Ceratitis quilicii* (la Mouche du Natal) :

Ceratitis quilicii (préalablement appelée *Ceratitis rosa* (De Meyer et al. 2016)) est une espèce originaire d’Afrique du Sud et de l’Est. Sa distribution géographique actuelle s’est uniquement élargie à La Réunion en plus de son aire d’origine où elle est toujours présente. Elle a envahi La Réunion en 1955 (Orlan et Moutia 1960). Cette espèce est considérée comme une généraliste se nourrissant d’un grand nombre de plantes hôtes appartenant à plusieurs familles (De Meyer *et al.* 2016). Contrairement aux deux espèces précédentes, les mâles n’ont pas de palettes au bout de leurs soies apicales, mais ont des soies noires sur les pattes antérieures (Fig. 15). (*Pour la morphologie complète voir annexe*).

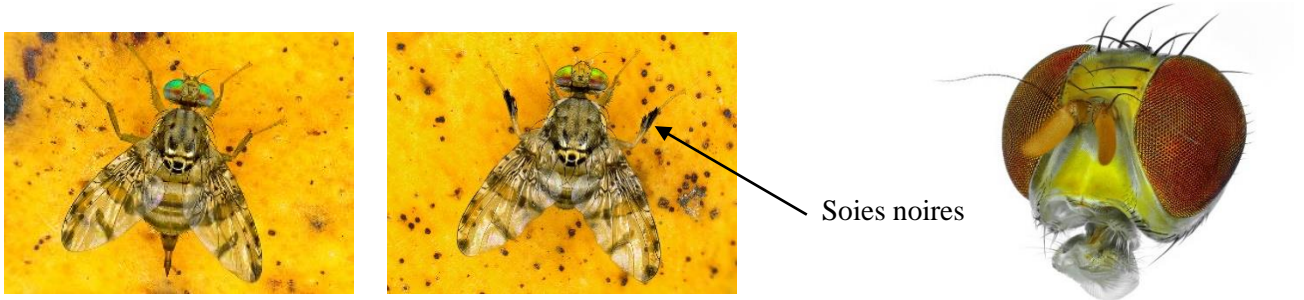


Figure 15. Femelle (photo de gauche) et mâle avec les soies noires sur les pattes antérieures (photo du milieu) de *C. quilicii*. Tête du mâle en vue frontale avec l’absence de palettes, contrairement aux autres espèces de *Ceratitis* (photo de droite) (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

c. *Neoceratitis cyanescens* (la Mouche de la tomate de l’Océan Indien) :

Neoceratitis cyanescens est une espèce originaire de Madagascar et sa distribution géographique comprend son aire d’origine ainsi que les îles appartenant à l’archipel des Mascareignes dont l’île Maurice, Les Seychelles et La Réunion qu’elle a envahie en 1951 (Orlan et Moutia 1960). Cette espèce est considérée comme spécialiste de la famille des Solanaceae. *Neoceratitis cyanescens* est facilement reconnaissable par les bandes brunes présentes sur les ailes, le scutellum jaune et noir, épuré de motifs, ainsi que par les bandes rouges présentes sur l’abdomen (De Meyer et Freidberg (2012), Fig. 16). (*Pour la morphologie complète voir annexe*).



Figure 16. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *N. cyanescens*. Abdomen du mâle munis de bandes rouges caractéristiques de cette espèce (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

d. *Dacus demmerezi* (la Mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien) :

Dacus demmerezi est une espèce originaire des îles de l'océan Indien et sa distribution géographique actuelle est la même que son aire d'origine. Cette espèce est considérée comme spécialiste des plantes appartenant à la famille des Cucurbitaceae. *Dacus demmerezi* est reconnaissable par la tache brune présente à la base de l'aile ainsi que celle au milieu de l'aile (Fig. 17). (Pour la morphologie complète voir annexe).



Figure 17. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *D. demmerezi*. Aile présentant les taches brunes caractéristiques de cette espèce (photo de droite). (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

e. *Dacus ciliatus* (la Mouche Ethiopienne des Cucurbitaceae) :

Dacus ciliatus est originaire d'Afrique centrale. Son aire géographique actuelle s'est étendue à plusieurs pays d'Afrique tels que l'Egypte, l'Afrique du Sud (Alagarmalai *et al.* 2009), certaines régions d'Asie (Kapoor 1993) et certaines îles de l'Océan Indien dont La Réunion qu'elle a envahie en 1964. Cette espèce est considérée comme spécialiste des plantes appartenant à la famille des Cucurbitaceae (White et Elson-Harris 1992, Kapoor 1993). Cette espèce est reconnaissable par sa bande brune unique à la base de l'aile (Fig. 18). (Pour la morphologie complète voir annexe).



Figure 18. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *D. ciliatus*. Aile présentant la tache brune unique caractéristique de cette espèce (photo de droite). (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

f. *Zeugodacus cucurbitae* (la Mouche du melon) :

Zeugodacus cucurbitae (préalablement appelée *Bactrocera cucurbitae* (De Meyer et al. 2015)) est originaire d'Asie plus précisément d'Inde. Son aire géographique actuelle s'est étendue à d'autres pays d'Asie, d'Afrique ainsi qu'aux îles de l'archipel des Mascareignes dont La Réunion, qu'elle a envahie en 1972 (De Meyer *et al.* 2015). Cette espèce se nourrit majoritairement de plantes appartenant à la famille des Cucurbitaceae mais, cependant, a été trouvée sur des plantes appartenant à d'autres familles telles que les Anacardiaceae (ex : mangue) ou les Solanaceae (ex : tomate) (Kapoor 1993, De Meyer *et al.* 2015, McQuate *et al.* 2017). Cette espèce est reconnaissable par la tache noire à l'extrémité des ailes (Fig. 19). (*Pour la morphologie complète voir annexe*).



Figure 19. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *Z. cucurbitae*. Aile avec la tache brune à son extrémité caractéristique de cette espèce (photo de droite). (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

g. *Bactrocera zonata* (la Mouche de la pêche) :

Bactrocera zonata est originaire d'Inde et son aire géographique actuelle s'est étendue à de nombreux pays d'Asie mais a aussi envahi l'Égypte ainsi que les îles de l'archipel des Mascareignes avec l'île Maurice en 1986 et La Réunion en 2000 (Hurtrel *et al.* 2002). Cette espèce est considérée comme très généraliste se nourrissant de nombreuses plantes appartenant à de nombreuses familles (White et Elson-Harris 1992, Kapoor 1993). Cette espèce est reconnaissable par l'épuration de taches brunes sur ces ailes avec une faible tache à l'extrémité (Fig. 20). (*Pour la morphologie complète voir annexe*).



Figure 20. Femelle (photo de gauche) et mâle (photo du milieu) de *B. zonata*. Aile dépourvue de taches brunes (à l'exception d'une faible tache à l'extrémité) caractéristique de cette espèce (photo de droite). (Photos : © Antoine Franck- CIRAD).

3. Interactions interspécifiques au sein de cette communauté

Les espèces de cette communauté partagent certaines de leur plantes hôtes et sont donc amenées à interagir entre elles. Les interactions interspécifiques entre les espèces généralistes et les espèces spécialistes n'ont pas été étudiées mais les interactions au sein des espèces généralistes et au sein des espèces spécialistes l'ont été.

Les interactions de compétition entre les quatre espèces généralistes (*C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata*) ont été étudiée en laboratoire (Duyck *et al.* 2006a). Ces espèces n'ont pas la même capacité de compétition larvaire et il existe une compétition asymétrique avec *B. zonata* comme espèce dominante et *C. capitata* comme espèce la moins compétitive. La hiérarchie de compétition est donc la suivante *B. zonata* > *C. quilicii* > *C. catoirii* > *C. capitata*. Les comportements agressifs sont aussi très différents suivant les espèces et montrent une hiérarchie qui est presque semblable à celle que subissent les larves *B. zonata* > *C. quilicii* > *C. capitata* > *C. catoirii*. Cette dernière hiérarchie correspond aux moments d'arrivée des espèces sur l'île. Chaque espèce nouvellement établie a tendance à être dominante en terme de compétition sur les autres espèces (Duyck *et al.* 2006a). Ces quatre espèces montrent des tolérances différentes à des facteurs abiotiques. *Ceratitis capitata* est adaptée aux climats secs contrairement à *C. catoirii* et *C. quilicii* qui sont plutôt adaptés à des climats pluvieux et *C. quilicii* est adaptée à survivre à des températures plus fraîches et donc plus en altitude. *Bactrocera zonata* est adaptée à tous degrés d'humidité mais ne l'est pas aux températures plus froides la rendant incapable de survivre dans les hautes altitudes (Duyck *et al.* 2006b).

Les espèces considérées comme spécialistes des Cucurbitaceae (*D. demmerezzi*, *D. ciliatus* et *Z. cucurbitae*) partagent la plupart de leurs plantes hôtes. Elles sont présentes à différentes altitudes avec *D. demmerezzi* dominante dans les hautes altitudes, *Z. cucurbitae* présente de 0 à 800m et *D. ciliatus* présente à toute altitude mais rarement dominante. Ces trois espèces partagent certaines de leurs plantes hôtes mais cette séparation altitudinale permet leur coexistence (Deguine *et al.* 2012). Les interactions interspécifiques avec la dernière espèce, *N. cyanescens*, n'ont pas été étudiées.

V. Problématique

Au terme de cette analyse bibliographique, il apparaît clairement que la spécialisation chez les insectes phytophages est un sujet complexe. Cette spécialisation est dépendante de deux aspects (préférence et performance) pouvant être modulés par de nombreux facteurs différents. **L'objectif principal** de cette thèse est de comprendre plusieurs mécanismes responsables de la spécialisation d'hôtes chez les Tephritidae de La Réunion.

La communauté des huit espèces de Tephritidae présentes à La Réunion présente des avantages considérables pour comprendre les mécanismes influençant la spécialisation. En effet, cette

communauté regroupe quatre espèces connues pour avoir une large gamme d'hôtes et quatre espèces connues pour avoir une gamme d'hôtes plus restreinte. La présence plusieurs espèces généralistes et plusieurs espèces spécialistes va permettre de tester si les différences observées sont dues aux différents degrés de spécialisation plutôt qu'à des différences de biologie entre les espèces. L'autre avantage de ces espèces est qu'elles évoluent dans une même aire géographique et interagissent par le partage de leurs plantes hôtes. Cela permet d'inclure les facteurs de l'environnement susceptibles d'influencer la largeur de gamme d'hôtes tels que la disponibilité de l'hôte ou encore la présence de compétiteurs.

Le premier objectif est de déterminer avec exactitude quelles espèces de plantes sont attaquées par chaque espèce de Tephritidae en milieu naturel c'est-à-dire de bien caractériser **la niche réalisée** de chaque espèce ainsi que le chevauchement de niches entre espèces. De plus, l'influence de deux facteurs de l'environnement sur cette niche réalisée sera étudiée. Tout d'abord, le rôle de la phylogénie des plantes sur la structure de la communauté sera estimé afin de savoir si les espèces de Tephritidae ont une tendance à attaquer des espèces de plantes phylogénétiquement proches. Enfin, l'impact de l'arrivée d'une espèce invasive potentiellement compétitrice, *B. zonata*, sur la niche réalisée des espèces de Tephritidae déjà établies sera évalué (Chapitre 1).

Le deuxième objectif est de déterminer sur quelles espèces de plantes, les femelles peuvent pondre en conditions contrôlées afin d'estimer une hiérarchie des préférences. Cela permettra de déterminer le degré de spécialisation potentiel des préférences des femelles, c'est-à-dire une partie de **la niche fondamentale** de chaque espèce. Pour avoir une vision complète de cette niche, des données de survie larvaires, issues de la thèse d'Abir Hafsi (2016), seront utilisées et corrélées aux préférences de femelles afin de déterminer un rôle éventuel du degré de spécialisation dans l'existence de cette relation (Chapitre 2). Après avoir évalué la taille de la niche fondamentale de chaque espèce, la relation entre celle-ci et la niche réalisée étudiée dans le chapitre 1 sera discutée.

Enfin, **le troisième objectif** est de déterminer le rôle des composés volatils des plantes sur le degré de spécialisation des espèces de Tephritidae. La localisation de l'hôte se faisant majoritairement via ces composés volatils, nous déterminerons s'il existe des patrons d'odeurs particuliers chez les plantes hôtes des spécialistes et des généralistes (Chapitre 3).

Chapitre 1 :

Structure de la communauté des Tephritidae et influence d'une espèce envahissante sur la niche réalisée des espèces locales

L'article suivant, publié 'online' est inséré après un bref résumé :

Charlery de la Masselière, M., Ravigné, V., Facon, B., Lefeuvre, P., Massol, F., Quilici, S., & Duyck, P.F. (2017) Changes in phytophagous insect host range following then invasion of their community: long-term data for fruit flies. *Ecology and Evolution*, 00 :1-10. <https://doi.org/10.1002/ece3.2968>

Contexte

Les degrés de spécialisation observés sont des patrons issus de contraintes intrinsèques à l'insecte (niche fondamentale) et modulés par des facteurs de l'environnement dans lequel l'insecte évolue (niche réalisée). Ces facteurs environnementaux peuvent être représentés par un simple proxy tel que la phylogénie des plantes. L'abondance des plantes et leur disponibilité dans le temps jouent également un rôle dans les interactions plante - insecte, les plantes abondantes et souvent disponibles étant plus utilisées (West et Cunningham 2002). Enfin, la présence d'autres espèces telles que des ennemis naturels ou des compétiteurs peut contraindre ces interactions en affectant l'abondance des espèces de la communauté locale. Les invasions d'insectes peuvent aussi modifier l'environnement par effets directs ou indirects entraînant une réorganisation complète du réseau trophique (David *et al.* 2017). Les changements causés par l'introduction d'une espèce d'insecte dans une communauté déjà établie sont difficiles à prédire car ils dépendent en partie du degré de spécialisation de l'espèce envahissante et des espèces de la communauté locale.

Approches

L'objectif de ce chapitre 1 est de connaître les gammes d'hôtes des huit espèces de Tephritidae présentes à La Réunion, ainsi que de comprendre l'effet de plusieurs facteurs de l'environnement sur cette gamme. Afin de pouvoir répondre à cet objectif, nous avons analysé un jeu de données recensant le nombre de mouches de chacune des espèces de Tephritidae dans chaque espèce de fruit (36 au total) sur une période de 18 ans (1991-2009) recensant l'invasion de *B. zonata* en 2000. Nous avons construit la phylogénie des plantes et testé son influence sur la structure de la communauté. Nous avons ensuite déterminé la disponibilité des hôtes (période de fructification et indice d'abondance) pour chaque espèce de Tephritidae de La Réunion. Pour finir, afin d'estimer les changements potentiels de gamme d'hôtes

après l'arrivée d'une espèce envahissante, nous avons comparé les gammes d'hôtes des espèces déjà établies avant et après l'arrivée de *B. zonata*.

Résultats et discussion :

Ce chapitre a permis de connaître avec précision la gamme d'hôte de chacune des espèces de la communauté de Tephritidae à La Réunion. Tout d'abord, *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. quilicii* se nourrissent de plantes appartenant à différentes familles à l'exception des Cucurbitaceae, avec très peu d'hôtes pour l'espèce indigène *C. catoirii* (6 sur 36) et de nombreux hôtes pour les espèces envahissantes *C. capitata* (27 sur 36) et *C. quilicii* (21 sur 36). *Dacus ciliatus*, *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* se nourrissent quasi exclusivement de Cucurbitaceae et *N. cyanescens* de plantes appartenant majoritairement à la famille des Solanaceae. La phylogénie des plantes joue en effet un rôle dans la structure de la communauté avec ces espèces spécialistes se nourrissant majoritairement de plantes proches appartenant à une famille. Dans ces interactions, les espèces généralistes se nourrissent de plantes peu abondantes et disponibles uniquement quelques mois. Cela implique un changement de plantes hôtes au cours de l'année contrairement aux spécialistes qui se nourrissent de plantes abondantes et disponibles toute l'année. L'espèce envahissante *B. zonata* se nourrit de relativement peu de plantes (12 sur 36) malgré sa gamme d'hôte connue pour être large dans sa zone d'origine asiatique. Cela peut s'expliquer par la durée entre son installation à La Réunion et la fin du jeu de données (9 ans), la gamme d'hôte de *B. zonata* pouvant encore s'élargir. Après l'arrivée de *B. zonata*, les gammes d'hôtes des espèces dites généralistes ont eu tendance à diminuer que ce soit par une diminution du nombre de plantes hôtes et / ou par l'affaiblissement de l'interaction. Les espèces spécialistes n'ont subi aucun changement dans la taille de leur gamme d'hôte.

Limites de ce chapitre :

Ce chapitre permet une connaissance de la communauté sur le terrain au travers des interactions entre espèces de Tephritidae et l'influence de la disponibilité et de la phylogénie de l'hôte. Cependant, il existe certaines limites qu'il est important de prendre en compte dans l'interprétation de nos résultats. Tout d'abord, il n'y a pas de preuves directes que les changements vécus par les généralistes après l'arrivée de *B. zonata* soient dus à des interactions de compétition avec cette espèce. D'autres raisons pourraient expliquer ces changements tels que des changements de pratiques agricoles ou une augmentation de l'urbanisation modifiant l'abondance et la répartition géographique des plantes. Cependant, les changements de gammes d'hôtes ont été montrés uniquement pour les espèces partageant des plantes avec *B. zonata*, ce qui nous conforte dans l'hypothèse que *B. zonata* ait un rôle dans ce changement.

De plus, une autre limite à prendre en considération a été l'hétérogénéité des données à analyser avec un nombre très variable d'échantillons. Cependant, pour pallier à ce biais, des méthodes statistiques conservatives ont été utilisées apportant toutefois une grande variance.


Vers le chapitre 2 ...

Grâce à ce premier chapitre nous connaissons les degrés de spécialisation de chacune des espèces de Tephritidae sur le terrain et avons mis en évidence le rôle de différents facteurs environnementaux sur les largeurs de gammes d'hôtes. Afin de comprendre la part de la contrainte environnementale dans la largeur de gamme d'hôte, il est important de connaître les plantes hôtes **potentielles** avec lesquelles les Tephritidae sont capables d'interagir en milieu contrôlé. En d'autres mots il est important de connaître la niche fondamentale de chaque espèce de Tephritidae.

Pour cela, nous allons évaluer, dans le deuxième chapitre, les gammes d'hôtes **potentielles** des espèces de Tephritidae de la communauté. La spécialisation étant la résultante de la préférence des femelles et de la performance des larves, nous allons étudier la gamme de plantes hôtes sur lesquelles les femelles sont capables de pondre (**préférence**) ainsi que la corrélation avec la gamme de plantes sur lesquelles les larves sont capables de se développer (**performance**) (données issues de la thèse d'Abir Hafsi).

ORIGINAL RESEARCH

Changes in phytophagous insect host ranges following the invasion of their community: Long-term data for fruit flies

Maud Charlery de la Masselière^{1,2}  | Virginie Ravigné¹ | Benoît Facon^{3,4} | Pierre Lefeuvre¹ | François Massol⁵ | Serge Quilici¹ | Pierre-François Duyck¹

¹UMR PVBMT, CIRAD, Saint-Pierre, La Réunion, France

²Université de La Réunion, Saint-Denis, La Réunion, France

³UMR CBGP, INRA, Montferrier-sur-Lez, France

⁴UMR PVBMT, INRA, Saint-Pierre, Réunion, France

⁵CNRS, UMR 8198 - Evo-Eco-Paleo, Univ. Lille, SPIC group, Lille, France

Correspondence

Maud Charlery de la Masselière, CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France.
Email: maud.charlery@cirad.fr

Funding information

European Regional Development Fund; Conseil Régional de la Réunion; Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

Abstract

The invasion of an established community by new species can trigger changes in community structure. Invasions often occur in phytophagous insect communities, the dynamics of which are driven by the structure of the host assemblage and the presence of competitors. In this study, we investigated how a community established through successive invasions changed over time, taking the last invasion as the reference. The community included four generalist and four specialist species of Tephritidae fruit flies. We analyzed a long-term database recording observed numbers of flies per fruit for each species on 36 host plants, over 18 years, from 1991 to 2009. Community structure before the last invasion by *Bactrocera zonata* in 2000 was described in relation to host plant phylogeny and resource availability. Changes in the host range of each species after the arrival of *B. zonata* were then documented by calculating diversity indices. The flies in the community occupied three types of niches defined on the basis of plant phylogeny (generalists, Solanaceae specialist, and Cucurbitaceae specialists). After the arrival of *B. zonata*, no change in the host range of specialist species was observed. However, the host ranges of two generalist species, *Ceratitis quilicii* and *Ceratitis capitata*, tended to shrink, as shown by the decreases in species richness and host plant α -diversity. Our study shows increased host specialization by generalist phytophagous insects in the field following the arrival of an invasive species sharing part of their resources. These findings could be used to improve predictions of new interactions between invaders and recipient communities.

KEYWORDS

community structure, host range, invasion, phylogeny, phytophagous insects, Tephritidae

1 | INTRODUCTION

Biological invasions are considered to be a major threat to biodiversity (Murphy & Romanuk, 2014), partly because invaders can affect the structure of the native community through direct and indirect effects on native species (Strauss, Lau, & Carroll, 2006). Invasive species can interact with native species at different trophic levels, rearranging

food webs through species extinctions or by facilitating subsequent invasions (Strauss et al., 2006; Tran, Jackson, Sheath, Verreyken, & Britton, 2015), e.g., through the competitive displacement of native species (Li et al., 2015) or the introduction of pathogens that also attack native species (Roy et al., 2011).

Many examples of direct impacts on native species due to invaders have been described, with empirical evidence (Phillips & Shine, 2004;

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2017 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

Vilà et al., 2011). The positive or negative impact of the invader typically depends on the type of interaction between the native and invasive species. In some cases, invasive species have beneficial effects on native species (Rodríguez, 2006) but generally invasive species decrease the abundance of native ones (Gurnell, Wauters, Lurz, & Tosi, 2004). Invasive species generally have negative effects on native species richness, of an intensity similar to that for human disturbances, such as land use change and habitat loss (Murphy & Romanuk, 2014). The impact of invasive species on the food webs they invade has been investigated by describing interactions before and after the invasion (Vander Zanden, Casselman, & Rasmussen, 1999). However, few such studies have included a detailed description of the structure of the food web before the invasion, an essential element for following the dynamics of that structure over time once the invasive species becomes established.

Food webs have generally a complex structure with large numbers of interactions of different strengths between species. Thus, when an invader is introduced in food webs, it can affect a focal native species through indirect effects on species interacting with the focal native species (McDowall, 2003; White, Wilson, & Clarke, 2006). Alterations to food webs due to invasions at low trophic levels can result in extinctions at higher trophic levels (Byrnes, Reynolds, & Stachowicz, 2007). Invasive species can also trigger horizontal reorganizations of food webs, by altering competitive relationships between species at the same trophic level through competition for resources, apparent (i.e., predator-mediated), or interference competition. Such horizontal reorganizations may even lead to successions of invaders, with each new invader replacing the previous one as the dominant species (Facon, Pointier, Jarne, Sarda, & David, 2008).

Phytophagous insects, whether in natural or agricultural ecosystems, often form competitive communities, with several insect species coexisting on a common set of host plants (Denno, McClure, & Ott, 1995). However, the dynamics of such communities are not entirely driven by colonization-competition trade-offs (Leibold et al., 2004). The host plants in these communities are intrinsically heterogeneous, and the competitor species are likely to differ in their levels of specialization, from strictly monophagous to polyphagous.

The exploitation strategies of phytophagous insects result from the joint evolution of female oviposition preferences and larval performance (Ravigné, Dieckmann, & Olivieri, 2009) in response to selection pressures exerted by both the structure of host plant assemblages and the presence of competitor species. The nature of the host plants making up the environment is one of the factors defining the opportunities for the coexistence of different insect species. These opportunities can be estimated through a simple proxy, such as plant phylogeny, assuming the phylogenetic conservatism of plant traits of importance for insects (Fontaine & Thébaud, 2015). Host plant abundances would also be expected to shape the structure of local insect communities, with common plants more widely exploited than rare plants. In addition, for any given plant assemblage, the composition and structure of the local insect community affect local insect abundances. In co-evolved insect communities, exploitation strategies are likely to evolve according to the limiting similarity theory, which suggests that niche overlaps should be minimal (Abrams, 1983).

Phytophagous insect invasions tend to create novel assemblages of insects that have not necessarily coevolved with their competitors or their host plants. The changes caused by the introduction of a new insect species into an established phytophagous insect community are difficult to predict, as they depend on both the degree of specialization of the invading species, and the structure of the invaded community, which is itself the end result of complex processes.

We describe here the changes to the structure of a community of seven Tephritidae fruit fly species coexisting in an agronomic landscape on La Réunion Island (Indian Ocean), following invasion of the community by a generalist competitor belonging to the same family. In the Tephritidae family, only the larvae are phytophagous feeding on fruits, while adults feed on whatever provide them protein such as honeydew, bird feces, and bacteria (Drew, Courtice, & Teakle, 1983; Yee, 2003). This family is known to present a high frequency of generalism compared to other phytophagous insects (Clarke, 2017). This may be caused by the fact that they feed on mostly vertebrate-dispersed fleshy fruits that evolved to be nontoxic (McKey, 1979), and Tephritidae do not negatively impact plant fitness (Aluja & Mangan, 2008; Clarke, 2017), while generalism seems overrepresented in this family, a number of oligophagous species associated with one plant family also exist. The studied community is a mixture of generalist (*Ceratitis catoirii*, *C. capitata*, and *Ceratitis quilicii* formerly known as *Ceratitis rosa* (De Meyer, Mwatawala, Copeland, & Virgilio, 2016)) and more specialized (*Dacus demmerezi*, *Dacus ciliatus*, and *Zeugodacus cucurbitae* formerly known as *Bactrocera cucurbitae* (De Meyer et al., 2015) and *Neoceratitis cyaneescens*) species (Quilici & Jeuffrault, 2001). The most recent invader, *Bactrocera zonata*, is native from India and found in many countries of Asia attacking around 20 hosts mostly mango (*Mangifera indica*), peach (*Prunus persica*), and guava (*Psidium guava*) (Kapoor, 1993; White & Elson-Harris, 1992). It invaded Egypt in 1998 (Taheer, 1998) as well as Indian Ocean Islands, first in Mauritius in 1986 and then in La Réunion in 2000. In a previous study, the potential for exploitative competition between larvae and the potential for interference competition between females was evaluated in the laboratory for the four polyphagous species of this fruit fly community on guava, a highly productive host plant that grows on La Réunion. A competitive hierarchy was observed, with the native fruit fly, *C. catoirii*, at the bottom of the hierarchy and the most recent invader, *B. zonata*, displaying competitive dominance over the other species (Duyck et al., 2006). This result suggested that *B. zonata* might have modified the dietary range of the other three generalist species. However, it remains unclear how the spread of this species actually affected generalist abundances and whether its impact also extended to specialist species.

We used a long-term field database containing information collected from 1991 to 2009 concerning all interactions between the members of the insect community and their host plants, including the arrival of the most recent invader, *B. zonata*, in 2000. The aim of this study was to determine how a local community resulting from successive invasions had changed over time, taking the last invasion, in 2000, as the reference point. We focused, in particular, on the following questions: (1) Is plant phylogeny a good predictor of the interactions

between Tephritidae and their host plants? (2) Does the most recent invader share hosts with all the species of the community? (3) How has the dietary range of each species changed over time?

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Species studied

The local community of phytophagous insects initially consisted of two native species: *C. catoirii*, a generalist feeding on many plants from different families, and *D. demmerezi*, a specialist feeding on plants from the Cucurbitaceae family. Five other species have since successively invaded the island. Three generalists, *C. capitata*, *C. quilicii*, and *B. zonata*, invaded the island in 1939 and 1955 and 2000, respectively. *Ceratitis capitata* and *C. quilicii* arrived from Africa, and *B. zonata* arrived from Asia. Two specialists known to feed on Cucurbitaceae host plants arrived from Africa in 1964 (*D. ciliatus*) and from Asia in 1972 (*Z. cucurbitae*). A species known to feed on plants from the Solanaceae family, *N. cyanescens*, arrived on the island from Madagascar in 1951 (see Table S1).

For each Tephritidae species, host availability during the year (i.e., phenology) and host abundance on the island were obtained (Quilici & Jeuffrault, 2001) (see Figure S1).

2.2 | Field database

Field campaigns, including studies from Vayssières (1999), Duyck, David, Pavoine, and Quilici (2008), and Jacquard (2012), were conducted by CIRAD (French Agricultural Research Centre for International Development) agents over a period of 18 years, between 1991 and 2009, to identify potential host plants for the various species of Tephritidae occurring on La Réunion and to monitor their population dynamics. Surveys covered the entire island, and included orchards, gardens, and wild areas potentially containing host species. Samples were collected in locations where species presence overlapped (see Figures S2 and S3). This overlap in species presence is confirmed by the fact that 28% (before 2000) and 19% (after 2000) of the samples hosted more than two fly species, and *B. zonata* was present with another fly species in 6% of all the samples of the study and in 42% in samples where *B. zonata* was present. Fruits were collected from trees and from the soil, if they had recently fallen, regardless of the presence or absence of potential oviposition marks. Fruit samples were weighed and placed on a grid over sand or sawdust, in a closed container. The pupae that fell into the sand or sawdust eventually emerged as adults and were then taxonomically identified to species level (Quilici & Jeuffrault, 2001). Individual data therefore consisted of the numbers of individuals emerging per fruit for each fly species, for each site and date considered.

Over the study period, 108 fruit species were identified as potential host species for one or more fruit fly species. We excluded all species that had been sampled less than four times before and four times after 2000 whatever the number of flies emerged, retaining 36 plant species belonging to 15 families (see Table S2). Over the study period,

369,499 flies from 13,782 fruit samples were identified and counted from 113 sites.

2.3 | Plant phylogeny reconstruction

The phylogeny of the 36 host plants was reconstructed on the basis of *matk* (1,500 bp) and *rbcl* (1,300 bp) chloroplast gene sequences (Hollingsworth et al., 2009). Sequences were obtained from GenBank (Benson, Karsch-Mizrachi, Lipman, Ostell, & Wheeler, 2006) or by Sanger sequencing on DNA extracts obtained from dried plant leaves with the Qiagen Dneasy plant mini kit. One primer pair was required to amplify *matk*, and two primer pairs were used to amplify *rbcl* before performing PCR (details are provided in Method S1).

The sequences of the two genes were aligned separately, with MEGA software (Tamura, Stecher, Peterson, Filipiński, & Kumar, 2013), and were then combined. We selected the best-fit substitution model for each gene, using jModelTest 2 (Darriba, Taboada, Doallo, & Posada, 2012) to evaluate models of evolution describing the different probabilities of change from one nucleotide to another to correct for unseen changes in the phylogeny. The best-fit models were GTR + G for *matk* and GTR + I + G for *rbcl*. The phylogeny was then reconstructed with MrBayes v3.2 (Ronquist et al., 2012), with each gene defined as a distinct partition of the combined alignment, due to their different models of evolution. Two runs with four Markov chains each were conducted simultaneously for 5,000,000 generations, and variations in likelihood scores were examined graphically with Tracer v1.5 (available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>). After discarding trees generated before parameter convergence (burn-in of 10%), we determined the consensus phylogeny and posterior probabilities of the nodes.

2.4 | Analysis of phylogenetic signals before the most recent invasion

We evaluated the role of plant phylogeny in structuring the fly community before the *B. zonata* invasion, comparing its explanatory power with that of other factors, by model selection. For this analysis, we transformed the dataset into a binary matrix describing the presence or absence of each Tephritidae species on each plant species, with 36 rows (plant species) and seven columns (fly species). We then modeled how the presence (probability p_{ij}) of a fly species i on a plant species j depended on fly species identity and plant species identity, using generalized estimating equations (GEE). GEE can be used to explore regression models, taking into account various models of dependence between observations (Paradis & Claude, 2002). Four models were compared. In the first one, the presence (probability p_{ij}) of a fly species i on a plant species j was modeled with one parameter per fly species (M1):

$$\text{logit}(p_{ij}) \sim a + b_i, \quad (1)$$

where a is the intercept, and b_i is the effect due to fly species i . Then we modeled fly species presence with one parameter per fly species and one parameter per plant species, firstly as a linear combination of factors (M2):

$$\text{logit}(p_{ij}) \sim a + b_i + c_j, \quad (2)$$

and then with an interaction between fly and plant species (M3):

$$\text{logit}(p_{ij}) \sim a + b_i + c_j + d_{ij}, \quad (3)$$

where c_j is the effect due to plant species identity, and d_{ij} is the interaction term. For models (1), (2), and (3), effects were evaluated with a GEE model procedure in package *geepack* (Halekoh, Højsgaard, & Yan, 2006) in R (R Core Development Team, 2015). The quasi-likelihood under the independence model criterion (QIC) for each model was computed with package *MESS* (Ekstrom, 2014) in R. The last model was similar to model (3) except that instead of being independent as in model (3), observations were assumed to be correlated, their dependence structure being defined on the basis of plant phylogeny.

The effects and QIC of model (4) were evaluated using package *ape* (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004) in R. QIC was obtained by running seven models, one per fly species, using each one parameter per plant, and summing the seven QIC values. It therefore writes as follows:

$$\text{logit}(p_{ij}) \sim b'_i + d'_{ij}, \quad (4)$$

where b'_i is the effect due to plant species identity, and d'_{ij} is the interaction term.

QIC of the four models were compared. A difference of more than 10 was considered to indicate significant support for the model with the lowest QIC (Barnett, Koper, Dobson, Schmiegelow, & Manseau, 2010).

2.5 | Measurements of niche breadth and overlap

We estimated the breadth of the niche of each fly species and the overlap between niches before and after 2000. First, for each period, total niche breadths were calculated as the number of host plant species from the full dataset, i.e., as plant species richness in the diet of the fly. We then calculated modified Shannon diversity indices, to take into account changes in the diet of the fly in terms of the frequency of host use. Confidence intervals were obtained for each of these indices, constructing 10,000 different interaction matrices by randomly sampling one sample (a single fruit) per plant species, to generate an interaction matrix of 36 rows (plants) and 7–8 columns (flies), depending on the period, reporting the numbers of flies per individual fruit for each species, while we are aware that our historical data are heterogeneous, our statistical design was chosen as it is very conservative, limiting bias due to the sampling protocol, at the expense of an increase in variance. Fruits are thought to vary in terms of their biotic capacity. Thus, insects using all plants at rates proportional to their biotic capacity in the environment should be considered more generalist than species using resources with a low biotic capacity (Blüthgen, Menzel, & Blüthgen, 2006). We took this variation between fruit species into account by normalizing each row of the 10,000 matrices. We normalized these matrices by dividing the observed number of flies of a given species per fruit by the mean total number of flies of any species per fruit. This mean has been calculated from the number of

TABLE 1 Impact of plant phylogeny structure before *Bactrocera zonata* invasion, as estimated by a generalized estimating equation (GEE) model approach and model selection

Effect	Quasi-likelihood under the independence model criterion (QIC)
Fly species (M1)	17,923
Fly species + plant species (M2)	17,522
Fly species * plant species (M3)	9,291
Fly species * plant phylogeny (M4)	9,087

The symbol + indicates that the model is additive. *Refers to the full model (with additive effects and interaction between factors).

flies of all samples for each fruit in the entire database. For comparisons of fly species independently of their total abundance, we then divided each column by its total. We denote p_{ij} as the element of the resulting interaction matrix corresponding to fly i and plant j , with for all fly species i , $\sum_{j=1}^{36} p_{ij} = 1$. The niche breadth of each fly species was determined from each of these matrices, by determining the alpha diversity of plants in the diet of the fly species concerned, in number equivalents of Shannon entropy (Jost, 2007), as follows:

$$D_{\alpha i} = \exp\left(\sum_{j=1}^{36} -p_{ij} \log(p_{ij})\right). \quad (5)$$

For each interaction matrix, we then assessed the niche overlap between each pair of fly species. We calculated the beta diversity of plants $D_{\beta(i,k)}$ used by each pair of fly species i and k transformed into number equivalents of Shannon entropy (equations 17a to c of Jost (2007)). We then transformed true beta diversity into a turnover index $T_{(i,k)}$ (varying between 0 for identical niches and 1 for totally different niches) (Jost, 2007) as follows:

$$T_{(i,k)} = (D_{\beta} - 1)/(N - 1), \quad (6)$$

where N is the number of samples. By collecting 10,000 values for each index ($D_{\alpha i}$ and $T_{(i,k)}$), we were able to approximate their distributions and calculated means and confidence intervals (2.5th and 97.5th quantiles).

3 | RESULTS

3.1 | Tephritidae community structure before 2000

An analysis of GEE models showed that the model best explaining community structure before 2000 was the M4 model taking interactions between plant phylogeny and fly species into account (see Table 1). Tephritidae species formed three groups (Figure 1). The first group (*C. catoirii*, *C. capitata*, and *C. quilicii*) fed on plants from various families, including Myrtaceae and Rosaceae, but did not feed on Cucurbitaceae (with the exception of two minor hosts for *C. capitata*). Most of the host plants of this group were available for only a few months of the year, because the fruiting period was short, and many of the plants concerned were not very abundant on the island (see Figure S1). The native species *C. catoirii* had a narrow niche breadth,

with six host plants, whereas the invasive species *C. capitata* and *C. quilicii* had a large niche breadth, with the largest numbers of host plants of the species in this fly community (21 for *C. quilicii* and 27 for *C. capitata*) (Figure 2).

The second group consisted of the native species *D. demmerezi* and the two invasive species *D. ciliatus* and *Z. cucurbitae*, which fed mostly on Cucurbitaceae and had hosts that were very abundant on the island, with fruiting throughout the year (except for one host of *Z. cucurbitae*) (see Figure S1). These species had less diverse diets than *C. capitata* and *C. quilicii*, with 10 hosts for *Z. cucurbitae* and seven each for *D. ciliatus* and *D. demmerezi* (Figure 2). The third group, corresponding to the invasive species *N. cyanescens*, fed on fewer hosts than *C. capitata* and *C. quilicii*. Most of its nine hosts belong to the Solanaceae family and were highly abundant on the island and available throughout the year (Figures 1 and 2, see Figure S1).

3.2 | Changes in niche breadth after 2000

The most recent invader, *B. zonata*, had 12 host plants and a niche breadth D_{α} of 1.83, consistent with a low diversity of plant species in its diet; the number of plant species on which *B. zonata* was abundant was very low (Table 2). The turnover indices for *B. zonata* and the other species of the community suggested that *B. zonata* had host plants in common with the polyphagous species, sharing more hosts with *C. quilicii*, resulting in a turnover index of 0.90. *B. zonata* had no

host plants in common with the other members of the community (Table 3).

The host range of oligophagous species within the existing insect community—the native species *D. demmerezi* and the three established species *N. cyanescens*, *D. ciliatus*, and *Z. cucurbitae*—remained stable after the arrival of the last invader in 2000. The D_{α} index of these four species was low, indicating that they were initially abundant on very few hosts, and this remained the case after 2000 (Table 2). The turnover indices between these species showed that, before 2000, the niches of *D. demmerezi*, *D. ciliatus*, and *Z. cucurbitae* overlapped, and that *N. cyanescens* had no host plant in common with the other three oligophagous species. This pattern also remained stable after the *B. zonata* invasion in 2000 (Table 3).

The host ranges of species sharing hosts with *B. zonata* seemed to change after the arrival of this invader, but in different ways. First, before 2000, the native *C. catoirii* was present at low levels on very small numbers of hosts (Figure 1), and its relative abundance on plants did not change after the *B. zonata* invasion (Table 2). *Ceratitidis quilicii* did not lose host plants, but its niche breadth index D_{α} seemed to be lower (nonsignificant difference; Figure 2, Table 2). *C. capitata* lost four host plants (Figure 2) and its niche breadth index D_{α} decreased significantly after 2000 (Table 2).

Turnover indices for the polyphagous species before the arrival of *B. zonata* showed that *C. quilicii* used to share hosts with *C. capitata* and *C. catoirii*, and that *C. capitata* and *C. catoirii* had almost no hosts in common. Turnover between these three species did not change

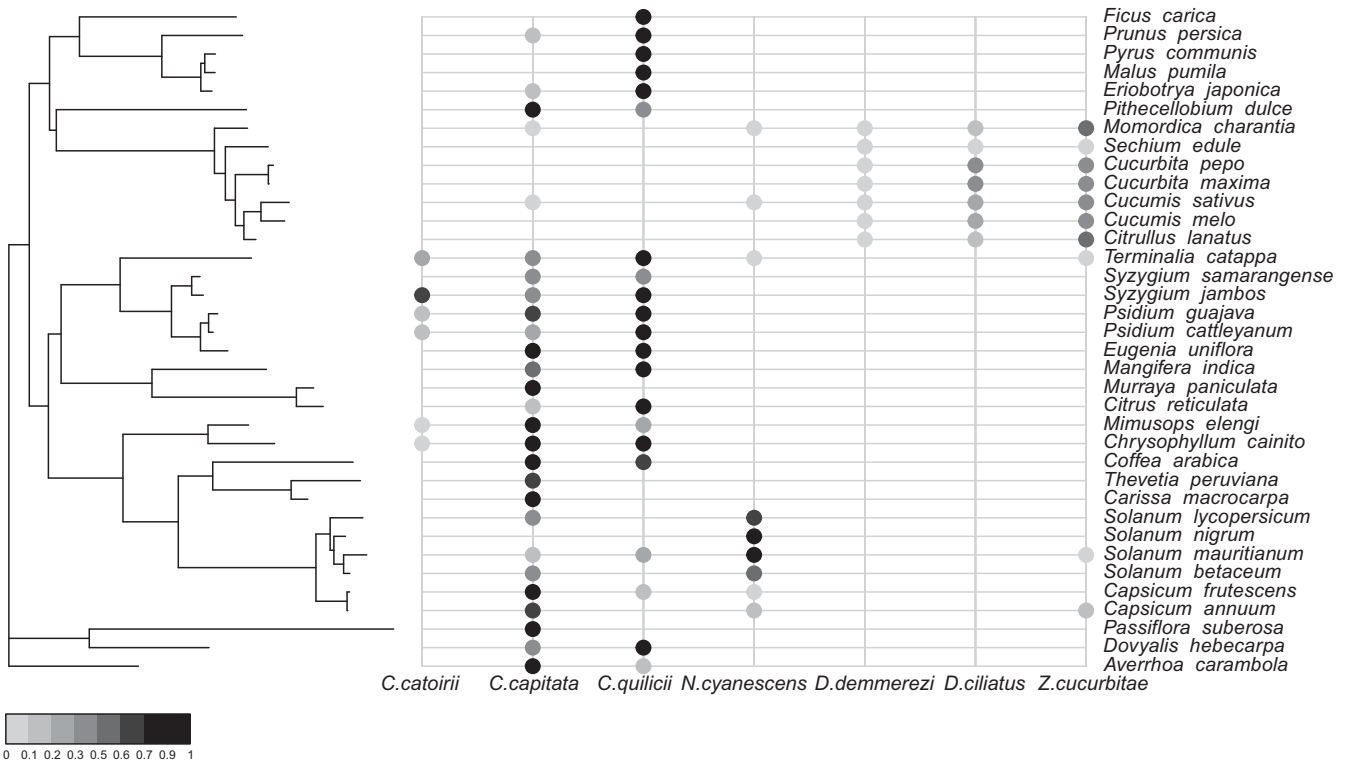


FIGURE 1 Phylogenetic distribution of host range in a community of seven Tephritidae species before the *Bactrocera zonata* invasion. The phylogenetic tree for the host plants is shown on the left, with the names of related species on the right. Each column represents a species from the Tephritidae community and each closed circle shows the proportion of the fly species present on the plant (the darker the circle, the larger the proportion)

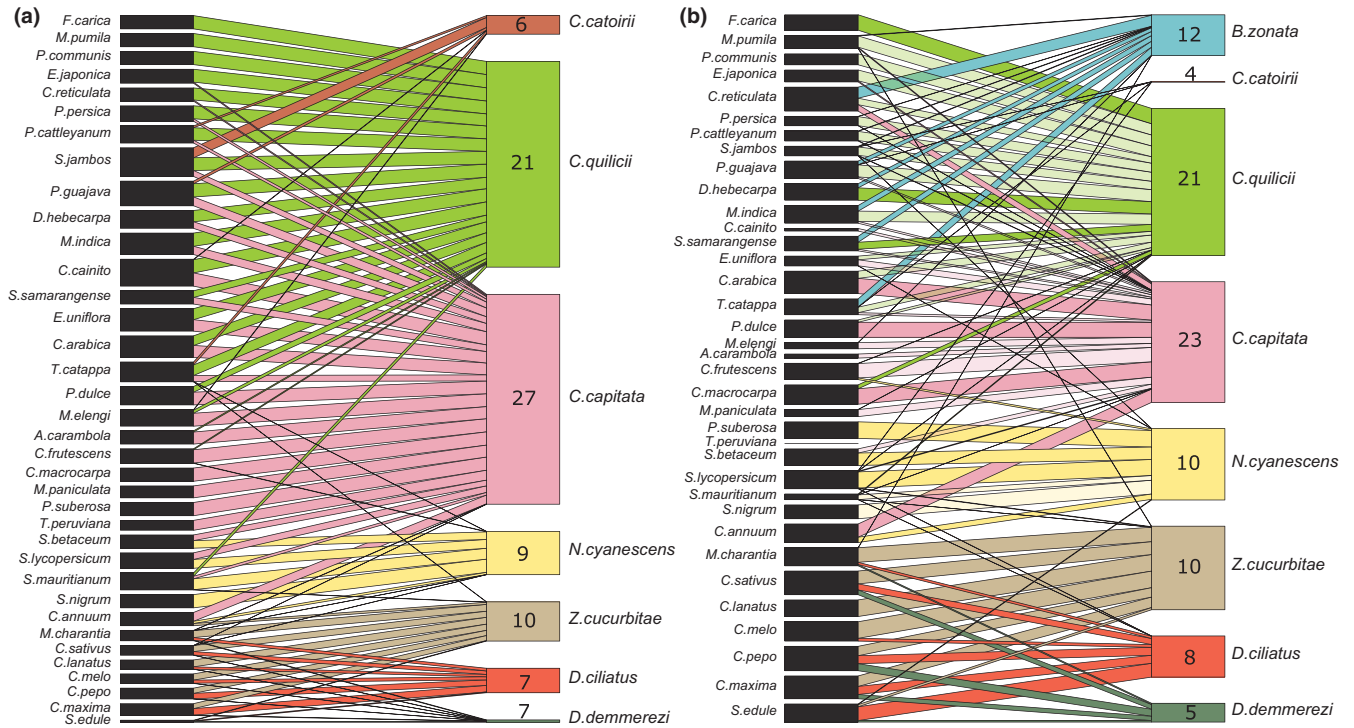


FIGURE 2 Plant-herbivore networks of Tephritidae species and their host plants before (a) and after (b) the *Bactrocera zonata* invasion. Each black rectangle represents one plant species and each colored rectangle represents a Tephritidae species. The thickness of the lines is representing the proportion of the Tephritidae species on each plant. The numbers in the colored rectangles indicate the number of host plant species per Tephritidae species. The transparent lines show the interactions that significantly decreased (± 0.10) after 2000

Species	Equivalent numbers of alpha diversity	
	Before invasion [95% CI]	After invasion [95% CI]
Polyphagous species		
<i>Ceratitis catoirii</i>	1.27 [1.00; 2.30]	1.00 [1.00; 1.00]
<i>Ceratitis capitata</i>	10.37 [7.45; 13.33]	5.24 [2.89; 7.75]
<i>Ceratitis quilicii</i>	8.91 [6.08; 11.66]	6.13 [3.22; 9.23]
Oligophagous species		
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	2.83 [1.22; 4.34]	3.46 [1.90; 5.30]
<i>Dacus demmeresi</i>	1.02 [1.00; 1.47]	1.30 [1.00; 2.60]
<i>Dacus ciliatus</i>	1.61 [1.00; 3.16]	1.91 [1.00; 3.53]
<i>Zeugodacus cucurbitae</i>	2.36 [1.00; 4.48]	3.53 [1.87; 5.17]
Most recent invader		
<i>Bactrocera zonata</i>	-	1.83 [1.00; 3.55]

Squared brackets represent the 95% confidence intervals obtained by bootstrapping (see Materials and Methods).

significantly after 2000, whereas turnover between *C. quilicii* and the other two species seemed to increase (Table 3).

4 | DISCUSSION

This study highlighted the significant role of the host plant phylogeny on the community structure of the seven Tephritidae species. It also

TABLE 2 Equivalent numbers of alpha diversity of each Tephritidae species before and after *Bactrocera zonata* invasion

showed that the arrival of an invasive species seemed to affect the diet range of established species sharing hosts with the invader.

Before 2000, generalist species, including *C. catoirii*, *C. capitata*, and *C. quilicii*, were found to feed on many hosts from a large number of different families, with the exception of the Cucurbitaceae family. *Ceratitis quilicii* had more hosts in common with *C. capitata* and *C. catoirii* than these two species had in common with each other. *Ceratitis catoirii* is native to the island, and *C. capitata* was the first fruit fly species

TABLE 3 Turnover between *Bactrocera zonata* and the other species of the community (A), all oligophagous species (B) and between polyphagous species (C) before and after 2000

Species	Turnover of beta diversity	
	Before invasion [95% CI]	After invasion [95% CI]
(A)		
<i>B. zonata</i> vs. <i>Ceratitis catoirii</i>	-	0.97 [0.59; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Ceratitis capitata</i>	-	0.96 [0.72; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Ceratitis quilicii</i>	-	0.90 [0.55; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Neoceratitis cyanescens</i>	-	1.00 [1.00; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Dacus demmerezi</i>	-	1.00 [1.00; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Dacus ciliatus</i>	-	1.00 [1.00; 1.00]
<i>B. zonata</i> vs. <i>Zeugodacus cucurbitae</i>	-	1.00 [1.00; 1.00]
(B)		
<i>D. demmerezi</i> vs. <i>D. ciliatus</i>	0.62 [0.00; 1.00]	0.71 [0.05; 1.00]
<i>D. demmerezi</i> vs. <i>Z. cucurbitae</i>	0.67 [0.03; 1.00]	0.75 [0.16; 1.00]
<i>Z. cucurbitae</i> vs. <i>D. ciliatus</i>	0.70 [0.09; 1.00]	0.80 [0.24; 1.00]
<i>N. cyanescens</i> vs. <i>D. demmerezi</i>	1.00 [1.00; 1.00]	1.00 [1.00; 1.00]
<i>N. cyanescens</i> vs. <i>D. ciliatus</i>	1.00 [1.00; 1.00]	1.00 [1.00; 1.00]
<i>N. cyanescens</i> vs. <i>Z. cucurbitae</i>	1.00 [1.00; 1.00]	0.99 [0.95; 1.00]
(C)		
<i>C. catoirii</i> vs. <i>C. capitata</i>	0.93 [0.76; 1.00]	0.94 [0.82; 1.00]
<i>C. catoirii</i> vs. <i>C. quilicii</i>	0.73 [0.42; 0.97]	0.88 [0.47; 1.00]
<i>C. capitata</i> vs. <i>C. quilicii</i>	0.78 [0.60; 0.92]	0.91 [0.69; 1.00]

Squared brackets represent the 95% confidence intervals obtained by bootstrapping (see Materials and Methods).

to invade the island. These species have, therefore, been interacting for a long time, potentially accounting for the clear niche partitioning between these two species, enabling them to coexist and to avoid competition (limiting similarity theory). Specialist species fed on fewer host species, and these hosts belonged to the Cucurbitaceae family for *D. demmerezi*, *D. ciliatus*, and *Z. cucurbitae*, and to the Solanaceae for *N. cyanescens*. There was similar large niche overlaps between the three species feeding on Cucurbitaceae, consistent with an absence of competitive exclusion among these species.

Host plant abundance is known to shape the structure of insect communities and phenological variation favors the coexistence of specialists and generalists (Wilson & Yoshimura, 1994). This pattern was observed here, with generalist species feeding mostly on low-abundance plants available for only a few months during the year, requiring them to switch from one plant to another, whereas the specialists mostly fed on highly abundant plants available all year round, providing a permanent resource. The large number of different plants in the diets of generalists may be considered an advantage in the long term, enabling these species to survive changes to the flora in their environment more easily. However, the long duration of host availability for specialists allows a better foraging efficiency (Strickler, 1979). Most of the hosts of the specialist species in this fruit fly community belonged to a single plant family (Cucurbitaceae or Solanaceae), the members of which probably have similar traits, due to their phylogenetic relatedness (Rasman & Agrawal, 2011). Our results confirm that host plant phylogeny accounts for some of the

structure of the fly community. The interaction between Tephritidae species and closely related plants had been outlined in many studies (De Meyer & Freidberg, 2012; White, 2006) and in a laboratory study, the influence of host plant phylogeny was found for a specialist fruit fly in laboratory but not for a generalist fruit fly (Balagawi, Drew, & Clarke, 2013). However, an assessment of host plant traits, rather than a phylogenetic proxy of plant trait similarity, would increase our understanding of insect specialization and community structure (Gerhold, Cahill, Winter, Bartish, & Prinzing, 2015). For instance, the host plant may produce chemical defense compounds active against herbivores. Many members of the Solanaceae family, on which *N. cyanescens* feeds, produce alkaloids that can be toxic or lethal to herbivores (Chowański et al., 2016). The use of such plants as a dietary resource requires the physiological adaptation of the insect, rendering it resistant to the compound. Specialist insects may also have to adapt to plant morphology. For example, Cucurbitaceae fruits, on which the specialist insects *D. demmerezi*, *D. ciliatus*, and *Z. cucurbitae* feed, have hard tissues requiring a robust ovipositor for egg-laying.

This study provides insight into the persistence of community complexity in natural conditions over time and in the face of major disturbances, such as invasion. The fly community of La Réunion was monitored over time, with data available for the periods before and after *B. zonata* invasion. This invader fed on few hosts on which it is highly abundant, which is surprising because this species is known to be generalist. The few plants species attacked by *B. zonata* in La Réunion are either identical or closely related to its hosts in its native

area suggesting that at least during its initial stage of colonization, *B. zonata* seems to exploit favorable hosts.

After 2000, the studied community underwent a horizontal reorganization with the niche range of the established species changing in various ways. Oligophagous species had no host in common with *B. zonata* and underwent no major change in diet. The two generalist species, *C. quilicii* and *C. capitata*, displayed a general decrease in host plant diversity, suggesting possible ongoing host specialization. This finding is in agreement with theory suggesting that host specialization is frequently promoted by competition (MacArthur & Levins, 1964). *Ceratitis capitata* has disappeared from some host plants and became rare on previous major hosts, such as mango, guava, Indian almond, and star apple. *Ceratitis quilicii* did not lose host plants, but it did become rare on some plants that were previously major hosts. These two species (*C. capitata* and *C. quilicii*) tended to have fewer hosts in common after the invasion than before. The endemic species *C. catoirii*, which is known to be polyphagous despite not being very competitive, had a very small number of hosts before 2000, and its diet did not change after this date. This situation may reflect a long period of competition with *C. capitata* and *C. quilicii*, which may have lowered its abundance on some of its hosts.

There is no direct evidence of a causal effect of *B. zonata* on the observed dietary changes because the lost hosts and the ones on which *C. capitata* and *C. quilicii* become rare are only partly shared by *B. zonata*. However, the lack of change in the diets of species not sharing hosts with *B. zonata* and the decrease of *C. capitata* and *C. quilicii* on major hosts of *B. zonata* such as mango, peach, and Indian almond suggests that this invasion contributed to the modifications observed in generalist species. Such niche range dynamics may also reflect factors such as the urbanization of wild habitats, leading destruction of the hosts of generalist species but not those of specialists (mostly crops). It can also be due to the geographic niche of *B. zonata*, which is mainly present at low altitude, while specialist species are present at both altitudes (see Figure S3). One other potential limitation of this study is that we lack information about the distribution of host plants on the island. The geographic distribution of host plants can influence the niches occupied by Tephritidae and their interactions with plants.

Our study provides insight into the structural dynamics of a community of phytophagous insects with different levels of specialization. This community is the result of a succession of Tephritidae invasions, and it may be affected by additional invasions. For example, another Tephritidae species, *B. dorsalis*, is present in various areas in the Indian Ocean (Hassani et al., 2016), and there is a high risk of this species invading La Réunion. This species is known to be highly polyphagous and competitive (Clarke et al., 2005) and would therefore be expected to compete with the Tephritidae species already present on La Réunion. To better predict potential niche displacement in response to new invasive competitor a detailed studies comparing fundamental host range provided by laboratory experiments (Hafsi et al., 2016) with realized host range in the field will be necessary. Conversely, La Réunion is frequently invaded by new plant species that could become potential host plants for Tephritidae species, and changes in agricultural practices may modify host plant availability on the island. This

study contributes to our knowledge of the range of plants at risk of being attacked by future invaders based on knowledge of the host plants of potential insect invaders in their native areas and the role of plant phylogeny in determining community structure. Plants within the invaded area that are related to hosts in the native area may be at particularly high risk of attack.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Jim Payet and Serge Glénac for collecting leaf samples for DNA extractions. We are also thanking Murielle Hoareau for her assistance with molecular manipulations and Frédéric Chiroleu for his assistance in statistic. We thank CIRAD agents, including Jim Payet, Serge Glénac, Antoine Franck, Patrick Turpin, and Christophe Simiand, for collecting field data. We are grateful to the Alex Edelman & Associates for revising the English. This work was funded by the European Union: European Regional Development Fund (ERDF), by the Conseil Régional de la Réunion and by the Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). MCM was awarded a PhD grant by the Ecole Doctorale Science Technologie Santé (Université de la Réunion). Special thanks go to Serge Quilici, who initiated this study, but died on March 1, 2015, before its completion.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

PFD, SQ conceived the project. MCM did the molecular work and assembled the data. FM, MCM, PL, and VR analyzed the data. BF, MCM, PFD, and VR contributed to the manuscript design and discussion. All the authors commented and improved the manuscript.

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

REFERENCES

- Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14, 359–376.
- Aluja, M., & Mangan, R. L. (2008). Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: Critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annual Review of Entomology*, 53, 473–502.
- Balagawi, S., Drew, R. A., & Clarke, A. R. (2013). Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: Is either theory useful? *Arthropod-Plant Interactions*, 7, 299–313.
- Barnett, A. G., Koper, N., Dobson, A. J., Schmiegelow, F., & Manseau, M. (2010). Using information criteria to select the correct variance-covariance structure for longitudinal data in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 15–24.
- Benson, D. A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., & Wheeler, D. L. (2006). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 34, 16–20.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Byrnes, J. E., Reynolds, P. L., & Stachowicz, J. J. (2007). Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *PLoS One*, 2, e295.
- Chowański, S., Adamski, Z., Marciniak, P., Rosiński, G., Büyükgüzel, E., Büyükgüzel, K., ... Lelario, F. (2016). A review of bioinsecticidal activity of Solanaceae alkaloids. *Toxins (Basel)*, 8, 60.

- Clarke, A. R. (2017). Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the 'generalism' debate. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120, 245–257.
- 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.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772–772.
- De Meyer, M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssières, J.-F., & Virgilio, M. (2015). A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *ZooKeys*, 540, 539–557.
- De Meyer, M., & Freidberg, A. (2012). Taxonomic revision of the fruit fly genus *Neoceratitis* Hendel (Diptera: Tephritidae). *Zootaxa*, 3223, 24–39.
- De Meyer, M., Mwatawala, M., Copeland, R. S., & Virgilio, M. (2016). Description of new *Ceratitis* species (Diptera: Tephritidae) from Africa, or how morphological and DNA data are complementary in discovering unknown species and matching sexes. *European Journal of Taxonomy*, 233, 1–23.
- 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., Courtice, A., & Teakle, D. (1983). Bacteria as a natural source of food for adult fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, 60, 279–284.
- Duyck, P.-F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R., & Quilici, S. (2006). Importance of competition mechanisms in successive invasion by polyphagous Tephritids in la Réunion. *Ecology*, 87, 1770–1780.
- Duyck, P.-F., David, P., Pavoine, S., & Quilici, S. (2008). Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, 33, 439–452.
- Ekstrom, C. (2014). *MESS: Miscellaneous esoteric statistical scripts. R package version 0.3*. <https://CRAN.R-project.org/package=MESS>
- Facon, B., Pointier, J.-P., Jarne, P., Sarda, V., & David, P. (2008). High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology*, 18, 363–367.
- Fontaine, C., & Thébault, E. (2015). Comparing the conservatism of ecological interactions in plant–pollinator and plant–herbivore networks. *Population Ecology*, 57, 29–36.
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600–614.
- Gurnell, J., Wauters, L. A., Lurz, P. W., & Tosi, G. (2004). Alien species and interspecific competition: Effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 73, 26–35.
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B., & Duyck, P.-F. (2016). Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): Does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology*, 16, 40.
- Halekoh, U., Højsgaard, S., & Yan, J. (2006). The R package geepack for generalized estimating equations. *Journal of Statistical Software*, 15, 1–11.
- Hassani, I. M., Raveloson-Ravaomanarivo, L. H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., ... Duyck, P. F. (2016). Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros. *Bulletin of Entomological Research*, 106, 749–758.
- Hollingsworth, P. M., Forrest, L. L., Spouge, J. L., Hajibabaei, M., Ratnasingham, S., Van Der Bank, M., ... Fazekas, A. J. (2009). A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12794–12797.
- Jacquard, C. (2012). *Structuration génétique et compétition au sein du complexe des Dacini (Diptera: Tephritidae), nuisibles aux Cucurbitacées à l'île de La Réunion*. PhD thesis La Réunion: University of La Réunion.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.
- Kapoor, V. C. (1993). *Indian fruit flies: (Insecta: Diptera: Tephritidae)*. New Delhi, India: Oxford & Ibh Publishing Co., Pvt. Ltd.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Tilman, D. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Li, S. P., Cadotte, M. W., Meiners, S. J., Hua, Z. S., Shu, H. Y., Li, J. T., & Shu, W. S. (2015). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18, 1285–1292.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 51, 1207–1210.
- McDowall, R. (2003). Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: A new look at an old problem. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132, 229–238.
- McKey, D. 1979. *The distribution of secondary compounds within plants. Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites* (pp. 55–133). New York, USA: Academic Press.
- Murphy, G. E., & Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4, 91–103.
- Paradis, E., & Claude, J. (2002). Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, 218, 175–185.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Phillips, B. L., & Shine, R. (2004). Adapting to an invasive species: Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 17150–17155.
- Quilici, S., & Jeuffraut, E. (2001) *Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles*. St André, La Réunion: PRMF/COI, Imp. Graphica.
- Rasmann, S., & Agrawal, A. A. (2011). Evolution of specialization: A phylogenetic study of host range in the red milkweed beetle (*Tetraopes tetraophthalmus*). *The American Naturalist*, 177, 728–737.
- Ravigné, V., Dieckmann, U., & Olivieri, I. (2009). Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *The American Naturalist*, 174, E141–E169.
- Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927–939.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Roy, H. E., Rhule, E., Harding, S., Handley, L.-J. L., Poland, R. L., Riddick, E. W., & Steenberg, T. (2011). Living with the enemy: Parasites and pathogens of the ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 56, 663.
- Strauss, S. Y., Lau, J. A., & Carroll, S. P. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: What do introductions tell us about natural communities? *Ecology Letters*, 9, 357–374.
- Strickler, K. (1979). Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology*, 60, 998–1009.
- Taher, M. (1998). *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. *Disease and pest outbreaks. Arab Near East Plant Protection Newsletter* 27: 30
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipowski, A., & Kumar, S. (2013). MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 2725–2729.
- Tran, T. N. Q., Jackson, M. C., Sheath, D., Verreycken, H., & Britton, J. R. (2015). Patterns of trophic niche divergence between invasive and native fishes in wild communities are predictable from mesocosm studies. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1071–1080.

- Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M., & Rasmussen, J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401, 464–467.
- Vayssières, J.-F. (1999). *Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera Tephritidae) ravageurs des Cucurbitaceae à La Réunion*. PhD thesis La Réunion: University of la Réunion.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14, 702–708.
- White, I. M. (2006). Taxonomy of the Dacina (Diptera: Tephritidae) of Africa and the Middle East. *African Entomology*, 1–156.
- White, I. M., & Elson-Harris, M. M. (1992). *Fruit flies of economic significance: Their identification and bionomics*. Wallingford, UK: CAB International.
- White, E. M., Wilson, J. C., & Clarke, A. R. (2006). Biotic indirect effects: A neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions*, 12, 443–455.
- Wilson, D. S., & Yoshimura, J. (1994). On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist*, 144, 692–707.
- Yee, W. (2003). Effects of cherries, honeydew, and bird feces on longevity and fecundity of *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 32, 726–735.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Charlery de la Masselière M, Ravigné V, Facon B, et al. Changes in phytophagous insect host ranges following the invasion of their community: Long-term data for fruit flies. *Ecol Evol*. 2017;00:1–10. <https://doi.org/10.1002/ece3.2968>

Article 1 :
Informations Supplémentaires







Species	Diet range	Invasion	Native area	Picture
<i>Ceratitis catoirii</i>	Polyphagous	Native	Reunion Island	
<i>Ceratitis capitata</i>	Polyphagous	1939	Africa	
<i>Ceratitis quilicii</i>	Polyphagous	1955	Africa	
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	Oligophagous (Solanaceae family)	1951	Madagascar	
<i>Dacus demmerezi</i>	Oligophagous (Cucurbitaceae family)	Native	Reunion Island	
<i>Dacus ciliatus</i>	Oligophagous (Cucurbitaceae family)	1964	Africa	
<i>Zeugodacus cucurbitae</i>	Oligophagous (Cucurbitaceae family)	1972	Asia	
<i>Bactrocera zonata</i>	Polyphagous	2000	Asia	

Table S1: Characteristics of each species of the Tephritidae community on La Réunion (Picture © Antoine Franck, CIRAD).

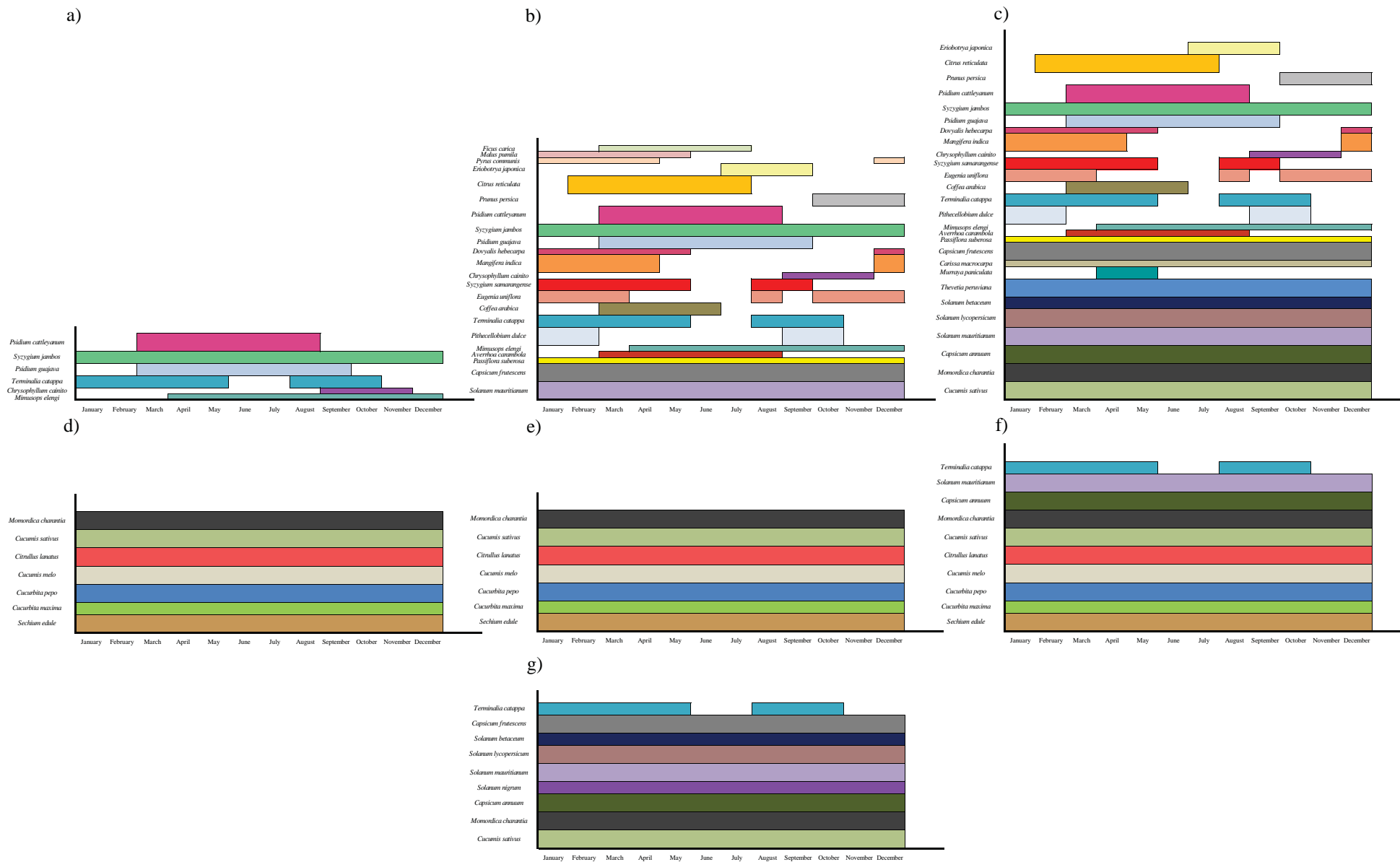


Figure S1: Host plant availability in the diets of (a) *Ceratitis catoirii*, (b) *Ceratitis quilicii*, (c) *Ceratitis capitata*, (d) *Dacus ciliatus*, (e) *Dacus demmerezi*, (f) *Zeugodacus cucurbitae* and (g) *Neoceratitis cyanescens* before the last invasion. Each colored bar represents one host plant species. The thickness of the bar represents the abundance of the plant on the island and the length of the bar represents the 4 seasonality of its fruits.

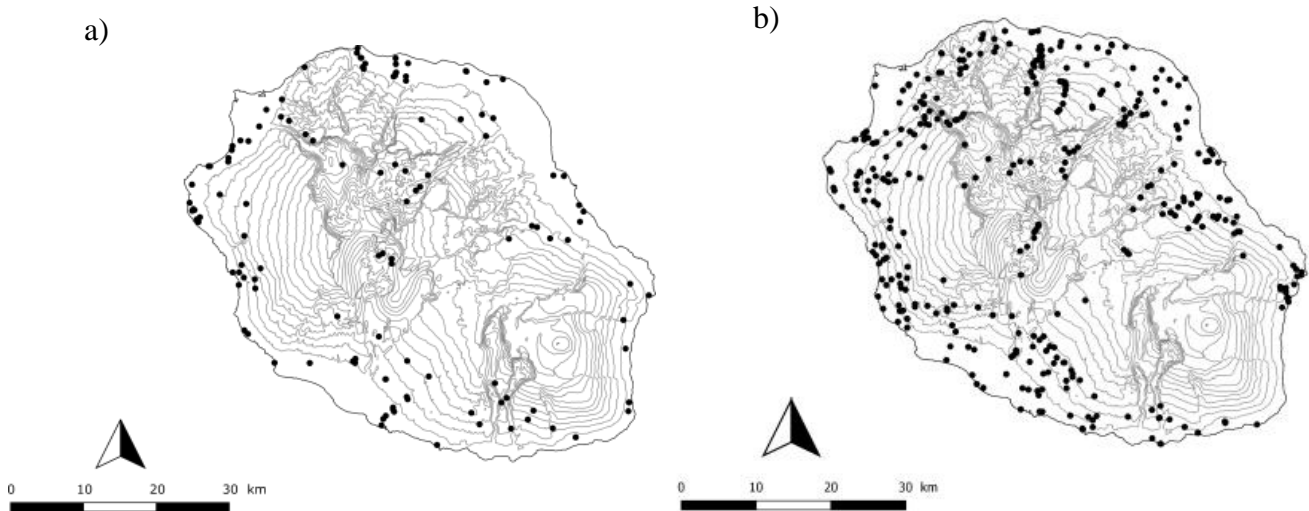


Figure S2: Geographic distributions of all samples before (a) and after (b) 2000.

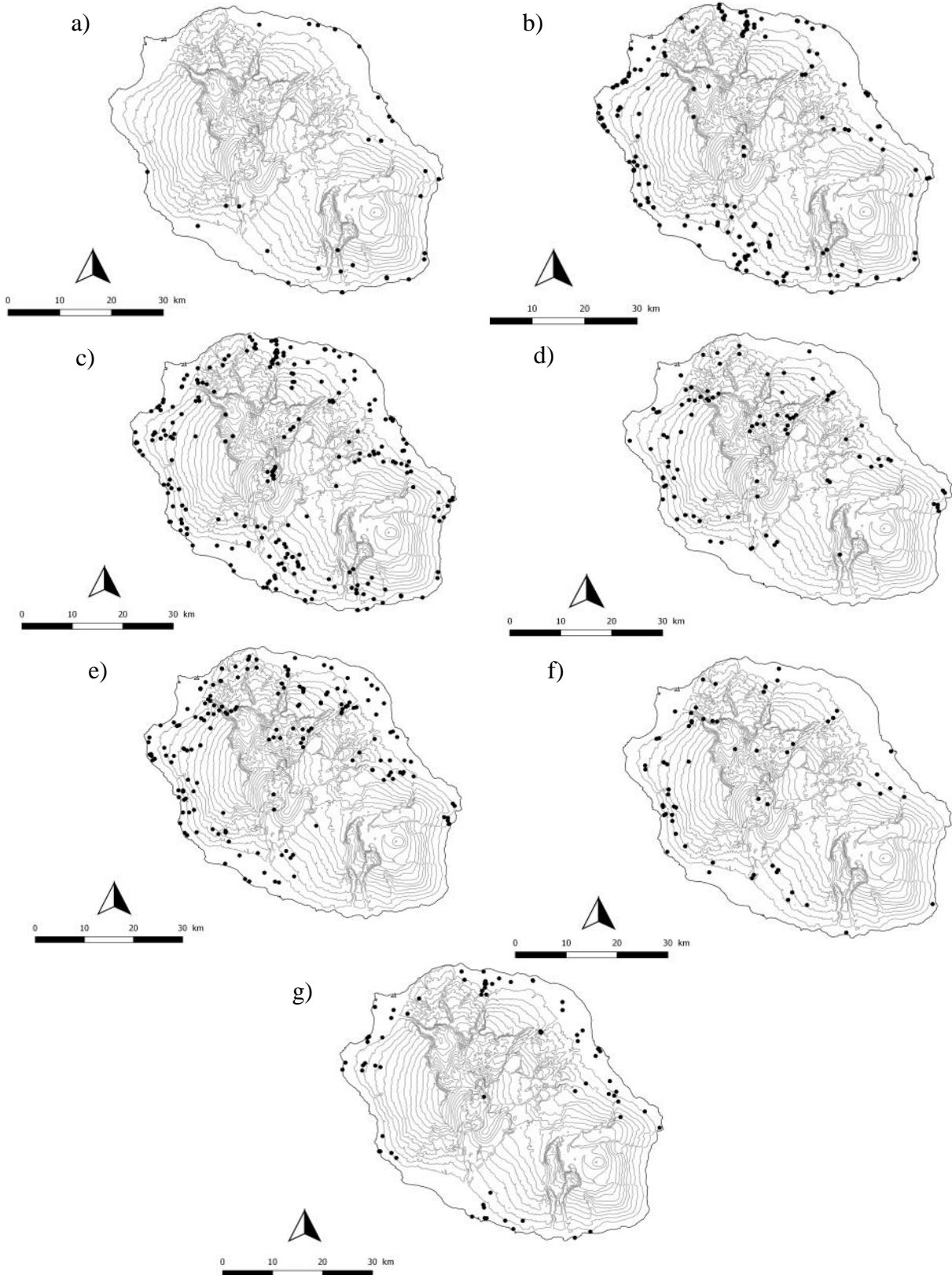


Figure S3: Presence of *C. catoirii* (a), *C. capitata* (b), *C. quilicii* (c), *D. demmerezi* (d), *Z. cucurbitae* (e), *N. cyanescens* (f) and *B. zonata* (g) in samples for both periods.

Plant family	Plant species	Number of samples	
		Before 2000	After 2000
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	13	838
Apocynaceae	<i>Carissa macrocarpa</i>	9	45
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	115	2174
	<i>Thevetia peruviana</i>	4	100
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	276	7
	<i>Cucumis melo</i>	51	6
	<i>Cucumis sativus</i>	577	116
	<i>Cucurbita maxima</i>	643	675
	<i>Cucurbita pepo</i>	610	85
	<i>Momordica charantia</i>	270	838
	<i>Sechium edule</i>	51	130
Fabaceae	<i>Pithecellobium dulce</i>	33	47
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	5	17
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	68	110
	<i>Psidium cattleianum</i>	177	1245
	<i>Psidium guajava</i>	26	1421
	<i>Syzygium jambos</i>	36	1020
	<i>Syzygium samarangense</i>	6	54
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i>	12	44
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i>	12	5
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i>	71	149
	<i>Malus pumila</i>	6	38
	<i>Prunus persica</i>	52	221
	<i>Pyrus communis</i>	4	51
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	123	64
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i>	22	26
	<i>Murraya paniculata</i>	24	90
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cainito</i>	28	14
	<i>Mimusops elengi</i>	51	144
Salicaceae	<i>Dovyalis hebecarpa</i>	21	4
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i>	20	25
	<i>Capsicum frutescens</i>	40	59
	<i>Solanum betaceum</i>	10	4
	<i>Solanum lycopersicum</i>	11	71
	<i>Solanum mauritianum</i>	74	588
	<i>Solanum nigrum</i>	9	6

Table S2: Plant species and their families, analyzed in this study. The number of samples for each plant species is given before and after the *Bactrocera zonata* invasion

Methods S1: Primers used and PCR details

One primer pair was required to amplify *matk* (forward: 5'-CGA TCW ATT CAT TCA ATA TTT C-3' and reverse: 5'- TCT AGC ACA MGA AAG TCG AAG T -3) and two primer pairs were used to amplify *rbcl* (forward 1: 5'-ATG TCA CCA CAA ACA GAG AC 3'- and reverse 1: 5'- AGC AGC TAG TTC AGG ACT CC -3'; primers 636F and 724R from (Fay *et al.* 1997)). PCR was performed with 2 µL of DNA and 23 µL of GoTaq G2 flexi DNA polymerase mix (Promega). Amplification began with an initial denaturation at 95°C for 1 minute, which was followed by 26 cycles of 94°C for 1 minute, annealing at 58°C for *rbcl* and 55°C for *matk* for 30 seconds, and extension at 72°C for 1 minute, and a final extension at 72°C for 7 minutes. All PCR products were subjected to electrophoresis in 2% agarose gels, stained with ethidium bromide and viewed under UV light. PCR products were purified using the Healthcare-Illustra GFX PCR DNA and Gel Band Purification Kit (Buckinghamshire, UK) and sequenced by MACROGEN.

Chapitre 2 :

Rôle du degré de spécialisation dans la relation entre la préférence et la performance

Ce chapitre correspond au manuscrit soumis le 26/05/17 dans la revue *Scientific Reports* et en révisions depuis le 16/06/17, inséré après un bref résumé :

Charlery de la Masselière, M., Facon, B., Hafsi A., & Duyck, P.F. Diet breadth modulates preference-performance relationship in a phytophagous insect community.

Contexte

La spécialisation fondamentale est déterminée par l'évolution conjointe de deux traits : la préférence des femelles et la performance des larves. Chez la plupart des insectes, les larves sont moins mobiles que les adultes et leur succès de développement dépend donc du choix de la plante hôte effectué par les femelles. Les plantes étant de qualités nutritionnelles variables, les femelles auront intérêt à maximiser leur valeur sélective en choisissant des plantes sur lesquelles les larves se développeront de façon optimale (« *mother knows best hypothesis* »). La relation entre la préférence des femelles et la performance des larves n'est pas toujours apparente et semble être plus importante pour les espèces spécialistes (Gripenberg *et al.* 2010).

Approches

L'objectif de ce chapitre 2 est de déterminer la gamme d'hôtes potentielle sur laquelle les femelles sont capables de pondre et si celle-ci est corrélée avec la gamme d'hôtes potentielle sur laquelle les larves sont capable de survivre. Nous déterminerons ensuite si cette corrélation dépend du degré de spécialisation des espèces. Pour répondre à cet objectif, six espèces de Tephritidae ont été étudiées : quatre généralistes (*C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata*) et deux spécialistes de la famille des Cucurbitaceae (*D. demmerezzi* et *Z. cucurbitae*). *Dacus ciliatus* n'a pas été incluse dans les expériences à cause de difficultés d'élevage et *N. cyanescens* non plus pour différentes raisons (voir discussion dans « Le cas de *N. cyanescens* » ci-dessous). La préférence et la performance ont été évaluées sur 29 plantes appartenant à 15 familles différentes connues pour être communément attaquées par les espèces de Tephritidae de la communauté de La Réunion. Nous avons évalué la préférence des adultes en déterminant le nombre d'œufs pondus sur des pondoires artificiels contenant un morceau de fruit. La

performance des larves a été mesurée en évaluant la survie larvaire de chaque espèce sur des milieux effectués à partir de pulpe de fruit.

Résultats et discussion

Ce chapitre a permis de connaître avec précision les plantes sur lesquelles les femelles sont capable de pondre (basé uniquement sur le stimulus olfactif) en milieu contrôlé. Il a aussi permis de montrer une forte relation entre ces préférences et la performance des larves pour les spécialistes contrairement aux généralistes où aucune relation n'a été mise en évidence. Les femelles spécialistes sont beaucoup plus sélectives que les généralistes et ont pondu majoritairement sur des plantes appartenant à la famille des Cucurbitaceae. A l'opposé, les généralistes ont pondu dans tous les fruits même ceux n'étant pas connus comme étant des hôtes sur le terrain (voir Chapitre 1).

La grande complexité induite par la variation de ressources dont font face les généralistes induit un nombre important d'informations à intégrer sur la qualité de leurs hôtes. Une sélectivité précise et rapide sur de nombreux hôtes peut être couteuse engendrant une plus faible sélectivité (« *neural limitation constrain* »). De plus, les larves des espèces généralistes sont capables de survivre sur de nombreux fruits connus pour être riches en composés nutritifs tel qu'un fort taux de sucre, et pour n'avoir pas ou peu de composés toxiques (Hafsi *et al.* 2016, Clarke 2017). Cette bonne survie pour de nombreux fruits hôtes ne nécessite pas une forte sélectivité des femelles, les conséquences en termes de survie larvaire étant moins sévères que pour les spécialistes dont les larves survivent sur peu de plantes.

Limites de ce chapitre :

Cette approche expérimentale qui est complète par l'utilisation d'un grand nombre d'espèces de mouches ainsi qu'un grand nombre d'espèces de plantes engendre cependant certaines limites. Tout d'abord, nous nous sommes focalisés sur le stimulus olfactif afin de pouvoir déterminer son rôle dans les préférences des femelles. Nous avons donc utilisé le même dispositif de couleur et de texture pour tous les pondoires afin d'homogénéiser les stimuli visuels et tactiles. De plus, l'utilisation de cinq femelles par cage afin de maximiser la probabilité de pontes, peut apporter un biais sur le fait que nous ne connaissons pas avec exactitude le nombre de femelles ayant pondu.

Le cas de *N. cyanescens* :

Pourquoi l'exclure ?

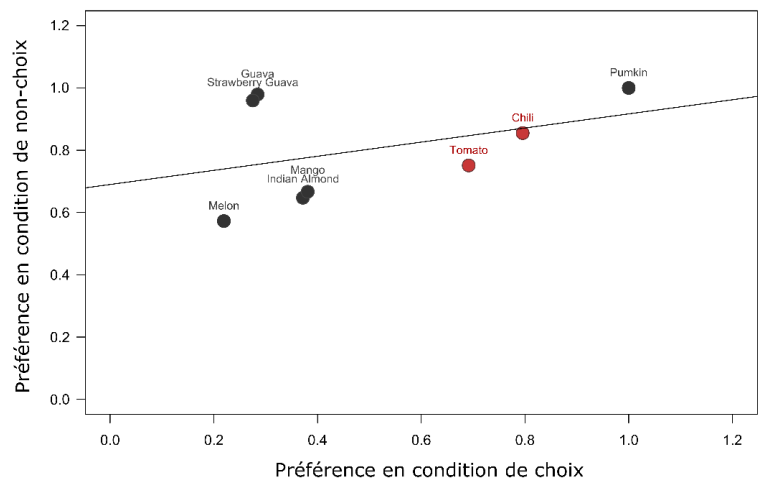
Neoceratitis cyanescens est une espèce se nourrissant majoritairement de plantes appartenant à la famille des Solanaceae (voir Chapitre 1). Malgré la largeur de sa gamme d'hôtes proche de celle des spécialistes des Cucurbitaceae, l'adaptation aux Solanaceae n'est pas directement comparable à celle

des Cucurbitaceae. *Neoceratitis cyanescens* étant la seule de la communauté à se nourrir majoritairement de la famille des Solanaceae, il est difficile de tirer des généralités. Pour étudier les différences entre les généralistes et les spécialistes dans la relation entre la préférence et la performance, nous avons préféré retirer cette espèce mais les résultats pour cette espèce sont présentés et discutés ci-dessous.

Résultats sur la relation préférence/performance de cette espèce :

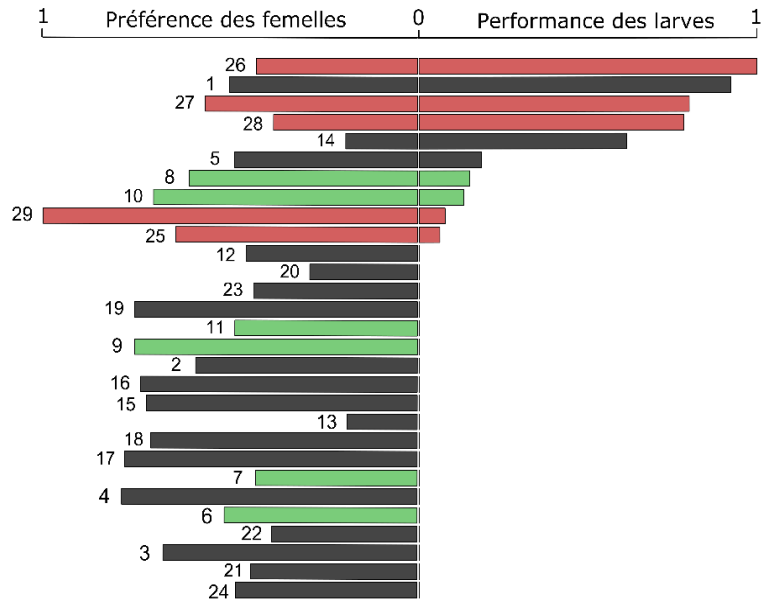
La comparaison entre la préférence de ponte estimée par l'expérience de choix et de non choix montre une corrélation positive mais non significative ($r = 0.19$, p -value = 0.06) (Fig. A).

Figure A. Relation entre les préférences en condition de choix et de non choix pour *N. cyanescens*. Le nombre d'œufs a été transformé pour avoir le nombre le plus élevé égal à 1 dans les deux séries d'expériences. Les fruits en rouge représentent les fruits appartenant à la famille des Solanaceae.



Les femelles pondent sur une grande diversité de plantes ($D_\alpha = 25.9$ [24.2 ; 27.2]). Cette préférence en situation de non choix est fortement influencée par l'espèce du fruit ($\Delta dev_{28, 175} = 1817.4$, p -value < 0.0001) et il n'y a aucune plante sur laquelle *N. cyanescens* ne pond pas (Fig. B). Les larves de *N. cyanescens* survivent sur une gamme restreinte de plantes appartenant majoritairement à la famille des Solanaceae. Les détails de la survie de cette espèce sont disponibles pour 23 espèces de plantes dans l'étude de Hafsi *et al.* (2016) (Fig. B).

Figure B. Préférence des femelles et performance des larves de *N. cyanescens* sur 29 espèces de fruits différentes. Chaque numéro représente une espèce de fruit (voir Tableau 1 de l'article). Les barres vertes représentent les plantes appartenant à la famille des Cucurbitaceae, les barres rouges celles appartenant à la famille des Solanaceae et les noires aux autres familles.



Pour finir, il n'existe pas de relation positive entre la préférence des femelles et la performance des larves pour cette espèce ($Adev_{1,27} = 22.9$, p-value = 0.12).

Discussion sur l'espèce *N. cyanescens*

Cette espèce présente une stratégie d'interaction avec l'hôte surprenante. En effet, elle montre un comportement de ponte qui s'apparente à celui des généralistes, c'est-à-dire pondant sur toutes les plantes avec une préférence pour certaines d'entre elles. Malgré ce comportement généraliste, elle présente des performances qui s'apparentent à celles des spécialistes à savoir une survie restreinte majoritairement sur les plantes appartenant à la famille des Solanaceae. Le degré de spécialisation de cette espèce semble se manifester au travers des performances larvaires car ce sont les larves qui survivent sur une gamme d'hôtes restreinte. Cette stratégie ne semble pas être la plus optimale en termes de valeur sélective car pondre sur beaucoup de plantes alors que la survie est restreinte ne permet pas de maximiser le nombre de descendants en fonction du nombre d'œufs pondus. Cette stratégie de ponte peut aussi être expliquée par l'utilisation unique du stimulus olfactif testé dans notre étude avec une homogénéisation des couleurs et textures pour tous les fruits. *Neoceratitis cyanescens* est une espèce qui utilise indépendamment les stimuli visuels et olfactifs pour localiser la plante hôte et les stimuli visuels semblent être dominants dans le choix final de la sélection de l'hôte (Brévault et Quilici 2010). Cela pourrait expliquer ce comportement généraliste, et il serait intéressant de faire le même type d'expérience en incluant les stimuli visuels pour déterminer si en présence de ces stimuli, le choix de l'hôte serait plus restreint.

Vers le chapitre 3 ...

Ce deuxième chapitre a permis de déterminer la gamme d'hôte potentielle de chaque espèce de Tephritidae et de comprendre les relations entre la préférence et la performance des larves en fonction des degrés de spécialisation. Il a été montré que la performance larvaire était en partie expliquée par la qualité nutritive des fruits, déterminée par leur composition biochimique (Hafsi *et al.* 2016). Il serait maintenant intéressant de comprendre quels mécanismes guident le comportement des femelles pour la sélection de l'hôte

Pour cela, nous allons nous focaliser sur les facteurs influençant les stimuli olfactifs des femelles et nous allons tenter d'évaluer le rôle des composés olfactifs émis par les fruits dans la spécialisation d'hôte des espèces de Tephritidae.

Article 2:

Diet breadth modulates preference - performance relationships in a phytophagous insect community

M. Charlery de la Masselière^{1,2*}, B. Facon³, A. Hafsi⁴ & P-F. Duyck¹.

¹ CIRAD, UMR PVBMT, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France

² Université de la Réunion, 97400 Saint Denis, La Réunion, France

³ INRA, UMR PVBMT, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France

⁴ Institut supérieur agronomique de Chott-Mariem, Université de Sousse, 4042 Sousse, Tunisia

ABSTRACT

In most phytophagous insects, larvae are less mobile than adults and their fitness depends on the plant chosen by their mother. To maximize fitness, adult preference and larval performance should thus be correlated. This correlation is not always apparent and seems to increase with the level of specialisation, i.e. specialists have a stronger preference for high quality host plant species compared to generalists. The aim of this study was to test whether the relationship between female preference and larval performance was stronger for specialists than for generalists within a community of fruit flies (Diptera: Tephritidae). A total of six fruit fly species was used, including four generalists, and two specialists co-existing in La Reunion island (France). We estimated oviposition preference through the number of eggs laid and larval performance through the larval survival on 29 different host plants species belonging to 15 families in the laboratory and evaluated the relationship between these two traits. Preference-performance relationship differed according to the degree of specialisation with a strong positive correlation for specialists and no relationship for generalists. These results substantiate the theory that choosing high quality hosts is more important for specialists adapted to survive on fewer host plants than for generalists.

INTRODUCTION

Phytophagous insects comprise a substantial proportion of all described macro-organisms on earth with around five million described species (Ødegaard 2000). Most phytophagous species are specialised on only a few plant species for feeding during development, while others can feed and develop on a multitude of host plants. In order to make better predictions of plant-insect interactions in new environments, it is crucial to evaluate differences between specialists and generalists in their feeding strategies by studying both adult preference (i.e. the non-random choice of hosts for oviposition^{6,7}) and larval performance (i.e. the capacity of larvae to develop and survive on the host⁶⁻⁸) (Futuyma et Moreno 1988, Ferry-Graham *et al.* 2002, Singer 2008, Poisot *et al.* 2011). In most phytophagous insects, larvae are less mobile than adults; hence the success of larval development depends on the quality of the plant chosen by the adult (Jaenike 1978). By choosing among resources that differ in nutritional quality for larvae, adult oviposition behaviour is expected to be under strong selection to maximize fitness of the offspring (Jaenike 1990). Responses to such selection pressures are expected to lead to a positive correlation between behavioural traits involved in adult preference and physiological traits involved in larval performance, also known as the “*mother knows best hypothesis*” (Jaenike 1978, Gripenberg *et al.* 2010, García-Robledo et Horvitz 2012).

Whereas some studies on phytophagous insects show a clear positive relationship between adult preference and larval performance (Craig *et al.* 1989, Keeler et Chew 2008, Zhang *et al.* 2012, Du *et al.* 2016), others do not (Jallow et Zalucki 2003, Clark *et al.* 2011, Nyman *et al.* 2011). A meta-analysis suggested that the mismatch between preference and performance traits could be due to different degrees of specialisation (Gripenberg *et al.* 2010). Specialists (i.e. species feeding on plants belonging to a single family) tend to show a stronger relationship between female preference and larval performance than generalists (i.e. species feeding on plants belonging to several families), because specialists have a higher fitness on a restricted host range (Roslin et Salminen 2008). In contrast, generalists are able to survive on many hosts without being optimally adapted to any plants due to the cost of adaptation (MacArthur 1972) (with the exception of some species (Remold 2012)). The choice of a low quality plant will thus have less severe consequences for generalists compared to specialists. Recent empirical studies comparing one generalist and one specialist within the same ecosystem provide additional support that generalists fare better on low quality hosts compared to specialists (Liu *et al.* 2012, Balagawi *et al.* 2013). Similar findings were obtained when a higher number of related species was analysed across different ecosystems (Janz et Nylin 1997, Schäpers *et al.* 2016). Despite these studies, interpreting preference-performance relationships is challenging, because often a limited number of host plants are used in comparisons. More importantly, differences between specialists and generalists using a single species *per* degree of specialisation (i.e. specialist or generalist) and within

different environments can either be due to taxon-specific responses or to adaptations within a common environment rather than degree of specialisation (Friberg *et al.* 2015, Kelly et Bowers 2016).

We focused on the relationship between female preference and larval performance of six species of true fruit flies (Diptera: Tephritidae) belonging to the same community on the island La Réunion. Within this community, two species, *Dacus demmerezi* and *Zeugodacus cucurbitae* (formerly known as *Bactrocera cucurbitae* [De Meyer, et al. 2015]), feed mostly on the cucumber family (Cucurbitaceae) (White et Elson-Harris 1992, Dhillon *et al.* 2005, Charlery de la Masselière *et al.* 2017a) and four species, *Ceratitis catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* (formerly known as *Ceratitis rosa* [De Meyer, et al. 2016]) and *Bactrocera zonata*, feed on an average of 36 plants (min: 16, max: 60) belonging to 17 different (White et Elson-Harris 1992, Quilici et Jeuffrault 2001, Duyck *et al.* 2008). This community includes two native species (*C. catoirii* and *D. demmerezi*) and the other species successively invaded the island from Asia (*Z. cucurbitae* in 1972 and *B. zonata* in 2000) or Africa (*C. capitata* in 1939, *C. quilicii* in 1955). Abundance and distribution of tephritids in this community are also influenced by interspecific competition (Duyck *et al.* 2006a, Jacquard *et al.* 2013), leading to niche partitioning through climatic and host plant differences (Duyck *et al.* 2006b, Duyck *et al.* 2008). The aim of our study was to test whether the relationship between female preference and larval performance was stronger for specialists than for generalists within the Tephritidae community in La Réunion. To test this relationship, we evaluated female preference by the oviposition through a choice and a no-choice experiment and larval performance through the survival of each Tephritidae species on fruits from 29 plants species belonging to 15 families (Table 1). We then compared our results between generalist and specialist species that share a common environment and take into account the degree of specialisation.

MATERIAL & METHODS

Studied species and rearing conditions

Two specialist species, *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae*, known to feed mostly on plants belonging to the cucumber family (Cucurbitaceae) and four generalist species, *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* and *B. zonata* (White et Elson-Harris 1992, Quilici et Jeuffrault 2001) were used in the current study. *Ceratitis catoirii* is described as a generalist species, even though it has four hosts in the field (Duyck *et al.* 2008) due to interspecific competition following invasion by the three other generalist species (Duyck *et al.* 2006a). Larvae of *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* and *B. zonata* were reared on an artificial diet composed of dehydrated carrot powder, brewer's yeast, sugar, dehydrated potato, water, Nipagin/Sodium benzoate, HCl (1.65%), agar and wheat germ (Duyck et Quilici 2002, Duyck *et al.* 2004) and have been in the laboratory for respectively 40, 18, 3 and 37 generations. Larvae of *D.*

demmeresi and *Z. cucurbitae* were reared on zucchini for respectively 9 and 26 generations. For the experiments, naïve females were used (with no prior oviposition experience) at the age where maximum fecundity peaks (*C. catovirii*: 21-25 days; *C. capitata*: 10-15 days; *C. quilicii*: 14-16 days, *B. zonata*: 28-32 days; *D. demmeresi*: 13-15 days, and *Z. cucurbitae*: 25-30 days)(Dukas *et al.* 2001, Duyck *et al.* 2007) and based on unpublished data. The different species were maintained at 25°C, 65% RH with a 12:12 photoperiod for rearing and experiments. Details of the rearing protocol are given in Hafsi *et al.* (2016).

Adult preference

We evaluated the female preference by two types of oviposition experiments i.e. a choice and a no-choice experiment. Visual (Piñero *et al.* 2006) and tactile (Balagawi *et al.* 2005) stimuli may be important in female preference, but olfaction is primarily used to locate hosts (Dalby-Ball 2000). We, therefore, tested oviposition preference based only on olfactory cues. To homogenize visual and tactile stimuli among fruits species, an artificial oviposition device was used to compare Tephritidae female preference, as described in other studies (Mayer *et al.* 2000, Dukas *et al.* 2001, Duyck *et al.* 2007) . For all experiments each fruit was chosen at the maturity stage during which the fruit would be attacked in the field. We inserted a piece of fruit, including pulp and peel, into an artificial oviposition substrate made from an orange table-tennis ball (diameter 4 cm), cut in half, and pierced with 48 evenly spaced holes. The half ball with fruit was then placed into a plastic base of suitable diameter. A source of water also was provided to the flies. Eggs laid in substrates were collected and counted after 24 hours. This substrate had already been used successfully in a previous study to assess the fecundity of Tephritidae species (Mayer *et al.* 2000, Dukas *et al.* 2001, Duyck *et al.* 2007). Before each experiment, all equipment was soaked in a detergent bath (TFD4, Dominique Dutscher SAS, Brumath, France) for 1 hour and then rinsed with running water. To verify that females were not laying eggs haphazardly (e.g. due to sensory problems or an overload of eggs), but because they discriminated the fruit, we put an empty substrate to compare the number of eggs laid in the empty vs. the fruit substrate. In 90 % trials, no eggs were laid in the empty substrate, with a maximum of four eggs found in one trial.

To assess adult preference, we performed no-choice experiments where females were allowed to oviposit on 29 host plants belonging to 15 families that are abundant and commonly attacked by Tephritidae species on La Réunion (Table 1). In the no-choice trials, flies were presented with a single fruit at a time. Five females were put in an upside down plastic glass (h= 15cm, bottom diameter = 9.5 cm, top diameter = 6 cm). For each Tephritidae and fruit species combination, six replicates were run. For choice experiments a smaller subset of eight fruits (Table 1) was used to evaluate whether the number of eggs laid in a single-fruit environment was indeed an adequate substitute for the preference hierarchy observed when flies had a choice between fruits. Here, 10 females were put in a cubic cage

(height, length and width of 47 cm) with nine substrates in total: eight containing a piece of a different fruit and an empty one considered as a negative control. For each species, 12 replicates were run with substrates randomly placed in the cage for each replicate. The comparison of oviposition preference (estimated as number of eggs laid) between choice and non-choice experiments showed a significant positive correlation for all Tephritidae species except for two species. This supports our use of the number of eggs laid in no-choice environments as a reasonable measure of oviposition preference, similar to procedures described by others (Hill 1999). This correlation was significant for specialist species (*D. demmerezi*: $r = 0.38$, p -value < 0.001 ; *Z. cucurbitae*: $r = 0.43$, p -value < 0.0001) and for two generalist species (*C. capitata*: $r = 0.29$, p -value = 0.003; *B. zonata*: $r = 0.39$, p -value < 0.0001), while positive but not significant for the two others (*C. catoirii*: $r = 0.12$, p -value = 0.24; *C. quilicii*: $r = 0.12$, p -value = 0.24) (Supplementary Fig. S2 online).

Table 1. Fruit species tested to study the preference – performance relationship in six Tephritidae species. * indicates fruits used in the choice experiment.

Family	Scientific name	Common name	ID
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> *	Mango	1
Annonaceae	<i>Annona reticulata</i>	Custard apple	2
Cactaceae	<i>Hylocereus undatus</i>	Dragon fruit	3
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya	4
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> *	Indian almond	5
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Watermelon	6
	<i>Cucumis melo</i> *	Melon	7
	<i>Cucumis sativus</i>	Cucumber	8
	<i>Cucurbita maxima</i> *	Pumpkin	9
	<i>Cucurbita pepo</i>	Zucchini	10
	<i>Sechium edule</i>	Chayote	11
Lauraceae	<i>Persea Americana</i>	Avocado	12
Lythraceae	<i>Punica granatum</i>	Pomegranate	13
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Fig	14
Myrtaceae	<i>Psidium cattleyanum</i> *	Strawberry	15
	<i>Psidium guajava</i> *	Guava	16
	<i>Syzygium jambos</i>	Rose apple	17
	<i>Syzygium samarangense</i>	Java apple	18
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i>	Star fruit	19
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i>	Loquat	20
	<i>Prunus domestica</i>	Plum	21
	<i>Prunus persica</i>	Peach	22
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Coffee	23
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> x <i>Citrus</i>	Tangor	24
Solanaceae	<i>Capsicum annum</i> *	Chili	25
	<i>Solanum betacea</i>	Tree tomato	26
	<i>Solanum lycopersicum</i> *	Tomato	27
	<i>Solanum mauritianum</i>	Bugweed	28
	<i>Solanum melongena</i>	Eggplant	29

Larval performance

Larval performance was assessed by measuring larval survival for the six Tephritidae species on the 29 host plants by placing one neonate larva of each species in 5g of a diet made from 250g of fruit pulp without peel and seed, 4g of agar-agar and 100 ml of a solution with 0.35g of sorbic acid potassium salt in 100 ml of distilled water for *N. cyanescens*, *Z. cucurbitae* and *D. demmerezi* and a solution of 4% Nipagin/sodium benzoate solution for the other species. Every 48 h during 60 days, all cups were examined and pupae collected. Larval survival was recorded as the proportion of pupae recovered from each host. For each combination of fruit and Tephritidae species, between 30 and 50 replicates were performed, except for 3 combinations where 9 (watermelon / *C. quilicii*), 11 (Indian almond / *C. quilicii*) and 11 (rose apple / *C. quilicii*) replicates were made due to rearing problems. Details of the experimental set-up were previously reported in the study of Hafsi *et al.* (2016).

Statistical analyses

We first evaluated whether our classification of the six species as specialists or generalists based on the reported number of host plant families they attack is robust for our community of Tephritidae (because some generalist species may show differences at the population-level in number of hosts attacked, i.e. level of specialisation (Li et Liu 2015, Clarke 2017)). We did this by calculating the alpha diversity, which represents the diversity of host plants in the preference and performance of each tephritid species, using our own oviposition and survival data. This also allowed us to move beyond the dichotomous assignment into one category or the other, providing a measure of the degree of specialisation. We calculated the alpha diversity as numbers equivalents of Shannon entropy using the VEGETARIAN package (Charney et Record 2009). The numbers equivalents correspond to the number of equally likely elements needed to produce the given value of the diversity index. This means that the alpha host diversity of each tephritid species is essentially in the units of the number of equally common host plants (Jost 2007). For example, a fly species having 10 hosts used heterogeneously but an equivalent number of alpha diversity of 2,08 means that this fly species could be equally distributed in 2,08 plant species. To be able to calculate mean alpha diversity values and estimate variances around those means, we calculated 1,000 separate interaction matrices by randomly sampling one replicate (oviposition) or five replicates (survival) per combination of fruit / fly species. This generated an interaction matrix of 29 rows (plants) and 6 columns (fly species). We calculated the linear correlation between the alpha diversity of the adult preference and of the larval performance using the Pearson correlation index (r). We then used the same correlation index (r) to assess the linear correlation between the number of eggs

laid in the choice and the no-choice experiments. Given the correlations found (see Results / Supplementary Fig. S2 online) hereafter the number of eggs laid under no choice conditions is used as our measure of oviposition preference.

We analysed oviposition preferences (expressed by the number of eggs) using a Poisson log-linear model (analysis of deviance with quasi-Poisson error structure to account for overdispersion) as a function of fruit species and alpha diversities (as an estimate of the degree of specialisation) and the interaction between these two variables.

Using the rate of survival of larvae as a measure of performance, we assessed the effect of the degree of specialisation on the relationship between preference and performance using a Poisson log-linear model exactly as above, but also including larval performance as a predictor variable. Finding a significant effect of the degree of specialisation, we then further examined specialists and generalists independently using two separate models. In each case, oviposition preference was analysed using a Poisson log-linear model as a function of larval survival, species and their interaction.

RESULTS

Classification into generalists and specialists

Generalist species had significantly higher alpha diversity of preference (based on the number of eggs laid) and performance (based on survival probability) on host plants than specialist species. Specifically, generalists had a higher alpha diversity on hosts than specialists, justifying our classification into these two groups (Supplementary Fig. S1 online).

Adult preference

The oviposition rate was strongly influenced by fruit species ($\Delta dev_{28, 1068} = 8773.4$, p-value < 0.0001) and the interaction with degree of specialisation, expressed by the alpha diversity value ($\Delta dev_{28, 1039} = 8238.7$, p-value < 0.0001). Specialist species mostly preferred plants belonging to the Cucurbitaceae family, such as melon, pumpkin and watermelon (Fig. 1).

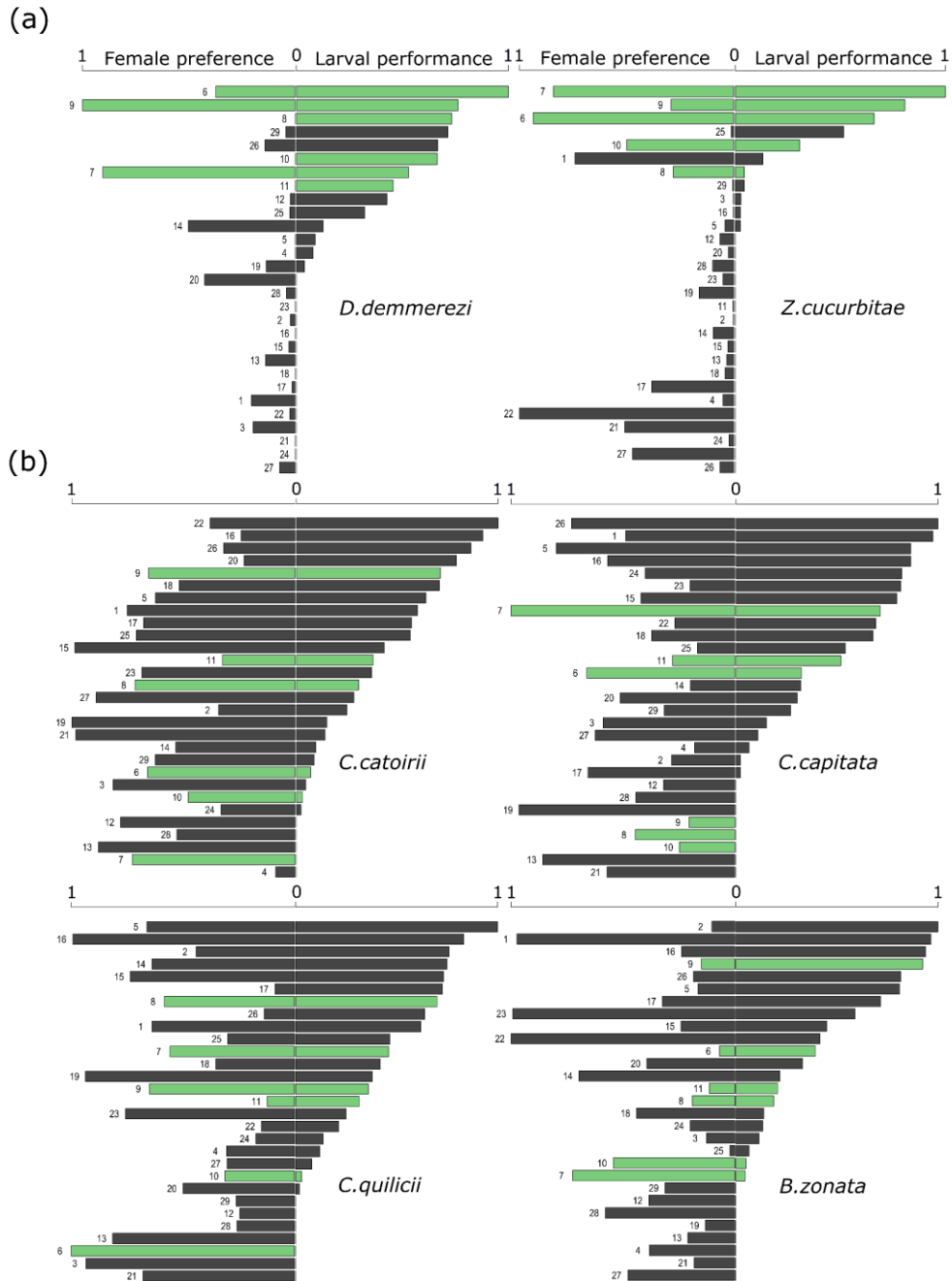


Figure 1. Female preference and larval performance for each a) specialist species: *D. demmerezii* and *Z. cucurbitae* and each b) generalist species: *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* and *B. zonata*. Each number represents one plant species and the correspondence between the name and number can be found in the Table 1. Green bars correspond to fruits belonging to the Cucurbitaceae family.

Larval performance and its relationship with adult preference

Larvae of specialist species had a higher survival on few plants belonging to the Cucurbitaceae family compared to generalist species that survived on plants of different families (Fig. 1, for more details see (Hafsi *et al.* 2016)). There was a significant positive correlation ($r = 0.82$, p -value = 0.038) between the alpha diversity values calculated using number of eggs laid in the no-choice setting and larval survival (Supplementary Fig. S1 online), which is in line with the finding that specialists choose and survived on fewer host plants than more generalist species. The relationship between adult preference and larval performance differed significantly between generalist and specialist species ($\Delta dev_{1,170} = 287.14$, p -value = 0.0001) (Fig. 2). Within generalists, there was no significant effect of larval survival on adult preference ($\Delta dev_{1,114} = 1.94$, p -value = 0.719). In contrast, within specialists there was a significant effect of larval survival on oviposition preference of females ($\Delta dev_{1,56} = 335.53$, p -value = 0.0012) (Fig. 3). To confirm that the significance of the result is not due to the presence of many zeroes, we performed analyses to test if specialist species selected the best host for larvae when they lay eggs. The effect of the larval survival on the oviposition of the females for specialist species was significantly positive when removing the zeroes in the larval survival ($\Delta dev_{1,23} = 257.46$, p -value = 0.008), the female oviposition ($\Delta dev_{1,46} = 298.99$, p -value = 0.003) and both ($\Delta dev_{1,18} = 196.24$, p -value = 0.02).

There were no significant differences among species in the relationship between oviposition and larval survival within generalists ($\Delta dev_{3,108} = 30.72$, p -value = 0.563) and within specialists ($\Delta dev_{1,54} = 14.58$, p -value = 0.479).

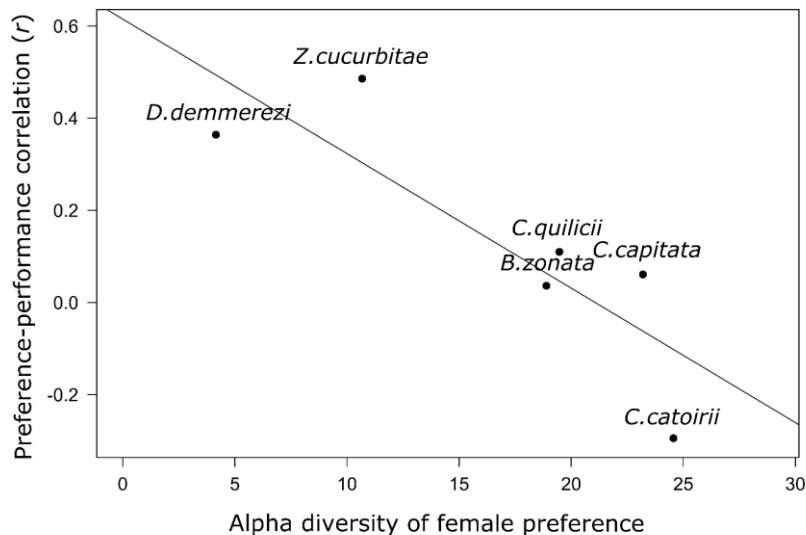


Figure 2. Relationship between the strength of the preference – performance relationship and the diet breadth of the Tephritidae species. For each Tephritidae species, the correlation between the female preference and the larval performance is assessed by the Pearson correlation index r , and the diet breadth is assessed by mean number equivalent alpha diversity of the female preference.

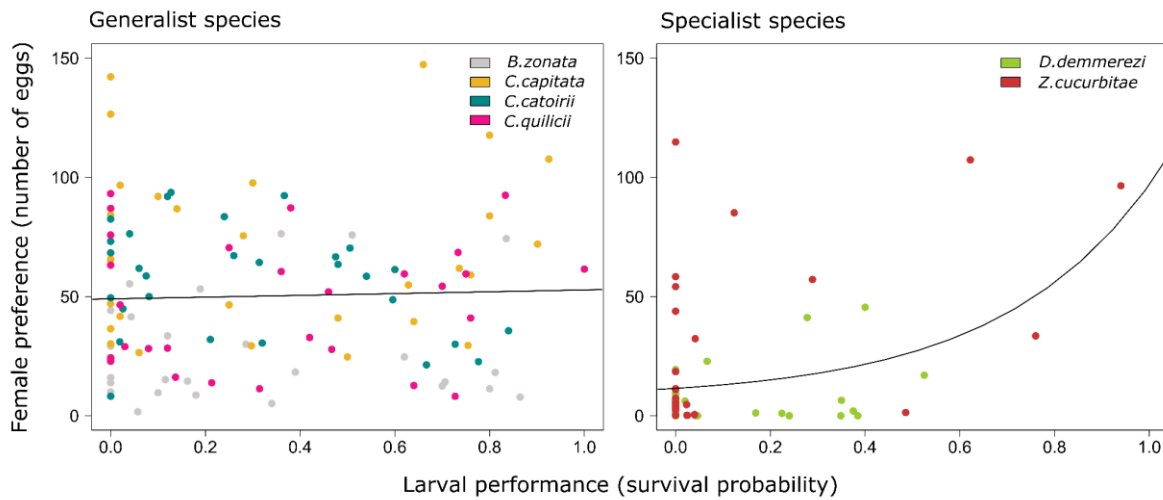


Figure 3. Relationship between adult preference and larval performance for generalist and specialist species. The female preference is represented by the number of eggs laid. Within each degree of specialisation, species are represented by a distinct colour.

DISCUSSION

Our study on the Tephritidae community of La Réunion showed a positive relationship between adult preference and larval performance for specialist species, but no such relationship was found for generalist species. We confirmed results of a meta-analysis performed by Gripenberg *et al.* (2010), but here only species were used with the same degree of specialisation and from the same environment.

This study is, to our knowledge, the first empirical work comparing the impact of degree of specialisation on the correlation between preference and performance within a phytophagous insect community. Previous studies using species from different communities showed contradictory results concerning the role of degree of specialisation on the relationship between preference and performance (Liu *et al.* 2012, Schäpers *et al.* 2016). While a study on bollworms (Lepidoptera: Noctuidae) showed a stronger relationship between preference and performance for specialist species (Liu *et al.* 2012), another study on butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) showed that the difference in the relationship between preference and performance was due to the clutch size instead of the degree of specialisation (Schäpers *et al.* 2016). Our study, however, confirmed the theory that generalists lack a strong relationship between preference and performance (Craig et Itami 2008, Gripenberg *et al.* 2010).

Few studies have investigated the preference-performance relationship for tephritids and so far no study has found a relationship between preference and performance for the generalist species *Ceratitis capitata* (Fernandez Da Silva et Zucoloto 1993, Joachim-Bravo et Zucoloto 1997). It was shown, however, that specialised species in the genus *Dacus* preferred suitable hosts for larval

development (Fitt 1986). Clarke (2017) already highlighted that hosts of generalist species (with the example of the genus *Bactrocera*) are all ripened fruits with high sugar contents. This trait is well-conserved across fruit families, and does, therefore, not require a high level of discrimination, which could explain the mismatch found in some generalist tephritids. The nutritional composition of host fruits was recently shown to play a role in the larval performance of Tephritidae species in La Réunion with specialists performing better on fruits containing a high concentration of water and thus less sugar and generalists performing better on fruits containing higher concentrations of carbohydrate, fibre, and lipid (Hafsi *et al.* 2016). In our study, specialist species were choosier than generalists. Specialisation enables females to make more precise decisions due to the restricted range of host plants they can successfully develop on (Bernays 1998). This is an advantage for the development of their larvae as well as for minimizing searching time and avoiding predators (Bernays 1998). Specialist females laid eggs on few hosts mostly belonging to the Cucurbitaceae family; hence many plants from other families were not preferred, including some plants on which no eggs were laid altogether. Specialist species are more adapted to their host but this adaptation may generate a trade-off between host suitability and host plant number leading to a restricted range of hosts (Drown *et al.* 2011). In that case, females choosing the most suitable hosts for larval development are optimizing their fitness leading to an optimal offspring survival. As expected, generalist females laid eggs on almost all fruit species. A positive relationship between adult choice and larval performance was shown to be rule rather than exception (Gripenberg *et al.* 2010), but being selective has a cost in terms of energy and time (Kotler et Mitchell 1995, Janz 2002). The high variation in resource quality that generalists have to deal with may require more information to be integrated regarding the quality of their hosts (Bernays 2001). This is potentially costly and makes them less choosy than specialists (Dall et Cuthill 1997, Craig et Itami 2008). This lack of choosiness may explain the non-correlation between the choice and the no-choice experiment for *C. catovirii* and *C. quilicii*, because if they lay eggs on all plant species, the order of preference may change over the experiment. Moreover, larvae of generalists can survive in many fruits belonging to many families. The survival on many hosts may not be optimal because of the trade-off between host number and host quality. Despite this trade-off, generalism may not come at a high cost in some cases, as in mites (Magalhães *et al.* 2009) where adaptation to a new host did not reduce performance and adaptation to the ancestral host. In our community, larvae of generalist tephritids are able to survive on many plants due to the very nutritive compounds of their hosts (i.e. a high sugar content and lack of toxic compounds) (Hafsi *et al.* 2016, Clarke 2017). In such a situation, adults may not benefit from spending time to find and oviposit on a particular subset of host plants, since larvae can survive on many plants. When generalists select hosts of sub-optimal quality for larval development, the consequences will thus be less severe for generalists than specialists. The potential costs in time and energy of choosing particular hosts imply trade-offs between host selection and life-history traits such as fecundity. For example, insects with low fecundity should be more selective because they cannot afford losing some offspring (Jaumann et Snell-Rood 2017). Future studies could evaluate the costs experienced during host choice by generalists and specialists.

One limitation of our study is that species were reared on different diets. This was necessary to maintain the rearing, but could lead to different maternal effects that could influence the preference of females as well as performance of larvae. Specialist species were, however, reared on zucchini and our results showed that zucchini was not the preferred plant (fifth position for *Z. cucurbitae* and not selected at all for *D. demmerezi*) which suggests that the influence of the rearing diet on host choice was weak. We further measured performance only as larval survival, without analysing developmental time and pupal weight. These three traits were, however, all included in a recent study on Tephritidae species within the same community, and were shown to be correlated (Hafsi *et al.* 2016), allowing us to hypothesize that survival can be used as a proxy of the larval performance.

The strength of our experimental design is that it allows a comparison of six Tephritidae species on 29 host plants. To be able to make this comparison, however, we had to cut pieces of fruits into an orange substrate to test odour stimuli, which is the major stimulus in the Tephritidae family (Prokopy et Roitberg 1984). While visual and tactile stimuli may influence tephritid preference, we chose to focus on olfactory stimuli which are major cues in tephritid host location (Aluja et Mangan 2008), and using similar oviposition devices for all tephritids. Generalist tephritids are attracted by fruits dispersed by vertebrates that are constraint by their shape and colour to attract vertebrates (Clarke 2017). These fruits are mostly spherical in shape with bright colours such as the artificial device used in our study. Specialist species feeding on Cucurbitaceae also feed on smooth and round shaped fruits, and even if specialists do prefer green colour, they are also highly attracted to orange (Getahun Dawit *et al.* 2015). In our study specialist tephritids were indeed able to discriminate Cucurbitaceae species using only the olfactory cues supporting the importance of this cue. It would be interesting to investigate mechanisms used by specialist species to select their hosts. One could select fewer fruit species, but use the entire fruit to include the visual and tactile stimuli, creating experimental arenas that would be closer to *in natura* conditions. This would be an opportunity to look at the mechanistic differences involved in host choice between generalists and specialists.

All tested species belong to the same community on La Reunion and inhabit the same environment, but some environmental factors may modulate the relationship between female preference and larval performance. For example, in the studied community interspecific competition and host availability may affect preference-performance relationships in the field (Charlery de la Masselière *et al.* 2017a). In the field, hosts of generalist species are available only few months in the year with variable abundances (Charlery de la Masselière *et al.* 2017a). Generalist species may thus choose the most abundant fruit species, but not the one of highest quality. In contrast, hosts for specialists are available all year in La Réunion (Charlery de la Masselière *et al.* 2017a) hence specialists can indeed choose the most suitable host. In the tephritid community host availability may reinforce the preference-performance relationship similar to the degree of specialisation. Interspecific competition generates the choice of non-optimal host for larvae. It would thus be interesting to compare the degree of specialisation

of each species found in our study with the degree of specialisation in the field, taking into account environmental factors that may constrain specialisation.

Another reason why the fundamental niche in host preference may not be correlated with the optimal foraging strategy is the arrival of the insect into a new ecological context, for example in the case of biological invasions. When an insect encounters a new plant that is not optimal for larval survival, natural selection can take time to decrease the probability of females laying eggs on it or to increase the ability of larvae to survive on it (Thompson 1988). Generalist species of our community have successively invaded the island over time. *Ceratitidis catoirii* is the only generalist species that is native to La Réunion, while *B. zonata* is the most recent invader that spread through the island in 2000. We would expect a stronger relationship between preference and performance for *C. catoirii* than the other generalists and a stronger relationship for *D. demmerezi*, which is native from the Indian Ocean, compared to *Z. cucurbitae*, which invaded the island in 1972. The different times at which each species invaded the island may have affected the interaction between non-native species and hosts to modulate the relationship between preference and performance, where native species have a stronger relationship due to ongoing coevolution with the hosts (Thompson 1988). In our study, the relationship between preference and the performance is, however, strong for both specialist species and non-existent for all generalist species. The reason could be that most host plants on La Réunion are also exotic, which means that native flies did not have a longer evolutionary history with their host plants than invasive ones. For example, among the host plants of specialists, melon originates from Africa, cucumber from Asia (like *Z. cucurbitae*) and pumpkin from South America (Bisognin 2002). In the tephritid community, the evolutionary history between fruit flies and their host plants is not very different among species due to mutual invasions.

REFERENCES

- Balagawi, S., Drew, R. A., and Clarke, A. R. (2013). Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: is either theory useful? *Arthropod-Plant Interactions* 7: 299-313.
- Bisognin, D. A. (2002). Origin and evolution of cultivated cucurbits. *Ciência Rural* 32: 715-723.
- Björkman, C., Larsson, S., and Bommarco, R. (1997). Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos* 79: 45-52.
- Brévault, T., and Quilici, S. (2010). Interaction between visual and olfactory cues during host finding in the tomato fruit fly *Neoceratitis cyanescens*. *Journal of Chemical Ecology* 36: 249-259.
- Charney, N., and Record, S. (2009). Vegetarian: Jost diversity measures for community data. URL <http://cran.r-project.org/package=vegetarian>.

- Clark, K. E., Hartley, S. E., and Johnson, S. N. (2011). Does mother know best? The preference–performance hypothesis and parent–offspring conflict in aboveground–belowground herbivore life cycles. *Ecological Entomology* 36: 117-124.
- Clarke, A. R. (2017). Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the ‘generalism’ debate. *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 245-257.
- Craig, T. P., and Itami, J. K. 2008. Evolution of preference and performance relationships. in K. J. Tilmon, (eds). Specialization, Speciation, and Radiation. The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects pp.20-28 University of California Press, Berkeley.
- Craig, T. P., Itami, J. K., and Price, P. W. (1989). A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70: 1691-1699.
- Dall, S. R., and Cuthill, I. C. (1997). The information costs of generalism. *Oikos* 80: 197-202.
- De Meyer, M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssières, J.-F., and Virgilio, M. (2015). A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett)(Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *ZooKeys* 540: 539-557.
- Desurmont, G. A., Donoghue, M. J., Clement, W. L., and Agrawal, A. A. (2011). Evolutionary history predicts plant defense against an invasive pest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 7070-7074.
- Dhillon, M., Singh, R., Naresh, J., and Sharma, H. (2005). The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: A review of its biology and management. *Journal of Insect Science* 5: 1-16.
- Du, Y., Zhang, J., Yan, Z., Ma, Y., Yang, M., Zhang, M., Zhang, Z., Qin, L., and Cao, Q. (2016). Host preference and performance of the yellow peach moth (*Conogethes punctiferalis*) on chestnut cultivars. *PLoS ONE* 11: 1-17.
- Duyck, P.-F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R., and Quilici, S. (2006a). Importance of competition mechanisms in successive invasion by polyphagous Tephritids in la Réunion. *Ecology* 87: 1770-1780.
- Duyck, P.-F., David, P., Pavoine, S., and Quilici, S. (2008). Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology* 33: 439-452.
- Duyck, P.-F., David, P., and Quilici, S. (2004). A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* 29: 511-520.
- Duyck, P.-F., David, P., and 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., David, P., and Quilici, S. (2007). Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions* 13: 535-543.

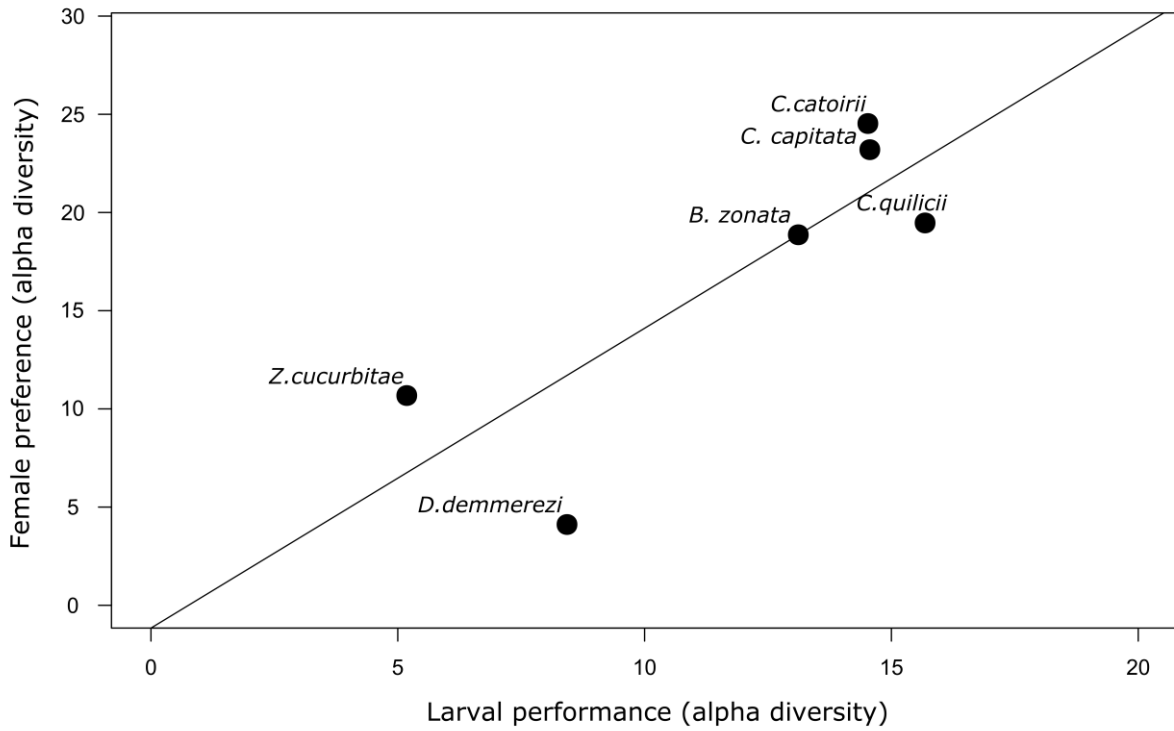
- Duyck, P.-F., and Quilici, S. (2002). Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp.(Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research* 92: 461-469.
- Fernandez Da Silva, P. G., and Zucoloto, F. S. (1993). The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of insect physiology* 39: 883-887.
- Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I., and Wainwright, P. C. (2002). Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology* 42: 265-277.
- 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.
- Friberg, M., Posledovich, D., and Wiklund, C. (2015). Decoupling of female host plant preference and offspring performance in relative specialist and generalist butterflies. *Oecologia*: 1-12.
- Futuyma, D. J., and Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- García-Robledo, C., and Horvitz, C. C. (2012). Parent–offspring conflicts, “optimal bad motherhood” and the “mother knows best” principles in insect herbivores colonizing novel host plants. *Ecology and Evolution* 2: 1446-1457.
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M., and Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13: 383-393.
- Gripenberg, S., Morriën, E., Cudmore, A., Salminen, J. P., and Roslin, T. (2007). Resource selection by female moths in a heterogeneous environment: what is a poor girl to do? *Journal of Animal Ecology* 76: 854-865.
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B., and Duyck, P.-F. (2016). Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology* 16: 40.
- Hill, R. 1999. Minimising uncertainty—in support of no-choice tests. in B. B. L. S. J. Withers T.M (eds). Host specificity testing in Australasia: towards improved assays for biological control pp.1-10 Scientific Publishing, Queensland Department of Natural Resources, Brisbane.
- Jacquard, C., Virgilio, M., David, P., Quilici, S., De Meyer, M., and Delatte, H. (2013). Population structure of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, in Reunion Island. *Biological Invasions* 15: 759-773.
- Jaenike, J. (1978). On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical population biology* 14: 350-356.
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.

- Jallow, M. F. A., and Zalucki, M. P. (2003). Relationship between oviposition preference and offspring performance in Australian *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian journal of entomology* 42: 343-348.
- Janz, N. 2002. Evolutionary ecology of oviposition strategies. in M. a. M. Hilker, T. , (eds). Chemoecology of insect eggs and egg deposition pp.349-376 Blackwell
- Janz, N., and Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 701-707.
- Jaumann, S., and Snell-Rood, E. C. (2017). Trade-offs between fecundity and choosiness in ovipositing butterflies. *Animal Behaviour* 123: 433-440.
- Joachim-Bravo, I. S., and Zucoloto, F. S. (1997). Oviposition preference and larval performance in *Ceratitis capitata* (Díptera, Tephritidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 795-802.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Keeler, M. S., and Chew, F. S. (2008). Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia* 156: 559-568.
- Kelly, C. A., and Bowers, M. D. (2016). Preference and performance of generalist and specialist herbivores on chemically defended host plants. *Ecological Entomology* 41: 308-316.
- Kotler, B. P., and Mitchell, W. A. (1995). The effect of costly information in diet choice. *Evolutionary ecology* 9: 18-29.
- Li, Y. X., and Liu, T. X. (2015). Oviposition preference, larval performance and adaptation of *Trichoplusia ni* on cabbage and cotton. *Insect Science* 22: 273-282.
- Liu, Z., Scheirs, J., and Heckel, D. G. (2012). Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: adult oviposition and larval performance. *Oecologia* 168: 459-469.
- MacArthur, R. H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton University Press Princeton.
- Magalhães, S., Blanchet, E., Egas, M., and Olivieri, I. (2009). Are adaptation costs necessary to build up a local adaptation pattern? *BMC Evolutionary Biology* 9: 182.
- Mayhew, P. J. (1997). Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*: 417-428.
- Nyman, T., Paajanen, R., Heiska, S., and JULKUNEN-TIITTO, R. (2011). Preference–performance relationship in the gall midge *Rabdophaga rosaria*: insights from a common-garden experiment with nine willow clones. *Ecological Entomology* 36: 200-211.
- O'hara, R. B., and Kotze, D. J. (2010). Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 118-122.
- Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 583-597.

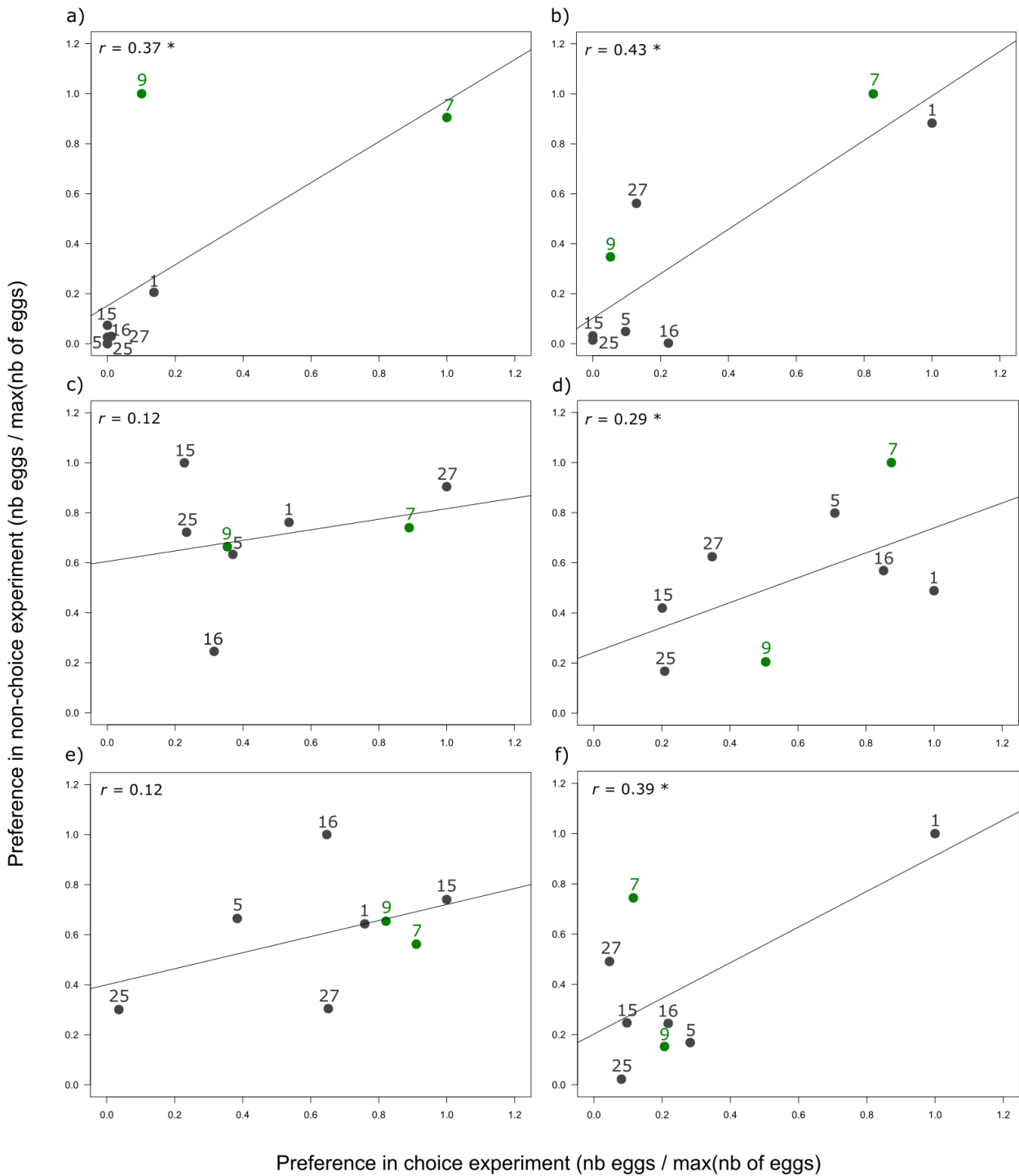
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H., and Hochberg, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* 14: 841-851.
- Price, P. W. 2003. Macroevolutionary theory on macroecological patterns. Cambridge University Press.
- Prokopy, R. J., and Roitberg, B. D. (1984). Foraging behavior of true fruit flies: concepts of foraging can be used to determine how tephritids search for food, mates, and egg-laying sites and to help control these pests. *American Scientist* 72: 41-49.
- Quilici, S., and Jeuffraut, E. 2001. Plantes-Hôtes des Mouches des Fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. GraphicaSt André, La Réunion.
- Remold, S. (2012). Understanding specialism when the jack of all trades can be the master of all. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279: 4861-4869.
- Roslin, T., and Salminen, J. P. (2008). Specialization pays off: contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. *Oikos* 117: 1560-1568.
- Schäpers, A., Nylin, S., Carlsson, M. A., and Janz, N. (2016). Specialist and generalist oviposition strategies in butterflies: maternal care or precocious young? *Oecologia* 180: 335-343.
- Singer, M. S. 2008. Evolutionary ecology of polyphagy. in K. J. Tilmon, (eds). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects pp.29-42 University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Thompson, J. N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et Applicata* 47: 3-14.
- White, I. M., and Elson-Harris, M. M. 1992. Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. CAB International, Wallingford, UK.
- Wiklund, C. (1975). The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* 18: 185-197.
- Wise, M. J., and Weinberg, A. M. (2002). Prior flea beetle herbivory affects oviposition preference and larval performance of a potato beetle on their shared host plant. *Ecological Entomology* 27: 115-122.
- Zhang, P.-J., Lu, Y.-b., Zalucki, M. P., and Liu, S.-S. (2012). Relationship between adult oviposition preference and larval performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Journal of Pest Science* 85: 247-252.

Article 2:

Informations Supplémentaires



Supplementary Figure S1. Correlation between the alpha diversity in number equivalents of the preference and the performance of all species.



Supplementary Figure S2. Relationship between preferences of females in choice and no-choice experiments for a) *D. demmerezi* b) *Z. cucurbitae* c) *C. catoirii* d) *C. capitata* e) *C. quilicii* and f) *B. zonata*. The relative preference in choice and no-choice experiments in relation to the maximum number of eggs was used. Fruits are represented by ID (Mango: 1, Indian almond: 5, Melon: 7, Pumpkin: 9, Strawberry guava: 15, Guava: 16, Chili: 25 and Tomato: 27) and dots in green represent plants of the Cucurbitaceae family.

Chapitre 3 :

Rôle des composés volatils émis par les plantes dans la spécialisation d'hôte

Ce chapitre correspond au manuscrit en préparation inséré après un bref résumé :

Charlery de la Masselière, M., Martos, F., Frago, E., Facon, B., & Duyck P-F. Do volatile compounds emitted by host fruits explain specialization in the Tephritidae?

Contexte

La spécialisation est définie par les deux traits vus précédemment : la préférence des femelles et la performance des larves. Quelle que soit la largeur de gamme d'hôtes, les femelles Tephritidae préfèrent certains fruits ; afin de pouvoir les localiser, elles détectent plusieurs stimuli tels que les composés volatils émis par les plantes. Comme elles localisent de nombreux hôtes, on peut supposer que les femelles généralistes ne détectent pas les composés volatils de façon similaire aux spécialistes. En effet, si elles sont capables de déceler de nombreux hôtes ayant chacun leur bouquet olfactif spécifique, c'est donc qu'elles détectent aussi des composés qui leur sont communs. A l'inverse la localisation ciblée des spécialistes serait dû à la détection de composés permettant de discriminer les hôtes des non hôtes.

Approches

Le but de ce chapitre 3 est de comprendre le rôle de l'émission des composés organiques volatils (COVs) par les fruits dans les patrons de spécialisation des espèces de Tephritidae. Pour répondre à cet objectif, nous avons collecté les odeurs de 28 espèces de fruits appartenant à 15 familles connues pour être des plantes attaquées par les Tephritidae (comprenant six Cucurbitaceae et cinq Solanaceae). Les composés ont été analysés et identifiés par chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectromètre de masse (GC-MS) puis ont été comparés aux résultats de la littérature afin de connaître ceux décrits comme engendrant une réponse physiologique ou comportementale chez les Tephritidae. Une analyse discriminante a été effectuée avec la proportion relative de chaque COV au sein de chaque plante, afin de déterminer les COVs responsables de la séparation entre les Cucurbitaceae, les Solanaceae et les autres familles de plantes attaquées par les Tephritidae.

Résultats et discussion

Ce chapitre a permis de montrer une différence entre les bouquets olfactifs des Cucurbitaceae, des Solanaceae et des autres familles avec 12 composés détectés par les Tephritidae, que l'on trouve dans la littérature. Pour les Solanaceae, cinq composés spécifiques (α -bergamotene, 2-butenal, 2-methyl, δ -elemene, δ -selinene, (-)-aristolene) ainsi que trois composés non spécifiques mais abondants et suscitant une réponse chez les Tephritidae (α -terpinene, α -phellandrene, γ -terpinene) pourraient être de bons candidats pour expliquer l'attraction des spécialistes des Solanaceae. Les Cucurbitaceae ne présentent pas de composés spécifiques mais un mélange de certains composés abondants (eucalyptol, 1,3-dioxolane, 2-methyl-, β - bourbonene, disulfide-dimethyl, 1,2-ethanediol, undecane, and acetone) ce qui pourrait expliquer l'attraction des spécialistes. Les composés volatils responsables de la séparation du groupe des autres familles de plantes attaquées par les généralistes sont l'éthyl acetate et l'hexanoic acid – ethyl ester, tous deux détectés par les Tephritidae et contribuant au processus de fermentation (Saerens *et al.* 2008, Cunningham *et al.* 2016). Ces molécules sont présentes dans plusieurs fruits appartenant à 10 familles pour l'éthyl acetate et quatre pour l'hexanoic acid ethyl ester. Ces résultats semblent appuyer l'hypothèse que les généralistes détectent peu de composés communs à beaucoup de fruits tels que ceux responsables de la fermentation des fruits (Clarke 2017).

Limites de ce chapitre :

A ma connaissance, cette étude est une des seules à étudier les composés volatils d'une large gamme de plantes hôtes. Cependant, un travail à cette échelle entraîne certaines limites. Tout d'abord, les différences morphologiques des fruits ont apporté une certaine hétérogénéité dans le protocole d'extraction. Par exemple, la fragilité du pédoncule (ex : cerise de café) ou la hauteur de l'arbre (ex : badamier) a nécessité une extraction des odeurs sur des fruits cueillis. La formation de grappes de fruits (ex : bringellier marron ou nèfles) a contraint un échantillonnage de l'odeur de tous les fruits apparentant à la même grappe.

Une autre limite de cette étude est une probabilité d'incertitude sur l'identification de certains COVs car aucune injection de molécules de synthèse n'a été effectuée à cause du trop grand nombre de molécules. Cependant, une attention particulière a été portée au cours de l'identification de telle sorte que celle-ci soit homogène au sein des échantillons. Enfin, dans cette l'étude, uniquement deux échantillons par espèce de plantes ont été analysés mais cinq autres le seront dans l'avenir afin de rendre l'analyse plus robuste.

Article 3:

Do volatile compounds emitted by host fruits explain specialization in the Tephritidae?

M. Charlery de la Masselière^{1,2}, F. Martos¹, E. Frago¹, B. Facon³ & P-F. Duyck¹

¹ CIRAD, UMR PVBMT, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France

² Université de la Réunion, 97400 Saint Denis, La Réunion, France

³ INRA, UMR PVBMT, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France

ABSTRACT

The Tephritidae family includes a large number of generalists that feed on mature fruits of multiple families but also includes some species that are more specialized and feed mostly on plants belonging to one family. Generalist species are presumably able to detect many unrelated volatile organic compounds (VOCs) emitted by ripening fruits, and specialist species presumably detect a blend of a narrower range of VOCs or specific VOCs emitted by the plants for which they are specialized. The aim of our study was to determine if the VOCs composition of fruits can explain patterns of tephritids specialization observed in previous reports. We collected the VOCs of 28 fruit species covering a diversity of potential tephritid hosts, which were divided into three groups: two groups corresponding to families attacked by specialists (Cucurbitaceae, Solanaceae), and one to other families attacked by generalists. The VOCs of fruits known to be attacked by generalists were dominated by ethyl acetate and hexanoic acid ethyl ester, which are involved in the ripening of many fruits. The VOCs of fruits known to be attacked by Solanaceae specialists, in contrast, were dominated by compounds specific to this family. While no VOCs were strictly specific to the Cucurbitaceae family, compounds emitted at a substantial abundance could be detected in a blend of specific concentrations. These results are consistent with the hypotheses that specialist tephritids may respond to host-specific VOCs or specific blends of VOCs and that generalist tephritids may respond to VOCs common to many hosts.

Keywords: VOCs, Cucurbitaceae, Solanaceae, Phylogeny

INTRODUCTION

Phytophagous insects have long been considered to be mostly specialized in their use of hosts (Jaenike 1990). Some recent studies, however, suggest that generalism might not be as rare as previously thought (Normark et Johnson 2011, Loxdale et Harvey 2016, Clarke 2017). The Tephritidae family (true fruit flies) includes many generalist species that feed in mature fruits. Highly generalist species in this family are found in the genera *Bactrocera* (e.g., *B. dorsalis*, *B. tryoni*, and *B. zonata*), *Ceratitis* (e.g., *C. capitata* and *C. rosa*), and *Anastrepha* (e.g., *A. ludens*) (White et Elson-Harris 1992, Aluja et Mangan 2008, Clarke 2017). The total host range of the generalists can be impressive, and includes, for example, 124 species for *B. dorsalis* and 350 for *C. capitata* worldwide (Liquido *et al.* 1991, Clarke *et al.* 2005).

The advantage of extreme generalism is obvious in that the ability to feed on many plants facilitates survival in different locations and environments. Specialization on a few plants or families can also be advantageous, as demonstrated by its maintenance in a number of species. Some of the advantages of a specialized diet, however, have been shown not to apply to tephritids, which could explain the high number of tephritids that are extreme generalists (Clarke 2017). For instance, detoxification of plant toxic compounds leading to specialization is not relevant to Tephritidae species because they feed mostly on non-toxic fruits. Similarly, the strong competitive advantages resulting from specialization are unnecessary for Tephritidae species in their native endemic areas where competition seems to be absent (Novotny *et al.* 2005). Although specialization may also help organisms escape from natural enemies, Tephritidae species are mostly attacked by specialized parasitoids, which they can avoid by infesting new plants (Feder 1995).

Another potential advantage of specialization is the ability to locate host plants by sensing specific volatile organic compounds (VOCs) released by those plants (Bernays 2001, Clarke 2017). Tephritids, however, are able to detect many VOCs emitted by the ripening fruits of many species, and this could help maintain generalism (Díaz-Fleischer *et al.* 2001). Clarke (2017) and Cunningham *et al.* (2016) have clarified this hypothesis by suggesting that generalist tephritids may detect a smaller number of volatile organic compounds (VOCs) emitted by fruits than previously thought but may detect VOCs specifically associated with the maturity of many fruits. All plants on which generalists feed have a unique mixture of volatiles, but the fermentation compounds (mostly terpenoids) might be common to the maturing fruit of many plant species. For example, a mixture of three compounds emitted by ripening guava fruit was very attractive to the generalist *B. tryoni* and, when injected into squash and cucumber, caused the latter two non-hosts to become attractive (Cunningham *et al.* 2017). Another study found that *B. dorsalis* was more attracted to odors from ripe than unripe fruits (Biasazin *et al.* 2014).

Despite the large number of tephritid generalists, some tephritids are specialized and feed on several plants mostly belonging to one family. For example, *Zeugodacus cucurbitae*, *Dacus ciliatus*, *D. punctatifrons*, and *D. frontalis* specialize on Cucurbitaceae (White et Elson-Harris 1992, Dhillon *et al.*

2005) and *Neoceratitis cyanescens* and *B. latifrons* specialize on Solanaceae (Liquidó *et al.* 1994, Brévault *et al.* 2008).

Researchers have proposed two main hypotheses to explain VOC detection by more specialized insect species (Bruce *et al.* 2005). The first hypothesis is that specialist species might detect a specific ratio of a narrow range of related compounds. The second is that specialist species might detect compounds that are specific to the plant species or family on which they specialize. Although some VOCs have been shown to be specific to plant families, there is more evidence for the first than for the second hypothesis, and there is no evidence that tephritids respond to host-specific VOCs (Bruce *et al.* 2005).

As plant traits, VOCs may be phylogenetically conserved, i.e., VOCs may be more similar among closely related plants than among distantly related plants. This conservation of VOCs could help the specialization of some Tephritidae species for certain plant families. Some responses of insect herbivores to plants traits have been shown to be related to conserved plant traits. Larval performance of the beetle *Tetraopes tetrophthalmus*, for example, is negatively correlated with plant phylogenetic distance due to the strong phylogenetic conservatism of plant cardenolide content (Rasmann et Agrawal 2011). It is also possible, however, that unrelated plants have similar VOCs due to convergent evolution; such convergent evolution could favor generalism among insect herbivores.

The aim of our study was to determine whether the VOCs emitted from fruits are related to the degree of tephritid specialization on hosts. More specifically, we tested the hypotheses that plants that are known to host generalist tephritids emit VOCs that are common to many plants, and that plants that are known to host specialist tephritids emit VOCs that are not common to many plants. To test these hypotheses, we first collected VOCs from 28 fruits belonging to 15 families and known to be hosts of tephritids; the VOCs were collected under natural conditions and were identified. We then determined the similarities and differences between fruits known to be attacked by generalist and specialist tephritids. Finally, we determined whether there are phylogenetic relationships between fruits that emit VOCs associated with generalists and fruits that emit VOCs associated with specialists.

MATERIALS & METHODS

Plant material and VOC sampling

We collected the VOCs from 28 fruit species (Table 1) that cover a diversity of potential hosts of tephritids (White et Elson-Harris 1992). VOCs were collected from fruits still attached to plants (trees, shrub, or herbaceous plants) in natural environments (orchards, gardens, or fields; Supplementary information Picture S1). This sampling was done in La Réunion island from July 2016 to March 2017; the timing of sampling depended on the phenology of each fruit species. Fruits were taken at the maturity

stage known to be chosen by tephritids females and selected fruits were not infested or wounded. Depending on the fruit species and the clustering of fruits on the plant, we sampled the VOCs of a single fruit or cluster of several fruits when the fruit could not be individually sampled (Supplementary information Table S1).

VOCs emitted were sampled using the dynamic headspace method. Each fruit or fruit cluster was enclosed in a nalophan tube bag thermally sealed on two sides (manufactured by SenseTrading, 47 cm width). A twist tie was used to seal the bag to the stem that supported the fruit. A Tenax trap (mesh 60-80; Supelco; Sigma-Aldrich) was inserted and attached to the other end of the bag (Supplementary information Picture S1). Air was pumped into the bag, and the air escaped from the bag by passing through the Tenax trap. Air was pumped into the bag for 2 h at 200 cm³/min with a portable membrane pump. (Spectrex PAS-500; Spectrex, Redwood City, CA, USA). VOCs were collected between 0900 and 1100 am. Each fruit species was represented by two replicate fruits; as a negative control, VOCs were collected in the identical manner from an empty bag that was placed on the plant.

Table 1. Fruit species from which VOCs were collected.

Family	Scientific name	Common name
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mango
Cactaceae	<i>Hylocereus undatus</i>	Dragon fruit
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	Indian almond
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Watermelon
	<i>Cucumis melo</i>	Melon
	<i>Cucumis sativus</i>	Cucumber
	<i>Cucurbita maxima</i>	Pumpkin
	<i>Cucurbita pepo</i>	Zucchini
	<i>Sechium edule</i>	Chayote
Lauraceae	<i>Persea Americana</i>	Avocado
Lythraceae	<i>Punica granatum</i>	Pomegranate
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Fig
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	Strawberry guava
	<i>Psidium guajava</i>	Guava
	<i>Syzygium jambos</i>	Rose apple
	<i>Syzygium samarangense</i>	Java apple
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i>	Star fruit
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i>	Loquat
	<i>Prunus domestica</i>	Plum
	<i>Prunus persica</i>	Peach
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Coffee
Rutaceae	<i>Citrus reticulata x Citrus sinensis</i>	Tangor
Solanaceae	<i>Capsicum annum</i>	Chili
	<i>Solanum betacea</i>	Tree tomato
	<i>Solanum lycopersicum</i>	Tomato
	<i>Solanum mauritianum</i>	Bugweed
	<i>Solanum melongena</i>	Eggplant

Chemical analysis

VOCs were analyzed within 7 days of sample collection using a gas chromatograph (Clarus 580 GC, Perkin Elmer) coupled to a mass selective detector (Clarus SQ8T MS 120/230V (EI)). A fused silica capillary column (DB5, 60m X 0.25mm i.d., 0.25 μm film thickness) was used; its temperature was programmed from 50 to 270°C at 8°C·min⁻¹, and the carrier gas was helium N60 at constant flow of 0.21 ml·min⁻¹. VOCs contained in the Tenax traps were desorbed using a thermal desorber (M0413654 system - turbomatrix 350 ATD, Perkin Elmer) with a tube temperature of 250°C, an outlet split of 50 mL/min and no inlet split, a desorb flow of 1 ml·min⁻¹ during 5 min, and a constant flow of 3 ml·min⁻¹ in the GC column.

Kovats retention indices (RI) were computed using n-alkanes from C7–C30, which were directly injected in the Tenax trap. VOCs were identified according to their RI and molecular weight, and by comparing their mass spectra with the NIST 2014 library (NIST 2014). VOC peak area was extracted from the raw GC-MS data and transformed into a relative quantity (a proportion) by dividing the area of each VOC by the total area of all the detected compounds from the same analysis. VOC peaks present in both a fruit sample and in the negative control were used in the analysis when the peak area in the fruit sample was at least 2-times higher than the peak area in the control.

Phylogenetic reconstruction

The phylogeny of the 28 host plants was reconstructed on the basis of *matk* (1,500 bp) and *rbcl* (1,300 bp) chloroplast gene sequences (Hollingsworth *et al.* 2009). Sequences were obtained from GenBank (Benson *et al.* 2006) or by Sanger sequencing on DNA extracts obtained from dried plant leaves with the Qiagen Dneasy plant mini kit. PCR analysis required one primer pair to amplify *matk* and two primer pairs to amplify *rbcl* (details are provided in Charlery de la Masselière *et al.* (2017b)).

The sequences of the two genes were aligned separately with MEGA software (Tamura *et al.* 2013) and were then combined. We selected the best-fit substitution model for each gene, using jModelTest2 (Darriba *et al.* 2012) to evaluate models of evolution describing the different probabilities of change from one nucleotide to another in order to correct for unseen changes in the phylogeny. The best-fit models were GTR+G for *matk* and GTR+I+G for *rbcl*. The phylogeny was then reconstructed with MrBayes v3.2 (Ronquist *et al.* 2012), with each gene defined as a distinct partition of the combined alignment because of their different models of evolution. Two runs with four Markov chains each were conducted simultaneously for 5,000,000 generations, and variations in likelihood scores were examined graphically with

Tracer v1.5 (available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>). After discarding trees generated before parameter convergence (burn-in of 10%), we determined the consensus phylogeny and posterior probabilities of the nodes.

Statistical analysis

Each fruit species in this study was assigned to one of three plant family groups. Two groups were those plant families attacked by specialist tephritids, i.e., the Cucurbitaceae and Solanaceae. The third group (“Other families”) contained plants attacked by generalist tephritids.

VOCs present in only a single fruit species were excluded from the analysis. To assess differences in VOCs among the three groups of plant families, we first analyzed all VOCs with a principal least squares discriminant analysis (PLS-DA) using the function *plsda* from the *mixOmics* package (Le Cao *et al.* 2017). The mean relative proportion was calculated between the two samples of fruit species, and the proportions were log-transformed before analysis. The significance of the difference between plant family groups was assessed using a permutation analysis (999 repetitions) implemented in the *MVA.test* from the *RVAideMemoire* package (Hervé 2017). Variable importance in projection (VIP) scores calculated using *PLSDA.VIP* from the *RVAideMemoire* package were used to identify compounds important in separating plant family groups (Eriksson *et al.* 2006).

To refine our analysis, we selected compounds that had VIP scores > 1 and that are known to trigger a physiological or behavioral response in tephritids. To determine which compounds were previously determined to induce a physiological or behavioral response in tephritids, we searched the literature using the ISI Web of Science and the keywords “Volatile compounds” and “Tephritidae”. Only VOCs found in our study were recorded (Supplementary information Table S2).

The relative abundances of the different compounds were analyzed by generalized linear mixed-effects models (GLMM) (Bolker *et al.* 2009)). In this model, the fixed effects were binomial error as a function of the plant family group (Cucurbitaceae, Solanaceae, and other), the VOCs identified, and the interaction between these two treatments; ‘plant species’ was a random effect. Analyses were performed using R software (R Core Team 2016).

RESULTS

VOCs identified

A total of 427 VOCs were identified. After singletons were removed, 158 VOCs remained in the data set (Supplementary information Table S3). We also determined that 44 VOCs identified in the current

study were previously reported to induce a physiological or a behavioral response in tephritids (Supplementary information Table S2).

Differences between fruits attacked by specialists and by generalists

Based on the 158 VOCs, PLS-DA (presented in Supplementary information Figure S1) showed that each of the first two axes of the factorial space explained 7% of the global variability and that the overall VOC composition of the headspace did not significantly differ among the three groups (Cucurbitaceae fruits, Solanaceae fruits, and other fruits) (Supplementary information Fig. S1A; NMC = 0.5071, $n = 8$, p -value = 0.35). However, the groups could be separated when the analysis included only the 62 VOCs with VIP scores > 1 (Fig. 1A, NMC = 0.2821, $n = 8$, p -value = 0.001) (Le Cao *et al.* 2017) (Table 2). The first and the second axes explained 48% and 15% of the variability, respectively. Of the 62 VOCs, the following 12 were previously reported to induce responses in tephritids: 1-hexanol (A6), 1-octen-3-ol (A9), 3-carene (A30), α -phelandrene (A48), α -terpinene (A52), β -elemene (A62), geranylacetone, (Z) (A85), ethyl acetate (A100), γ -terpinene (A108), hexanoic acid ethyl ester (A114), linalool (A122), and thymol (A151) (Fig. 1B, Table 2).

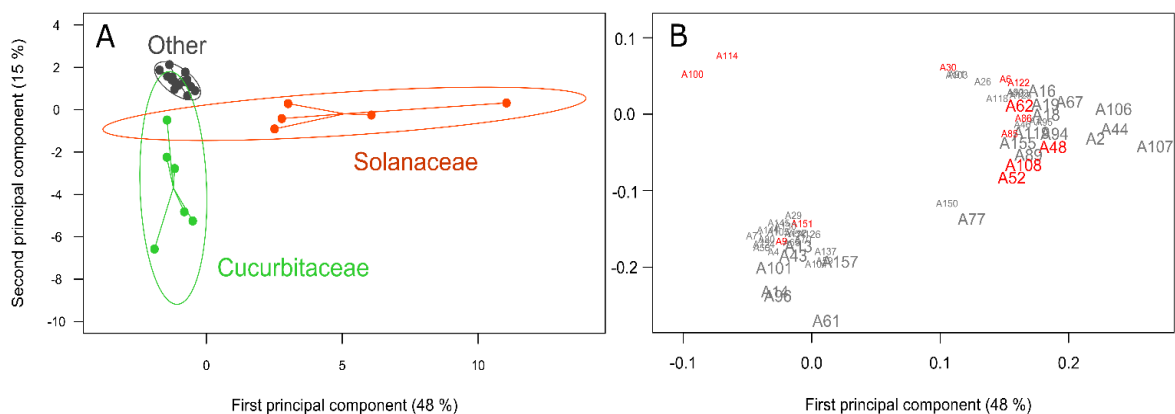


Figure 1. PLS-DA plots of the VOCs collected from the 28 fruit species in three plant family groups (Cucurbitaceae, Solanaceae, and other). (A) First two principal components of a PLS-DA plot of the VOCs with VIP > 1 . Each data point represents a fruit species; the centre of the star is the multivariate centroid; and the circle is the 95% confidence interval. (B) PLS-DA loading plot with all VOCs depicted with respect to the first two principal components. Compounds depicted in a larger font have a “variable importance in projection” (VIP) score > 1 ; among these compounds, those in red have been previously reported to induce a response in tephritids (Supplementary information Table S3). VOCs corresponding to identifiers are given in Table 2 for VIP > 1 and in Supplementary information Table S2 for all VOCs. Some overlapping points in this figure are slightly displaced to increase clarity.

Table 2. VOCs with VIP scores > 1 according to the principal least squares discriminant analysis (PLS-DA). The VOCs are ranked according to VIP score, from highest to the lowest. Molecules previously found to trigger a physiological or behavioral response by a species of Tephritidae are indicated by a reference.

Molecule	Id	VIP score	Reference
γ - muurolene	A107	1.900	
1,3-dioxolane, 2-methyl-	A14	1.870	
β - bourbonene	A61	1.749	
α - bergamotene	A44	1.723	
γ - gurjunene	A106	1.700	
4,8-dimethylnona-1,3,7-triene (E)	A2	1.643	
disulfide, dimethyl	A96	1.559	
1,2-ethanediol	A13	1.546	
α - phellandrene	A48	1.480	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
2-butanone	A18	1.456	
undecane	A157	1.451	
isolimonene	A119	1.433	
2-butenal, 2-methyl-	A19	1.430	
cyclohexane,2-ethenyl-1,1-dimethyl-3-methylene-	A89	1.422	
δ - elemene	A94	1.415	
β - selinene	A67	1.414	
butyl aldoxime, 2-methyl-, syn-	A77	1.403	
acetone	A43	1.388	
γ - terpinene	A108	1.388	Atiama-Nurbel, 2014; Casana-giner <i>et al</i> , 2001 ; Light <i>et al</i> , 1992
β - elemene	A62	1.378	Atiama-Nurbel, 2014
1,3-pentadiene, 2-methyl-, (E)	A16	1.374	
tridecane, 2-methyl-	A155	1.355	
α - terpinene	A52	1.350	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
eucalyptol	A101	1.337	
non_id (m/z: 57,71,85,43)	A133	1.330	
cyclopentasiloxane, decamethyl-	A90	1.322	
methyl isovalerate	A125	1.304	
benzene, 4-ethenyl-1,2-dimethyl-	A59	1.301	
β - phellandrene	A65	1.300	
δ - selinene	A95	1.291	
furan, 3-methyl-	A104	1.270	
tetradecane, 4-methyl-	A150	1.254	
1-hexanol	A6	1.247	Cruz-Lopez <i>et al</i> , 2006; Light <i>et al</i> , 1992
α - gurjunene	A46	1.247	
(-)-aristolene	A1	1.239	

1-octen-3-ol	A9	1.229	Atiama-Nurbel, 2014; Jayanthi et al, 2012; Jayanthi et al, 2014 ; Siderhurst & Jang, 2006 ; Warthen et al, 1997
β – farnesene, (Z)	A86	1.222	Atiama-Nurbel, 2014
α - pinene, (D)	A50	1.215	
γ - cadinene	A105	1.206	
linalool	A122	1.199	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Gonzales et al, 2006; Light et al, 1992; Liu & Zhou, 2016; Siderhurst & Jang, 2006
3-buten-2-ol, 2-methyl	A29	1.186	
camphene	A80	1.160	
o_cymene	A137	1.148	
butanoic acid, 2-methyl-, 2-methylpropyl ester	A70	1.143	
isobutyl acetate	A117	1.135	
butanoic acid, 2-methylpropyl ester	A71	1.134	
thymol	A151	1.133	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
1-butanol, 2-methyl-, acetate	A4	1.122	
geranylacetone, (Z)	A85	1.110	Atiama-Nurbel, 2014
methyl propionate	A126	1.105	
non_id (m/z: 55,70,40,81)	A130	1.103	
2,4-hexadienal, (E,E)-	A26	1.101	
methyl isobutyrate	A124	1.097	
α - thujene	A54	1.095	
3-carene	A30	1.074	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Casana-giner et al, 2001 ; Jayanthi et al, 2012; Jayanthi et al, 2014
hexanoic acid, ethyl ester	A114	1.055	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Cruz-Lopez et al, 2006 Jayanthi et al, 2012; Jayanthi et al, 2014; Light et al, 1992; Malo et al, 2005; Siderhurst & Jang, 2006
propanoic acid, ethyl ester	A145	1.046	
propanoic acid, 2-methyl-, ethyl ester	A144	1.042	
isocaryophyllene	A118	1.041	
cyclopropane, pentyl-	A91	1.022	
furan, 2-ethyl-	A103	1.013	
ethyl acetate	A100	1.008	Casana-giner <i>et al</i> , 2001

Results from GLMMs with binomial error showed an effect of plant family group ($\Delta\text{Dev} = 22.9$; $\text{df} = 2, 64$; $p < 0001$), VOCs identified ($\Delta\text{Dev} = 2804.6$; $\text{df} = 61, 5$; $p < 0001$), and the interaction between these two factors ($\Delta\text{Dev} = 2313.8$; $\text{df} = 122, 66$; $p < 0001$). This indicated that the relative abundance of the different VOCs differed between Cucurbitaceae, Solanaceae, and the other plant groups.

The VOCs that explained most of the separation were those separating the Cucurbitaceae and Solanaceae (Fig. 2). These VOCs were mostly absent from the other group, and some VOCs were specific to the Solanaceae, such as α -bergamotene (A44), 2-butenal,2-methyl (A19), and δ -elemene (A94). VOCs responsible for the difference between plants attacked by specialists and generalists were hexanoic acid, ethyl ester (A114), and ethyl acetate (A100). These are associated with many plant families but are nearly absent from the Cucurbitaceae and Solanaceae (Fig. 2).

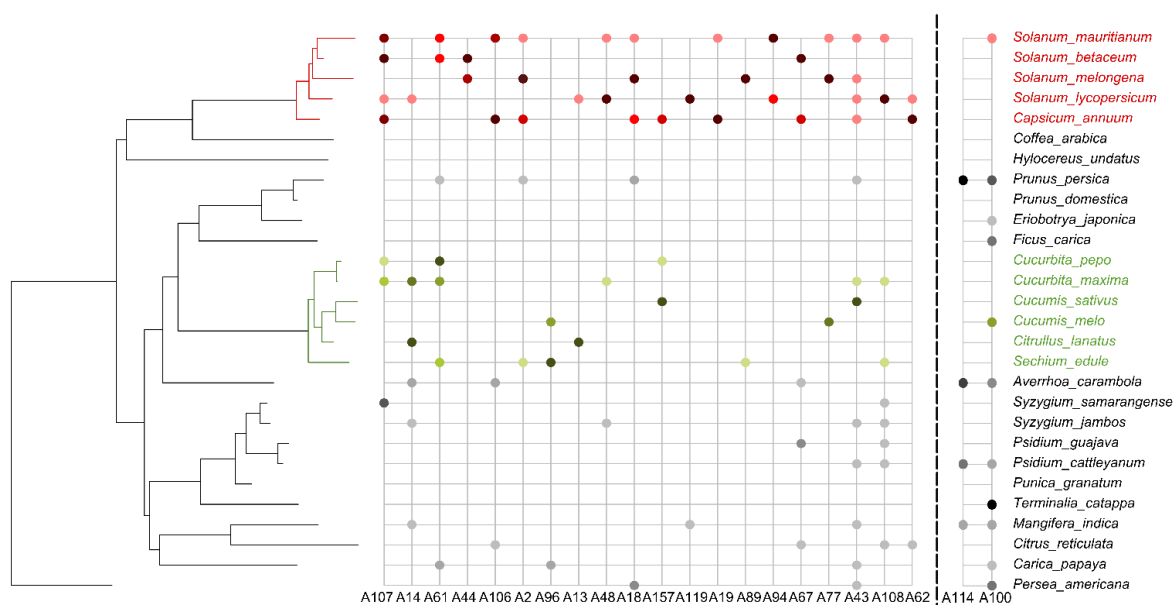


Figure 2. Phylogenetic distribution of the 20 VOCs that were most important in explaining the separation of the Cucurbitaceae and the Solanaceae groups (on the left of the dashed line) and of the two VOCs that were most important in explaining the separation of the “other” group of families (on the right of the dashed line). A phylogenetic tree for the fruit species is shown on the left, with the names of plant species on the right. Solanaceae are in red, Cucurbitaceae are in green, and species belong to other plant families are in black. Each column represents a volatile compound, and each closed circle indicates the proportion of the chemical compounds present in the fruit species; the darker the circle, the greater the proportion. To increase the contrast within each column we divided each COV proportion by its higher value in all fruits (the darker the circle, the larger the proportion).

DISCUSSION

Our results have revealed differences in VOC composition between the Cucurbitaceae, the Solanaceae, and the “other” plant family groups. The VOCs responsible for this difference include some that have been previously reported to induce physiological or behavioral responses in the Tephritidae. The separation between the three groups was mainly due to VOCs present in the Cucurbitaceae and Solanaceae. Of these VOCs, the following five are strictly specific to some plants in the Solanaceae: α -bergamotene (A44), 2-butenal, 2-methyl (A19), δ -elemene (A94), δ -selinene (A95), and (-)-aristolene (A1). On the other hand, there are no reports in the literature concerning the response of tephritid specialists of Solanaceae to these five VOCs. All of the Solanaceae in the current study produced at least one of these specific VOCs, which suggests that female specialists of Solanaceae may detect some of these VOCs to discriminate Solanaceae from other families. This would be consistent with the hypothesis that tephritids detect specific compounds, but it does not exclude the possibility that tephritids detect specific ratios of VOC blends. Other VOCs that contributed to the separation of the Solanaceae from the other two groups but that were not strictly specific to the Solanaceae have been shown to be detected by the generalist *C. capitata* (Light *et al.* 1992, Casaña-Giner *et al.* 2001); these VOCs included the monoterpenes α -terpinene (A52), α -phellandrene (A48), and γ -terpinene (A108). The latter three VOCs and the five that are specific to the Solanaceae might be useful in traps designed to attract tephritids. The attraction induced by these VOCs might be complemented by visual stimuli, given that solanaceous fruits are often red (Brévault et Quilici 2010).

None of VOCs emitted by Cucurbitaceae fruit in the current study is strictly specific to this family. Rather than being attracted to specific compounds, tephritids that specialize on Cucurbitaceae might be attracted by specific blends of common VOCs. In our study, fruits in the Cucurbitaceae family emitted substantial abundance of the following VOCs: eucalyptol (A101), 1,3-dioxolane, 2-methyl- (A14), β - bourbonene (A61), disulfide-dimethyl (A96), 1,2-ethanediol (A13), undecane (A157), and acetone (A43) (Fig. 1 & 2). Attraction to blends of common VOCs has been documented for *D. ciliatus* and *Z. cucurbitae*, which are Cucurbitaceae specialists (Alagarmalai *et al.* 2009, Siderhurst et Jang 2010). Two possible mechanisms might explain how tephritid specialists detect Cucurbitaceae via VOCs. First, the specialist could detect a specific ratio of common VOCs (Bruce et Pickett 2011). Second, the specialist could differentiate VOCs characterizing their host plant with their neurons providing a mechanism for determining whether or not two odors, in the correct ratio, emanate from the same source (Bruce *et al.* 2005). Some specific VOCs of Cucurbitaceae have been identified, and two of them were found to be detected by and attractive to *Z. cucurbitae* (Atiama-Nurbel 2014). Although these two molecules were not detected in our study, they have been found in Cucurbitaceae species that were not represented our study (bitter gourd and ridged gourd) or in cucumber at a mature stage while we studied this fruit at a young stage.

The VOCs responsible for the separation of the “other” group, which included all plant families except Cucurbitaceae and Solanaceae and which are mostly attacked by generalist tephritids, from the Cucurbitaceae and Solanaceae were ethyl acetate and hexanoic acid - ethyl ester. Both of these VOCs are commonly produced in mature fruits and have been reported to be detected by generalist tephritids such as *C. capitata*, *B. dorsalis*, *A. ludens*, and *A. obliqua* (Light *et al.* 1992, Siderhurst et Jang 2006, Steck *et al.* 2012, Cunningham *et al.* 2016). In our study, ethyl acetate was widely distributed among 11 plant families, and hexanoic acid - ethyl ester was distributed among four families. Our results are consistent with the hypothesis of Clarke (2017) that generalist species may detect molecules commonly generated during fruit maturation.

In this study, we focused on how variation in VOCs is related to insect specialization, but the difference between specialists and generalists could also be due to differences in antennal lobe morphology. For example, the enhanced sensitivity to host volatiles in a specialist species of *Drosophila* results from an increase in a specific class of olfactory sensory neurons and from the formation of enlarged glomeruli in the antennal lobes (Linz *et al.* 2013).

To our knowledge, the current study is one of the first to identify and compare the VOCs of a wide range of fruit species. This type of study is necessary to understand how tephritids locate hosts and to determine how VOCs could be used to attract tephritids as part of pest management programs. Our study has identified VOCs that differ between the hosts of generalist and specialist tephritids. Future studies should assess the physiological responses of specialist and generalist tephritids to single VOCs and blends.

REFERENCES:

- Alagarmalai, J., Nestel, D., Dragushich, D., Nemny-Lavy, E., Anshelevich, L., Zada, A. & Soroker, V. (2009). Identification of host attractants for the Ethiopian fruit fly, *Dacus ciliatus* Loew. *Journal of Chemical Ecology* 35: 542-551.
- Aluja, M. & Mangan, R. L. (2008). Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annual Review of Entomology* 53: 473-502.
- Atiama-Nurbel, T. (2014). Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* (Diptera, Tephritidae) aux composés volatils de fruits-hôtes. *Université de La Réunion, La Réunion*.
- Balagawi, S., Vijayasegaran, S., Drew, R. A. & Raghu, S. (2005). Influence of fruit traits on oviposition preference and offspring performance of *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae) on three tomato (*Lycopersicon lycopersicum*) cultivars. *Australian journal of entomology* 44: 97-103.
- Balagawi, S., Drew, R. A. & Clarke, A. R. (2013). Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: is either theory useful? *Arthropod-Plant Interactions* 7: 299-313.
- Benson, D. A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J. & Wheeler, D. L. (2006). GenBank. *Nucleic Acids Research* 34: 16-20.
- Bernays, E. (1998). The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis. *American Naturalist* 151: 451-464.
- Bernays, E. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology* 46: 703-727.
- Biasazin, T. D., Karlsson, M. F., Hillbur, Y., Seyoum, E. & Dekker, T. (2014). Identification of host blends that attract the African invasive fruit fly, *Bactrocera invadens*. *Journal of Chemical Ecology* 40: 966-976.
- Bisognin, D. A. (2002). Origin and evolution of cultivated cucurbits. *Ciência Rural* 32: 715-723.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. & White, J.-S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127-135.
- Brévault, T., Duyck, P.-F. & Quilici, S. (2008). Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology* 33: 529-536.
- Brévault, T. & Quilici, S. (2010). Interaction between visual and olfactory cues during host finding in the tomato fruit fly *Neoceratitis cyanescens*. *Journal of Chemical Ecology* 36: 249-259.
- Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J. & Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* 10: 269-274.
- Bruce, T. J. A. & Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects—finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605-1611.

- Casaña-Giner, V., Gandía-Balaguer, A., Hernández-Alamós, M. M., Mengod-Puerta, C., Garrido-Vivas, A., Primo-Millo, J. & Primo-Yúfera, E. (2001). Attractiveness of 79 compounds and mixtures to wild *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in field trials. *Journal of Economic Entomology* 94: 898-904.
- Cha, D. H., Powell, T. H., Feder, J. L. & Linn, C. E. (2011). Identification of host fruit volatiles from three mayhaw species (*Crataegus* Series *Aestivales*) attractive to mayhaw-origin *Rhagoletis pomonella* flies in the Southern United States. *Journal of Chemical Ecology* 37: 961-973.
- Charlery de la Masselière, M., Ravigné, V., Facon, B., Lefeuvre, P., Massol, F., Quilici, S. & Duyck, P.-F. (2017a). Changes in phytophagous insect host ranges following the invasion of their community: Long-term data for fruit flies. *Ecology and Evolution* 7: 5181-5190.
- Charlery de la Masselière, M., Ravigné, V., Facon, B., Lefeuvre, P., Massol, F., Quilici, S. & Duyck, P. F. (2017b). Changes in phytophagous insect host ranges following the invasion of their community: Long-term data for fruit flies. *Ecology and Evolution* 00: 1-10.
- Charney, N. & Record, S. (2009). Vegetarian: Jost diversity measures for community data. URL <http://cran.r-project.org/package=vegetarian>.
- Clark, K. E., Hartley, S. E. & Johnson, S. N. (2011). Does mother know best? The preference–performance hypothesis and parent–offspring conflict in aboveground–belowground herbivore life cycles. *Ecological Entomology* 36: 117-124.
- 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.
- Clarke, A. R. (2017). Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the ‘generalism’ debate. *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 245-257.
- Craig, T. P., Itami, J. K. & Price, P. W. (1989). A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70: 1691-1699.
- Craig, T. P. & Itami, J. K. (2008). Evolution of preference and performance relationships. in K. J. Tilmon, (eds). *Specialization, Speciation, and Radiation. The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects* pp.20-28 University of California Press, Berkeley.
- Cruz-López, L., Malo, E. A., Toledo, J., Virgen, A., Del Mazo, A. & Rojas, J. C. (2006). A new potential attractant for *Anastrepha obliqua* from *Spondias mombin* fruits. *Journal of Chemical Ecology* 32: 351-365.
- Cunningham, J. P., Carlsson, M. A., Villa, T. F., Dekker, T. & Clarke, A. R. (2016). Do fruit ripening volatiles enable resource specialism in polyphagous fruit flies? *Journal of Chemical Ecology* 42: 931-940.

- Dalby-Ball, G. (2000). Influence of the odour of fruit, yeast and cue-lure on the flight activity of the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae). *Austral Entomology* 39: 195-200.
- Dall, S. R. & Cuthill, I. C. (1997). The information costs of generalism. *Oikos* 80: 197-202.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772-772.
- De Meyer, M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssières, J.-F. & Virgilio, M. (2015). A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett)(Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *ZooKeys* 540: 539-557.
- Dhillon, M., Singh, R., Naresh, J. & Sharma, H. (2005). The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: A review of its biology and management. *Journal of Insect Science* 5: 1-16.
- Díaz-Fleischer, F., Papaj, D. R., Prokopy, R. J., Norrbom, A. L. & Aluja, M.(2001). Evolution of Fruit Fly Oviposition Behavior.in M. A. A. L. Norrbom, (eds). *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution Behavior*. pp.811-841, CRC Press, Boca Raton.
- Drown, D. M., Levri, E. P. & Dybdahl, M. F. (2011). Invasive genotypes are opportunistic specialists not general purpose genotypes. *Evolutionary Applications* 4: 132-143.
- Du, Y., Zhang, J., Yan, Z., Ma, Y., Yang, M., Zhang, M., Zhang, Z., Qin, L. & Cao, Q. (2016). Host preference and performance of the yellow peach moth (*Conogethes punctiferalis*) on chestnut cultivars. *PLoS ONE* 11: 1-17.
- Dukas, R., Prokopy, R. J., Papaj, D. R. & Duan, J. J. (2001). Egg laying behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae): Is social facilitation important? *Florida Entomologist*: 665-671.
- 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., David, P. & Quilici, S. (2004). A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* 29: 511-520.
- Duyck, P.-F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R. & Quilici, S. (2006a). Importance of competition mechanisms in successive invasion by polyphagous Tephritids in la Réunion. *Ecology* 87: 1770-1780.
- 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., David, P. & Quilici, S. (2007). Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions* 13: 535-543.
- Duyck, P.-F., David, P., Pavoine, S. & Quilici, S. (2008). Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology* 33: 439-452.
- Eriksson, L., Andersson, P. L., Johansson, E. & Tysklind, M. (2006). Megavariate analysis of environmental QSAR data. Part I–A basic framework founded on principal component analysis

- (PCA), partial least squares (PLS), and statistical molecular design (SMD). *Molecular Diversity* 10: 169-186.
- Feder, J. L. (1995). The effects of parasitoids on sympatric host races of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Ecology* 76: 801-813.
- Fernandez 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.
- Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I. & Wainwright, P. C. (2002). Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology* 42: 265-277.
- 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.
- Friberg, M., Posledovich, D. & Wiklund, C. (2015). Decoupling of female host plant preference and offspring performance in relative specialist and generalist butterflies. *Oecologia*: 1-12.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- García-Robledo, C. & Horvitz, C. C. (2012). Parent–offspring conflicts, “optimal bad motherhood” and the “mother knows best” principles in insect herbivores colonizing novel host plants. *Ecology and Evolution* 2: 1446-1457.
- Getahun Dawit, Azerefegne Feredu & Yibrha, B. (2015). Species composition of fruit flies (Diptera:Tephritidae) and extent of damage on mango fruit in eastern Ethiopia. *International Journal of Innovation and Scientific Research* 19: 95-102.
- González, R., Toledo, J., Cruz-Lopez, L., Virgen, A., Santiesteban, A. & Malo, E. A. (2006). A new blend of white sapote fruit volatiles as potential attractant to *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology* 99: 1994-2001.
- Gripengberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M. & Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13: 383-393.
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B. & Duyck, P.-F. (2016). Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology* 16: 40.
- Hervé, M. (2017). RVAideMemoire: Diverse Basic Statistical and Graphical Functions. *R package version 0.9-65*. <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.
- Hill, R. (1999). Minimising uncertainty—in support of no-choice tests. in B. B. L. S. J. Withers T.M (eds). Host specificity testing in Australasia: towards improved assays for biological control pp.1-10 Scientific Publishing, Queensland Department of Natural Resources, Brisbane.
- Hollingsworth, P. M., Forrest, L. L., Spouge, J. L., Hajibabaei, M., Ratnasingham, S., van der Bank, M., Chase, M. W., Cowan, R. S., Erickson, D. L. & Fazekas, A. J. (2009). A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12794-12797.

- Hull, C. & Cribb, B. (2001). Olfaction in the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni*. I: Identification of olfactory receptor neuron types responding to environmental odors. *Journal of Chemical Ecology* 27: 871-887.
- Jacquard, C., Virgilio, M., David, P., Quilici, S., De Meyer, M. & Delatte, H. (2013). Population structure of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, in Reunion Island. *Biological Invasions* 15: 759-773.
- Jaenike, J. (1978). On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical population biology* 14: 350-356.
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Jallow, M. F. A. & Zalucki, M. P. (2003). Relationship between oviposition preference and offspring performance in Australian *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian journal of entomology* 42: 343-348.
- Janz, N. & Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 701-707.
- Janz, N. (2002). Evolutionary ecology of oviposition strategies. in M. a. M. Hilker, T. , (eds). *Chemoecology of insect eggs and egg deposition* pp.349-376 Blackwell
- Jaumann, S. & Snell-Rood, E. C. (2017). Trade-offs between fecundity and choosiness in ovipositing butterflies. *Animal Behaviour* 123: 433-440.
- Jayanthi, P. D. K., Woodcock, C. M., Caulfield, J., Birkett, M. A. & Bruce, T. J. (2012). Isolation and identification of host cues from mango, *Mangifera indica*, that attract gravid female oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *Journal of Chemical Ecology* 38: 361-369.
- Jayanthi, P. D. K., Kempraj, V., Aurade, R. M., Venkataramanappa, R. K., Nandagopal, B., Verghese, A., Toby, J. & Bruce, A. (2014). Specific volatile compounds from mango elicit oviposition in gravid *Bactrocera dorsalis* females. *Journal of Chemical Ecology* 40: 259.
- Joachim-Bravo, I. S. & Zucoloto, F. S. (1997). Oviposition preference and larval performance in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 795-802.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Keeler, M. S. & Chew, F. S. (2008). Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia* 156: 559-568.
- Keller, A. & Vosshall, L. B. (2007). Influence of odorant receptor repertoire on odor perception in humans and fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 5614-5619.
- Kelly, C. A. & Bowers, M. D. (2016). Preference and performance of generalist and specialist herbivores on chemically defended host plants. *Ecological Entomology* 41: 308-316.
- Kotler, B. P. & Mitchell, W. A. (1995). The effect of costly information in diet choice. *Evolutionary ecology* 9: 18-29.

- Le Cao, K.-A., Rohart, F., Gonzalez, I., Dejean, S., with key contributors Gautier, B., Bartolo, F., contributions from Monget, P., Coquery, J., Yao, F. & Liquet, B. (2017). mixOmics: Omics Data Integration Project. R package version 6.1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=mixOmics>.
- Li, Y. X. & Liu, T. X. (2015). Oviposition preference, larval performance and adaptation of *Trichoplusia ni* on cabbage and cotton. *Insect Science* 22: 273-282.
- Light, D., Jang, E. & Flath, R. (1992). Electroantennogram responses of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*, to the volatile constituents of nectarines. *Entomologia experimentalis et Applicata* 63: 13-26.
- Linz, J., Baschwitz, A., Strutz, A., Dweck, H. K., Sachse, S., Hansson, B. S. & Stensmyr, M. C. (2013). Host plant-driven sensory specialization in *Drosophila erecta*. *Proceeding of the Royal B Society* 280: 20130626.
- 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.
- Liquido, N. J., Harris, E. J. & Dekker, L. A. (1994). Ecology of *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) populations: host plants, natural enemies, distribution, and abundance. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 71-84.
- Liu, L. & Zhou, Q. (2016). Olfactory response of female *Bactrocera minax* to chemical components of the preference host citrus volatile oils. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 19: 637-642.
- Liu, Z., Scheirs, J. & Heckel, D. G. (2012). Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: adult oviposition and larval performance. *Oecologia* 168: 459-469.
- Loxdale, H. D. & Harvey, J. A. (2016). The ‘generalism’ debate: misinterpreting the term in the empirical literature focusing on dietary breadth in insects. *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 265-282.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press Princeton.
- Magalhães, S., Blanchet, E., Egas, M. & Olivieri, I. (2009). Are adaptation costs necessary to build up a local adaptation pattern? *BMC Evolutionary Biology* 9: 182.
- Malo, E. A., Cruz-López, L., Toledo, J., Del Mazo, A., Virgen, A. & Rojas, J. C. (2005). Behavioral and electrophysiological responses of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) to guava volatiles. *Florida Entomologist* 88: 364-371.
- Mayer, D. F., Long, L. E., Smith, T. J., Olsen, J., Riedl, H., Heath, R. R., Leskey, T. C. & Prokopy, R. J. (2000). Attraction of adult *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae) to unbaited and odor-baited red spheres and yellow rectangles. *Journal of Economic Entomology* 93: 347-351.
- NIST. (2014). NIST/EPA/NIH Mass Spectral Library computer program, version 2.2., Gaithersburg, MD, USA: National Institute of Standards and Technology.
- Normark, B. B. & Johnson, N. A. (2011). Niche explosion. *Genetica* 139: 551-564.

- Novotny, V., Clarke, A. R., Drew, R. A., Balagawi, S. & Clifford, B. (2005). Host specialization and species richness of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 67-77.
- Nyman, T., Paajanen, R., Heiska, S. & Julkunen-Tiitto, R. (2011). Preference–performance relationship in the gall midge *Rabdophaga rosaria*: insights from a common-garden experiment with nine willow clones. *Ecological Entomology* 36: 200-211.
- Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 583-597.
- Piñero, J. C., Jácome, I., Vargas, R. & Prokopy, R. J. (2006). Response of female melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, to host-associated visual and olfactory stimuli. *Entomologia experimentalis et Applicata* 121: 261-269.
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H. & Hochberg, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* 14: 841-851.
- Prokopy, R. J. & Roitberg, B. D. (1984). Foraging behavior of true fruit flies: concepts of foraging can be used to determine how tephritids search for food, mates, and egg-laying sites and to help control these pests. *American Scientist* 72: 41-49.
- Quilici, S. & Jeuffrault, E. (2001). Plantes-Hôtes des Mouches des Fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. Graphica St André, La Réunion.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Rasmann, S. & Agrawal, A. A. (2011). Evolution of specialization: a phylogenetic study of host range in the red milkweed beetle (*Tetraopes tetraophthalmus*). *The American Naturalist* 177: 728-737.
- Remold, S. (2012). Understanding specialism when the jack of all trades can be the master of all. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279: 4861-4869.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Roslin, T. & Salminen, J. P. (2008). Specialization pays off: contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. *Oikos* 117: 1560-1568.
- Schäpers, A., Nylin, S., Carlsson, M. A. & Janz, N. (2016). Specialist and generalist oviposition strategies in butterflies: maternal care or precocious young? *Oecologia* 180: 335-343.
- Siderhurst, M. S. & Jang, E. B. (2006). Female-biased attraction of Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel), to a blend of host fruit volatiles from *Terminalia catappa* L. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2513-2524.
- Siderhurst, M. S. & Jang, E. B. (2010). Cucumber volatile blend attractive to female melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett). *Journal of Chemical Ecology* 36: 699-708.

- Singer, M. S.(2008). Evolutionary ecology of polyphagy.in K. J. Tilmon, (eds). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects pp.29-42 University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Steck, K., Veit, D., Grandy, R., i Badia, S. B., Mathews, Z., Verschure, P., Hansson, B. S. & Knaden, M. (2012). A high-throughput behavioral paradigm for Drosophila olfaction-The Flywalk. *Scientific reports* 2.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.
- Thompson, J. N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et Applicata* 47: 3-14.
- Warthen, J., Lee, C.-J., Jang, E., Lance, D. & McInnis, D. (1997). Volatile, potential attractants from ripe coffee fruit for female Mediterranean fruit fly. *Journal of Chemical Ecology* 23: 1891-1900.
- White, I. M. & Elson-Harris, M. M. (1992). Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. CAB International, Wallingford, UK.
- Zhang, P.-J., Lu, Y.-b., Zalucki, M. P. & Liu, S.-S. (2012). Relationship between adult oviposition preference and larval performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Journal of Pest Science* 85: 247-252.

Article 3:

Informations Supplémentaires



Picture S1. Method used to collect VOCs from fruits (tangerine in this case) in the field. Left: one fruit is sealed in a nalophan bag with a Tenax trap connected to an air pump. Right: VOCs were collected from fruits attached to trees.

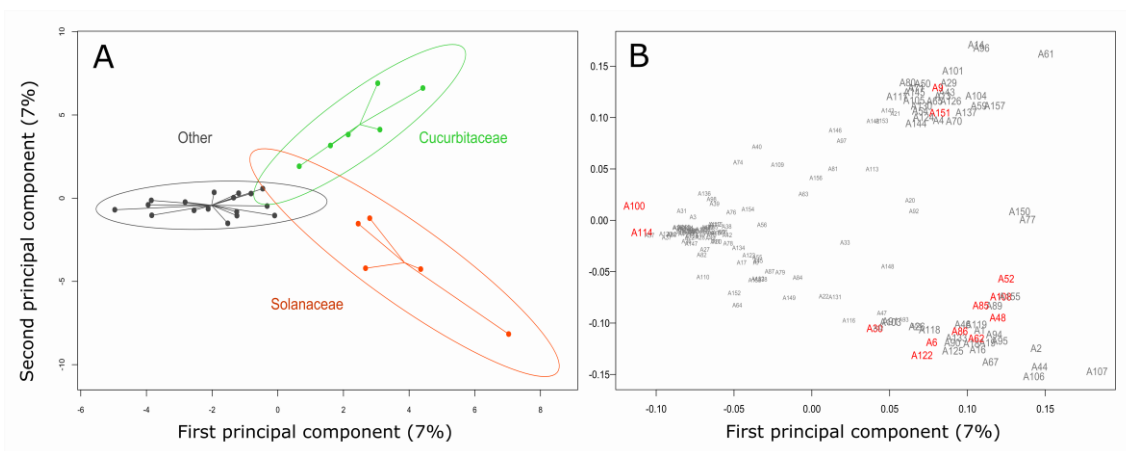


Figure S1: PLS-DA plots of the VOCs collected from the 28 fruit species in three plant family groups (Cucurbitaceae, Solanaceae, and other). (A) First two principal components of a PLS-DA plot of the 158 compounds. Each data point represents a fruit species; the centre of the star is the multivariate centroid; and the circle is the 95% confidence interval. (B) PLS-DA loading plot with all VOCs depicted with respect to the first two principal components.

Table S1. Number of fruits used during the VOC collection.

Scientific name	Number of fruits	Scientific name	Number of fruits
<i>Mangifera indica</i>	Single fruit	<i>Psidium guajava</i>	Single fruit
<i>Hylocereus undatus</i>	Single fruit	<i>Syzygium jambos</i>	Cluster of 3 fruits
<i>Carica papaya</i>	Single fruit	<i>Syzygium samarangense</i>	Cluster of 3 or 6 fruits
<i>Terminalia catappa</i>	Cluster of 2 fruits	<i>Averrhoa carambola</i>	Single fruit
<i>Citrullus lanatus</i>	Single fruit	<i>Eriobotrya japonica</i>	Cluster of 9 or 17 fruits
<i>Cucumis melo</i>	Single fruit	<i>Prunus domestica</i>	Cluster of 5 fruits
<i>Cucumis sativus</i>	Single fruit	<i>Prunus persica</i>	Cluster of 2 or 3 fruits
<i>Cucurbita maxima</i>	Single fruit	<i>Coffea arabica</i>	Cluster of 20 fruits
<i>Cucurbita pepo</i>	Single fruit	<i>Citrus reticulata x Citrus sinensis</i>	Single fruit
<i>Sechium edule</i>	Single fruit	<i>Capsicum annum</i>	Cluster of 2 fruits
<i>Persea Americana</i>	Single fruit	<i>Solanum betacea</i>	Single fruit
<i>Punica granatum</i>	Single or a cluster of 2 fruits	<i>Solanum lycopersicum</i>	Single fruit
<i>Ficus carica</i>	Single fruit	<i>Solanum mauritianum</i>	Cluster of 38 or 59 fruits
<i>Psidium cattleyanum</i>	Cluster of 7 fruits	<i>Solanum melongena</i>	Single fruit

Table S2. VOCs previously determined to induce a physiological or behavioral response in tephritids (Bdor : *B. dorsalis*, Btry : *B. tryoni*, Ccap : *C. capitata*, Aobl : *A. obliqua*, Alud : *A. ludens*, Rpom : *R. pomonella*, Bmin : *B. minax*, Zcuc : *Z. cucurbitae* and Dcil : *D. ciliatus*).

Molecule family	Molecule	Tephritidae species	EAG	Antennal receptor	Behavior	Reference
alkane	octane	Bdor	1	NA	NA	Siderhurst & Jang, 2006 Hull & Cribb, 2001;
alcohol	ethanol	Bdor, Btry, Ccap	1	1	NA	Light <i>et al.</i> , 1992; Siderhurst & Jang, 2006
alcohol	1-hexanol	Bdor, Ccap, Aobl	1	1	NA	Cruz-Lopez <i>et al.</i> , 2006; Light <i>et al.</i> , 1992
alcohol	1-octen-3-ol	Bdor, Ccap	1	NA	1	Atiama-Nurbel, 2014; Jayanthi <i>et al.</i> , 2012; Jayanthi <i>et al.</i> , 2014; Siderhurst & Jang, 2006; Warthen <i>et al.</i> , 1997
alcohol	3-hexen-1-ol, (Z)-	Alud, Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al.</i> , 1992; Malo <i>et al.</i> , 2005
alcohol	1-butanol, 3-methyl-	Bdor, Rpom, Ccap	1	NA	1	Biasazin <i>et al.</i> , 2014; Casana-giner <i>et al.</i> , 2001; Cha <i>et al.</i> , 2011; Jayanthi <i>et al.</i> , 2012; Jayanthi <i>et al.</i> , 2014;
aldehyde	decanal	Ccap	NA	NA	1	Warthen <i>et al.</i> , 1997
aldehyde	nonanal	Ccap, Bmin	1	NA	1	Casana-giner <i>et al.</i> , 2001; Liu & Zhou, 2016
aldehyde	hexanal	Bdor, Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al.</i> , 1992; Siderhurst & Jang, 2006
aromatic dioxide	benzaldehyde carbon dioxide	Ccap Btry, Rpom	1 1	NA 1	NA 1	Light <i>et al.</i> , 1992 Hull & Cribb, 2001; Zhang <i>et al.</i> , 1999
ester	ethyl acetate	Bdor, Ccap	1	1	1	Light <i>et al.</i> , 1992; Siderhurst & Jang, 2006; Steck <i>et al.</i> , 2012
ester	acetic acid, hexyl ester	Bdor, Alud, Ccap, R	1	1	1	Biasazin <i>et al.</i> , 2014 Light <i>et al.</i> , 1992; Malo <i>et al.</i> , 2005; Siderhurst & Jang, 2006; Zhang <i>et al.</i> , 1999
ester	butanoic acid, ethyl ester	Bdor, Alud, Ccap, A	1	1	1	Biasazin <i>et al.</i> , 2014; Casana-giner <i>et al.</i> , 2001; Cruz-Lopez <i>et al.</i> , 2006; Jayanthi <i>et al.</i> , 2012; Jayanthi <i>et al.</i> , 2014; Light <i>et al.</i> , 1992; Malo <i>et al.</i> , 2005
ester	butanoic acid, hexyl ester	Rpom	1	NA	1	Cha <i>et al.</i> , 2011; Zhang <i>et al.</i> , 1999
ester	hexanoic acid, ethyl ester	Bdor, Alud, Ccap, A	1	NA	1	Biasazin <i>et al.</i> , 2014; Cruz-Lopez <i>et al.</i> , 2006; Jayanthi <i>et al.</i> , 2012; Jayanthi <i>et al.</i> , 2014; Light <i>et al.</i> , 1992; Malo <i>et al.</i> , 2005; Siderhurst & Jang, 2006

ester	hexanoic acid, methyl ester	Bdor, Ccap	1	NA	1	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Warthen <i>et al</i> , 1997
ester	acetic acid, methyl ester	Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al</i> , 1992
ester	3-hexen-1-ol, acetate, (E)-	Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al</i> , 1992
ester	heptanoic acid, methyl ester	Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al</i> , 1992
ester	octanoic acid, methyl ester	Ccap	1	NA	NA	Light <i>et al</i> , 1992
terpinene	α -pinene	Ccap	1	NA	1	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Casana-giner <i>et al</i> , 2001; Light <i>et al</i> , 1992
terpinene	β -myrcene	Bdor	1	NA	NA	Biasazin <i>et al</i> , 2014
terpinene	3-carene	Bdor, Ccap	1	NA	1	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Casana-giner <i>et al</i> , 2001; Jayanthi <i>et al</i> , 2012; Jayanthi <i>et al</i> , 2014
terpinene	D-limonene	Bdor, Ccap, Bmin	1	1	1	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Keller & Vosshall, 2007; Light <i>et al</i> , 1992; Liu & Zhou, 2016
terpinene	linalool	Bdor, Ccap, Alud, B 1	1	NA	1	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Gonzales_ <i>et al</i> , 2006; Light <i>et al</i> , 1992; Liu_ & Zhou, 2016; Siderhurst & Jang, 2006
terpinene	β -ocimene	Bdor, Ccap, Alud	1	NA	NA	Biasazin <i>et al</i> , 2014; Gonzales <i>et al</i> , 2006; Light <i>et al</i> , 1992
terpinene	caryophyllene	Dcil	1	NA	NA	Alagarmalai <i>et al</i> , 2009
terpinene	γ -terpinene	Ccap, Zcuc	1	NA	1	Atiama-Nurbel, 2014; Casana-giner <i>et al</i> , 2001; Light <i>et al</i> , 1992
ester	octanoic acid, ethyl ester	Bdor, Aobl	1	NA	NA	Cruz-Lopez <i>et al</i> , 2006; Jayanthi <i>et al</i> , 2014
Benzenoids & phenyl propanoids	styrene	Alud	1	NA	NA	Gonzales <i>et al</i> , 2006
ester	benzoic acid, ethyl ester	Aobl	1	NA	NA	Cruz-Lopez <i>et al</i> , 2006
ester	acetic acid, pentyl ester	Rpom	1	NA	NA	Cha <i>et al</i> , 2011
ester	acetic acid, butyl ester	Rpom	1	NA	NA	Cha <i>et al</i> , 2011
monoterpene	α -phellandrene	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
monoterpene	terpinolene	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
monoterpene	β -pinene	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
monoterpene	α -terpineol	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
monoterpene	thymol	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
sesquiterpene	aromandendrene	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
monoterpene	α -terpinene	Ccap	NA	NA	1	Casana-giner <i>et al</i> , 2001
terpene	geranylacetone, (Z)	Zcuc	1	NA	NA	Atiama-Nurbel, 2014
sesquiterpene	β - farnesene, (Z)	Zcuc	1	NA	NA	Atiama-Nurbel, 2014
sesquiterpene	β - elemene	Zcuc	1	NA	NA	Atiama-Nurbel, 2014

Family	VOCs	ID	RT	K1	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20	F21	F22	F23	F24	F25	F26	F27	F28
NA	non id (m/z: 119,91,134,92)	A129	11	1005																				0.008							0.002	
NA	non id (m/z: 87,84,44,40)	A134	12	1058																												
NA	non id (m/z: 57,56,55,69)	A132	14,2	1192								0.002					0.019															
NA	non id (m/z: 105,148,133,91)	A128	14,8	1236													0.021								0.008							
NA	non id (m/z: 95,91,136,67)	A135	15,1	1249																				0.001							0.001	
NA	non id (m/z: 55,70,40,81)	A130	16,3	1317						0.005														0.002							0.001	
NA	non id (m/z: 57,44,55,81)	A131	16,3	1317											0.006		0.009															
NA	non id (m/z: 57,71,85,43)	A133	16,6	1339																												
Nitrogen-containing compounds	butyl aldoxime, 2-methyl-, syn-	A77	6,42	721			0.079					0.003	0.089																			
Other	carbon dioxide	A81	3,48	543	0.45									0.143	0.010										0.293	0.169			0.001	0.253	0.029	
Sesquiterpenes	cyclohexane,2-ethenyl-1,1-dimethyl-3-methylene-	A89	12,7	1101	0.019											0.140																
Sesquiterpenes	δ-elemene	A94	17,5	1389								0.007			0.001																	
Sesquiterpenes	copaene	A87	18,3	1439								0.161			0.083					0.008		0.757			0.011			0.005	0.003	0.001		
Sesquiterpenes	β-elemene	A62	18,5	1449									0.023																		0.001	
Sesquiterpenes	β-bourbonene	A61	18,5	1450	0.054			0.091		0.163	0.026					0.023									0.024	0.002						
Sesquiterpenes	isocaryophyllene	A118	18,8	1473												0.043				0.015											0.004	
Sesquiterpenes	α-gurjunene	A46	18,9	1475							0.016														0.002							
Sesquiterpenes	caryophyllene	A82	19,1	1489	0.034						0.048				0.012					0.165	0.039	0.001	0.004	0.023	0.001		0.188	0.002	0.021	0.001		
Sesquiterpenes	α-bergamotene	A44	19,2	1492											0.098		0.184															
Sesquiterpenes	β-farnesene, (Z)-	A86	19,3	1502													0.262															0.001
Sesquiterpenes	(-)-aristolene	A1	19,4	1505													0.034															
Sesquiterpenes	aromandendrene	A55	19,4	1508							0.002									0.011												
Sesquiterpenes	humulene	A116	19,7	1526							0.007				0.003					0.009				0.001							0.002	
Sesquiterpenes	γ-murolene	A107	19,9	1538			0.007			0.002	0.015	0.013			0.000	0.020						0.011										
Sesquiterpenes	δ-selinene	A95	20,1	1551											0.001	0.012																
Sesquiterpenes	β-selinene	A67	20,3	1560									0.013							0.011										0.002	0.001	
Sesquiterpenes	α-murolene	A47	20,3	1564									0.018									0.015										
Sesquiterpenes	valencene	A158	20,3	1562									0.001		0.014					0.025			0.027									
Sesquiterpenes	γ-gurjunene	A106	20,4	1565							0.007	0.012																	0.001			
Sesquiterpenes	γ-cadinene	A105	20,6	1578			0.06													0.014												
Sesquiterpenes	δ-cadinene	A93	20,6	2080								0.051																				0.001
Sesquiterpenes	calamenene	A79	20,7	1584								0.006											0.032									
Sesquiterpenes	α-calacorene	A45	21	1605								0.002											0.016									
Sesquiterpenes	cadalene	A78	23	1727								0.003											0.010									
Siloxane	cyclopentasiloxane, decamethyl-	A90	13,3	1140									0.018								0.004											
Sulfur-containing compounds	disulfide, dimethyl	A96	5,94	704	0.062		0.040																		0.005							

Fruit	ID
Chayote	F1
Cucumber	F2
melon	F3
Pumpkin	F4
Watermelon	F5
Zucchini	F6
Bugweed	F7
Chili	F8
Eggplant	F9
Tomato	F10
Tree tomato	F11
Avocado	F12
Coffee	F13
Dragon fruit	F14
Fig	F15
Guava	F16
Indian Almond	F17
Java apple	F18
Loquat	F19
Mango	F20
Papaya	F21
Peach	F22
Plum	F23
Pomegranate	F24
Rose apple	F25
Star Fruit	F26
Strawberry guava	F27
Tangor	F28

Discussion générale

Discussion générale

I. La communauté des Tephritidae à La Réunion

A. Une spécialisation modulée par des invasions successives

1. Une spécialisation pour les espèces généralistes déjà établies

Depuis son invasion à La Réunion, *B. zonata* partage des hôtes avec trois espèces résidentes (indigènes ou déjà établies à la suite d'une invasion antérieure) : *C. catoirii*, *C. capitata* et *C. quilicii*. Après l'arrivée de cette espèce envahissante, *C. capitata* et *C. quilicii* se sont davantage spécialisées sur le terrain vis-à-vis de leur gamme de fruits hôtes, en jouant sur deux niveaux différents. D'un côté, une diminution du nombre de fruits hôtes observée chez *C. capitata* se traduit par l'exclusion totale de certaines plantes de la gamme d'hôtes telles que le Thevetia (*Thevetia peruviana*), les grains d'encre (*Passiflora suberosa*), la margoze (*Momordica charantia*) ou le groseillier de Ceylan (*Dovyalis hebecarpa*). D'autre part, une diminution de l'intensité d'interaction observée entre *C. capitata* et *C. quilicii* avec leurs plantes hôtes se traduit par une diminution d'abondance après l'arrivée de *B. zonata* sur une dizaine de leurs plantes hôtes dont la grande majorité est partagée avec l'espèce envahissante. Malgré cette diminution, la spécialisation de ces deux espèces ne semble pas si prononcée, ce qui est relativement inattendu pour des espèces dont les niches fondamentales se chevauchent beaucoup.

Lors d'une invasion de Tephritidae, l'espèce envahissante peut engendrer deux modalités d'interactions avec les espèces résidentes (Duyck *et al.* 2004). La première est une compétition hiérarchique où l'invasion d'une espèce entraîne l'exclusion de l'espèce résidente. La seconde est un déplacement de niche de l'espèce établie permettant une coexistence par partage de niche entre les deux espèces, notamment via les plantes hôtes. Dans ce dernier cas, l'espèce envahissante aura tendance à se spécialiser sur ces hôtes non partagés avec l'envahisseur. Par exemple, si l'invasion de *B. dorsalis* à Hawaii a largement déplacé *C. capitata*, celle-ci reste très présente sur le café auquel elle semble mieux adaptée que *B. dorsalis* tandis qu'elle n'est que rarement présente sur la goyave et la mangue qui constituaient pourtant des hôtes préférentiels avant l'invasion par *B. dorsalis* (Keiser *et al.* 1974).Egalement, l'invasion de *B. dorsalis* aux Comores a engendré un fort déplacement de niche de *C. capitata* de la plupart des plantes hôtes sauf sur certaines Solanaceae où elle reste abondante (Hassani 2017). Les déplacements de niche peuvent également avoir lieu via les facteurs climatiques. Par exemple, dans cette thèse *C. quilicii* semble moins affectée par la présence de *B. zonata* que *C. capitata*, malgré un partage de plantes hôtes plus important. Une hypothèse explicative est

l'intolérance au froid de *B. zonata* et la présence de *C. quilicii* à des altitudes plus élevées à La Réunion (Duyck *et al.* 2006b).

Une invasion biologique se fait par trois étapes principales : introduction, établissement et propagation (Sakai *et al.* 2001, Lockwood *et al.* 2007). Les gammes d'hôtes des différentes espèces ont été évaluées durant neuf ans suivant la détection de *B. zonata*, ce qui est susceptible d'être un temps trop court pour que cette espèce se soit totalement propagée. Nous avons recensé douze plantes hôtes pour *B. zonata*, pourtant considérée comme très polyphage dans sa zone d'origine (une quarantaine de plantes hôtes appartenant à de nombreuses familles (White et Elson-Harris 1992)), avec peu de plantes sur lesquelles elle est abondamment présente. Cette présence sur relativement peu de plantes hôtes à La Réunion a donc un impact modéré sur les gammes d'hôtes des espèces résidentes.

Les espèces spécialistes (*D. demmerezii*, *D. ciliatus*, *Z. cucurbitae* et *N. cyanescens*) ne partagent aucune plante avec *B. zonata* et n'ont subi aucun changement majeur de leur gamme d'hôtes après l'année 2000. Dans son aire d'origine, *B. zonata* a déjà été retrouvé occasionnellement sur des Cucurbitaceae et des Solanaceae (White et Elson-Harris 1992) et aurait pu envahir ces familles à La Réunion en créant un chevauchement de niche avec les espèces spécialistes. Cependant, la faible qualité nutritive des Cucurbitaceae et des Solanaceae pauvres en sucres, fibres et lipides ne semble pas favoriser l'interaction entre *B. zonata* et ces deux familles (Hafsi *et al.* 2016). De plus, l'adaptation optimale des espèces spécialistes sur leurs plantes hôtes procure un avantage compétitif par rapport aux espèces généralistes (voir synthèse bibliographique III-C-2).

2. Une spécialisation très marquée pour l'espèce généraliste indigène

Dans la littérature, l'espèce indigène *C. catoirii* est une espèce considérée comme généraliste se nourrissant de nombreuses plantes appartenant à différentes familles (White et Elson-Harris 1992). Cependant une étude plus récente, recensant les plantes hôtes des espèces généralistes à La Réunion, a montré que *C. catoirii* infestait peu de plantes (Duyck *et al.* 2008) alors qu'elle peut survivre sur une large gamme de plantes hôtes (24 espèces) au laboratoire (Chapitre 2). Cet aspect sera détaillé davantage dans la partie I-B-1. Notre étude confirme le nombre très restreint de plantes hôtes appartenant à différentes familles (Myrtaceae, Combretaceae et Sapotaceae) également attaquées par les autres espèces généralistes.

Après l'invasion de *B. zonata* en 2000, *C. catoirii*, qui partage certains hôtes avec cette espèce envahissante, est devenue moins abondante sur un nombre d'hôtes plus restreint (quatre plantes hôtes). Le nombre d'hôtes étant déjà faible avant l'invasion de *B. zonata* (six plantes hôtes), la spécialisation n'est pas très marquée. La spécialisation *C. catoirii* avant l'arrivée de *B. zonata*, suggère un rôle des invasions précédentes sur la diminution de sa gamme d'hôtes. En effet, *C. catoirii* a une faible capacité compétitive et elle est dominée par les autres espèces généralistes (Duyck *et al.* 2006a). La forte

spécialisation de *C. catoirii* n'est donc pas le fruit de l'unique invasion de *B. zonata* mais semble être celui des effets accumulés des invasions précédentes. Des effets dus à la succession des invasions semblent aussi être responsables de la gamme d'hôte actuelle de *C. capitata*. Cette espèce est l'une des plus généralistes de la communauté de La Réunion interagissant avec 27 espèces de plantes avant 2000 mais sa gamme d'hôte extrêmement large dans d'autres régions du monde où elle n'a pas de compétiteurs (Liquidó *et al.* 1991) suggère une spécialisation avant l'arrivée de *B. zonata*. Actuellement, à La Réunion, la situation de *C. catoirii* est mal connue. Est-elle en cours d'extinction comme ce fut le cas à l'île Maurice (White *et al.* 2000) ? A-t-elle trouvé refuge dans des fruits charnus moins consommés par l'homme et non échantillonnés lors des études effectuées (voir partie III) ?

3. Une succession d'invasion qui continue ...

La communauté de Tephritidae de La Réunion s'est formée à partir d'invasions successives. En 2017, une nouvelle espèce de Tephritidae, *Bactrocera dorsalis*, y a été détectée. Cette espèce, considérée comme une extrême généraliste (Goergen *et al.* 2011), a déjà envahi de nombreuses régions du monde (De Villiers *et al.* 2016) notamment en Afrique où elle a été au Kenya en 2003 (Lux *et al.* 2003) puis s'est propagée à travers le continent africain réduisant les populations des autres espèces de Tephritidae (Mwatawala *et al.* 2006)

Cette thèse permet de comprendre les changements que pouvaient subir les espèces résidentes après l'invasion de *B. zonata*. L'espèce nouvellement détectée, *B. dorsalis*, présente des similarités avec *B. zonata* de par l'appartenance au même genre, sa forte compétitivité et sa large gamme d'hôtes. On pourrait penser que son impact sur la communauté locale pourrait également présenter des similarités avec *B. zonata*. Cependant, l'exemple de son invasion aux Comores montre qu'en quelques années, elle a été capable de s'installer rapidement et de remplacer *C. capitata* sur la plupart des plantes hôtes (Hassani 2017). Aux Comores, *B. dorsalis* partage majoritairement ses plantes avec *C. capitata*, alors qu'à La Réunion il existe quatre espèces potentiellement compétitrices pouvant freiner une installation rapide sans pour autant l'empêcher totalement. En effet, en Tanzanie, *B. dorsalis* a été montrée comme dominante sur des fruits attaqués aussi par *C. cosyra*, *C. rosa* et *C. capitata* (Mwatawala *et al.* 2009). Comment effectuer des prédictions sur les impacts potentiels de *B. dorsalis* avec les informations que l'on a ?

Les gammes d'hôtes des espèces de Tephritidae de La Réunion, et notamment celles des envahisseurs récents tels que *B. dorsalis*, sont différentes de celles de leur aire d'origine. Cette différence peut s'observer au niveau des espèces ou des variétés des plantes hôtes. Plusieurs facteurs de l'environnement comme la disponibilité de l'hôte, les facteurs climatiques, la présence de compétiteurs et ennemis peuvent affecter différemment la niche réalisée des espèces dans la zone d'origine et la zone envahie.

La gamme d'hôtes potentielle d'une espèce (niche fondamentale) permet de connaître les plantes avec lesquelles une espèce de Tephritidae est capable d'interagir. Cette niche fondamentale est souvent plus large que celle réalisée car elle n'est pas soumise aux contraintes des facteurs de l'environnement. Afin de pouvoir prédire les hôtes attaqués par *B. dorsalis* à La Réunion, une première approche serait de connaître les plantes hôtes de son aire d'origine ou d'autres aires envahies. En effet, les espèces de plantes communes entre La Réunion et son aire d'origine sont plus susceptibles d'être attaquées car aucune nouvelle adaptation sera requise. Cependant avec cette approche, on ne prend pas en compte les hôtes que *B. dorsalis* est capable d'attaquer mais qui ne font pas partie de ses hôtes dans l'aire d'origine. Pour remédier à cela, il est donc important d'étudier la niche fondamentale de *B. dorsalis* afin de faciliter la prédiction des hôtes risquant d'être attaqués à La Réunion, du partage de niche avec les espèces déjà établies et donc les conséquences sur la communauté locale.

Aux Comores, *B. dorsalis* est plus présente dans les zones humides de basses altitudes (Hassani *et al.* 2016). On peut donc imaginer qu'à La Réunion elle soit aussi présente en basse altitude dans les régions de l'Est où la pluviométrie est importante. On peut aussi s'attendre à ce que cette espèce s'attaque aux mangues, goyaves, goyaviers, jamrosat, pêche, mandarines et badamiers, sur lesquelles on la retrouve abondamment aux Comores (Hassani 2017). Il est donc probable que *B. dorsalis* se retrouve en compétition avec *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata* qui sont également présentes dans ces fruits. La présence en basse altitude suggère une probabilité d'impact plus faible avec *C. quilicii* aussi présente aux altitudes élevées (Duyck *et al.* 2006b).

B. Une spécialisation contrainte par la préférence des femelles et la performance des larves

L'objectif du deuxième chapitre de cette thèse a été d'évaluer la capacité des femelles à pondre et celle des larves à survivre sur une grande gamme de fruits (29) appartenant à 15 familles différentes. Cela a permis de connaître la niche fondamentale de chaque espèce de Tephritidae (sauf *D. ciliatus* à cause de problèmes d'élevages). Il s'agit de la seule étude testant empiriquement la préférence des femelles et la performance des larves sur une gamme d'espèces de Tephritidae et de plantes aussi large.

1. Une niche fondamentale large pour les généralistes

Les quatre espèces généralistes (*C. catovirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata*) ont montré, pour la ponte des femelles et la survie des larves, une niche fondamentale large (voir Chapitre 2 et Hafsi *et al.* (2016)).

Les femelles ont pondu dans tous les fruits, y compris les fruits considérés comme non hôtes en milieu naturel tels que les Cucurbitaceae. Cependant, cette fécondité est non homogène au sein de

la gamme de fruits testés, indiquant une préférence des femelles pour certains fruits. Au laboratoire, il n'y a pas de différences majeures de gamme d'hôtes entre espèces généralistes, contrairement aux différences en milieu naturel. En particulier, *C. catoirii* présente une niche fondamentale très large ($Da_{femelles} = 24.5$ et $Da_{larves} = 15.04$) alors que sa niche réalisée est très restreinte ($Da = 1$) ce qui met en évidence que sa gamme d'hôte est contrainte par des facteurs de l'environnement.

Si l'on considère qu'une niche fondamentale large est le résultat d'une stratégie de localisation d'hôte non ciblée et d'une capacité de survie sur de nombreux hôtes, il faut alors prendre en compte les trois stimuli majeurs qui jouent un rôle dans la localisation et l'acceptation d'hôte par les femelles : les stimuli visuels, olfactifs et tactiles (voir synthèse bibliographique II-A). Notre étude s'est focalisée sur le rôle des stimuli olfactifs dans la localisation d'hôte. Nous avons utilisé les mêmes couleur, taille et texture dans le choix des supports de ponte pour tous les espèces de Tephritidae et de fruits. La couleur orange-vif est ainsi connue pour attirer les différentes espèces de Tephritidae (Piñero *et al.* 2006, Clarke 2017). La couleur est souvent utilisée pour localiser la plante à longue distance modifiant la trajectoire de vol mais son efficacité est moindre que celle des odeurs émises par les fruits. Par exemple, la couleur rouge aide l'espèce généraliste *B. tryoni* à localiser son hôte mais de façon moins efficace que la seule utilisation des odeurs émises par l'hôte (Dalby-Ball 2000). De plus, la taille du fruit ne semble pas jouer un rôle important dans le taux d'attaque des Tephritidae (Balagawi *et al.* 2005). Les stimuli visuels ne semblent donc pas indispensables à l'acceptation de l'hôte chez les espèces généralistes. De plus, notre dispositif expérimental ne nécessite pas de devoir localiser les plantes à longue distance car les femelles sont maintenues près des pondoires.

Les stimuli tactiles jouent un rôle dans l'acceptation de la plante et la décision de ponte (Knolhoff et Heckel 2014). Les supports de ponte utilisés dans nos expériences ont une texture homogène avec des surfaces lisses parsemées de petits trous. Ce dispositif a été choisi car les fruits attaqués par les Tephritidae sont des fruits charnus avec, pour la plupart, une surface lisse. Les trous déjà prédéfinis engendrent des conditions de ponte optimale car il a été montré pour certaines espèces généralistes que les femelles pondaient plus facilement dans la perforation effectuée par une autre femelle ou dans les zones d'éclatement des fruits (Balagawi *et al.* 2005). Des supports de ponte identiques ont déjà été utilisés avec succès dans des études sur la fécondité des Tephritidae (Duyck *et al.* 2007), et de nombreux supports de ponte similaires ont été utilisé dans des études sur les préférences des femelles chez les Tephritidae (Mayer *et al.* 2000, Dukas *et al.* 2001)

Le stimulus olfactif est connu comme étant crucial dans le choix des Tephritidae femelles (Jang et Light 1991, Cornelius *et al.* 2000, Cugala *et al.* 2017). Notre troisième chapitre a montré qu'il n'existait pas de point commun marqué à l'ensemble des bouquets olfactifs des plantes hôtes des généralistes mais que les molécules qui semblent regrouper les fruits hôtes des généralistes par leurs composés volatils, sont des molécules de maturation des fruits tels que l'éthyl acetate et l'hexanoic

acid ethyl ester. La forte présence de ces deux composés au sein de plusieurs hôtes des généralistes explique le grand nombre de plantes hôtes attractives pour les femelles généralistes car le point commun de ces fruits sont leur stade de maturité (Clarke 2017). Par exemple, *B. dorsalis* est plus attirée par les fruits matures que non matures (Cugala *et al.* 2017). En milieu contrôlé, la ponte des femelles généralistes, sur des Cucurbitaceae au stade immature peut être liée à la coupe des fruits dans les pondoirs qui favoriserait la maturation et donc l'émission de ces composés volatils.

La grande diversité de plantes sur lesquelles les larves sont capables de survivre (chapitre 2) suggère que les fruits hôtes sont des fruits de bonne qualité nutritive (ou de qualité suffisante) pour la survie des larves. La composition biochimique des fruits explique en partie la performance des larves de Tephritidae et les fruits sur lesquels les larves de *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata* survivent le mieux sont des fruits riches en sucres, lipides et fibres (Hafsi *et al.* 2016).

2. Une niche fondamentale restreinte pour les spécialistes des Cucurbitaceae

Les spécialistes des Cucurbitaceae *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* ont pondu et survécu sur peu d'hôtes principalement de la famille des Cucurbitaceae. La survie larvaire des spécialistes des Cucurbitaceae *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* semble liée aux plantes contenant beaucoup d'eau et peu de fibres, sucres et lipides (Hafsi *et al.* 2016). Au laboratoire, les larves de ces espèces survivent donc bien dans les Cucurbitaceae mais aussi dans des fruits appartenant aux Solanaceae et ayant des caractéristiques proches. La ponte sur un nombre d'hôtes restreint suggère que les femelles sont capables de discriminer les plantes sur lesquelles les larves se développent le mieux. Pour cela, les trois types de stimuli (visuels, olfactifs et tactiles) devraient être utilisés de façon optimale. Les stimuli visuels ne semblent pas jouer un rôle important dans la sélection des plantes hôtes. En effet, les femelles de *Z. cucurbitae* et *D. demmerezi* ont pu discriminer les plantes appartenant aux Cucurbitaceae des autres malgré l'utilisation de substrats d'une même couleur pour tous les fruits. De plus, les plantes appartenant aux Cucurbitaceae sont souvent de couleur verte ne permettant pas une discrimination forte du reste du couvert végétal suggérant un faible rôle des stimuli visuels. Il a d'ailleurs été montré que les femelles de *Z. cucurbitae* étaient attirées par le vert chartreuse à 540 nm (Xue et Wu 2013) malgré leur capacité à pondre sur des fruits de couleur plus vive telle que la mangue (Getahun Dawit *et al.* 2015).

Le troisième chapitre de cette thèse a montré que les bouquets olfactifs des Cucurbitaceae ne présentent pas de composés strictement spécifiques. Cependant, certains composés plus abondants au sein des Cucurbitaceae tels que l'eucalyptol, le 1,3-dioxolane, 2-méthyl-, le β - bourbonene, le disulfide-diméthyl, le 1,2-ethanediol, l'undecane et l'acetone peuvent être utilisés par les femelles pour localiser les fruits. Atiama-Nurbel (2014) a mis en avant la présence de deux composés : le (6Z)-non-

6-énol et le (2E,6Z)-nona-2,6-diéna1 présents chez certaines Cucurbitaceae détectées par *Z. cucurbitae* et attractives pour cette espèce, mais non retrouvés au sein de notre étude. Ces deux molécules ont été trouvées dans le melon, certaines variétés de concombres, la margoze et le pipangaille à de faibles concentrations. La détection de ces molécules dans des fruits coupés et de stades mûrs peut expliquer que nous ne les ayons pas retrouvées car nous avons échantillonné des fruits au stade jeune. L'absence de composés strictement spécifiques aux Cucurbitaceae dans notre étude suggère que les femelles spécialistes des Cucurbitaceae pourraient détecter un mélange de plusieurs composés à des concentrations spécifiques ou un mélange de composés engendrant une réponse simultanée des récepteurs neuronaux (voir Figure 3 de synthèse bibliographie partie II-A). Notre troisième chapitre a aussi mis en évidence cinq composés spécifiques à la famille des Solanaceae qui sont α -bergamotène, 2-butenal, 2-méthyl, δ -elemène, δ -selinène et (-)-aristolène. Ces composés n'ont cependant pas été recensés comme déclenchant une réponse physiologique ou comportementale chez les Tephritidae. Ces composés spécifiques ne sont pas présents dans chacune des espèces de Solanaceae mais toutes les espèces ont au moins un composé spécifique dans leur bouquet. Cela suggère que les Tephritidae pourraient utiliser ces composés pour discriminer les Solanaceae des autres fruits. Cependant, si l'on prend en compte la préférence des femelles, *N. cyanescens* a une gamme d'hôte fondamentale très large et pond sur toutes les plantes hôtes ne favorisant pas les Solanaceae lors de tests de fécondité. Cela suggère que la présence de composés spécifiques aide à la localisation des hôtes mais que les autres composés ne sont pas répulsifs pour cette espèce. Ces résultats peuvent être liés à notre protocole expérimental et potentiellement à l'importance des stimuli visuels pour cette espèce. Cet aspect est discuté en détails dans le résumé du chapitre 2.

II. La spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages

A. Relation entre la préférence et la performance (niche fondamentale)

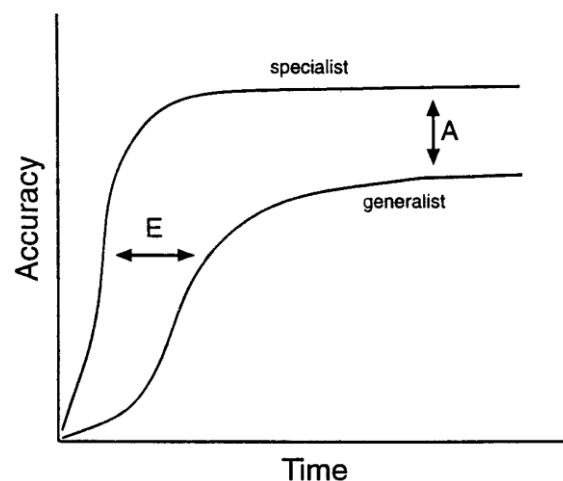
1. Effet du degré de spécialisation sur la relation préférence – performance

D'après l'hypothèse « *mother knows best hypothesis* », les femelles des insectes phytophages ont tendance à pondre sur les plantes ayant une qualité optimale pour le développement de leurs larves. Cependant, plusieurs études ont montré que la corrélation entre la préférence des femelles et la performance des larves n'était pas toujours vérifiée et que cela pouvait dépendre du degré de spécialisation, avec une corrélation plus forte pour les spécialistes que pour les généralistes (Gripenberg *et al.* 2010). Des conclusions générales sont difficiles à extraire d'études empiriques existantes car elles sont souvent limitées à peu d'espèces de plantes et surtout à la comparaison d'une seule espèce spécialiste vs une seule espèce généraliste (Liu *et al.* 2012, Balagawi *et al.* 2013, Friberg

et al. 2015, Kelly et Bowers 2016) ou à la comparaison de plusieurs espèces mais provenant d'environnements différents (Janz et Nylin 1997, Schäpers *et al.* 2016).

Le deuxième chapitre de cette thèse est l'une des seules études, à ma connaissance, testant cette hypothèse sur une large gamme de plantes avec plusieurs espèces d'insectes par degré de spécialisation appartenant à un même environnement. Cela permet de déterminer l'effet du degré de spécialisation sans les biais liés aux caractéristiques biologiques des espèces ou aux différences environnementales dont elles sont issues. Notre étude a montré une forte relation entre la préférence et la performance chez les espèces de Tephritidae spécialistes, contrairement aux espèces généralistes pour lesquelles cette relation n'est pas présente. Cette différence peut être due à la contrainte neuronale des insectes empêchant les généralistes d'effectuer un choix optimal d'hôte (Gripengberg *et al.* 2010). En effet, les généralistes faisant face au choix de nombreux hôtes, il leur est difficile d'évaluer le grand nombre d'informations concernant la qualité de ces hôtes. Cela leur demande un **temps de décision** plus long et une **précision de choix** non optimale (Bernays 1998). Les spécialistes étant plus adaptés aux caractéristiques de leurs plantes hôtes, ils effectuent un choix plus précis et plus efficace que les généralistes (Fig. 1).

Figure 1. Modèle montrant les coûts potentiels d'un généralisme par rapport à la recherche de ressource. **A** représente la différence du niveau de précision et **E** représente la différence du niveau d'efficacité de recherche (temps pour la prise de décision) liées à la contrainte neuronale. D'après Bernays (1998).



Notre étude a montré qu'au laboratoire les généralistes survivaient sur une large gamme d'hôtes. Cette bonne capacité de survie leur permet de contrecarrer le manque d'efficacité et de précision dans le choix d'hôte. Un choix non optimal pour les généralistes n'entraînera pas de conséquences sévères sur la valeur sélective. Cela permet de survivre dans un environnement imprévisible (notion minimisation des risques ou « *bet hedging* ») (Hopper 1999). A l'opposé, pour des espèces spécialistes survivant uniquement sur une gamme d'hôtes restreinte, un choix non optimal aura des conséquences sévères sur la valeur sélective de l'insecte. La prise de décision précise et efficace est donc nécessaire chez les espèces spécialistes.

2. Différentes stratégies de spécialisation

L'étude de la niche fondamentale des espèces spécialistes a mis en évidence deux stratégies différentes. La première est caractérisée par une gamme d'hôtes restreinte à la fois pour la ponte des femelles et la survie des larves (cas des Tephritidae spécialistes des Cucurbitaceae). C'est au sein de cette stratégie que l'on observe une corrélation positive entre la préférence des femelles et la performance des larves. Elle témoigne d'une adaptation optimale des femelles spécialistes grâce à un choix précis des plantes hôtes sur lesquelles les larves se développent le mieux. Cette stratégie reflète l'exploitation efficace des ressources (voir partie précédente, Rueffler *et al.* (2006)).

La deuxième correspond d'un côté à une large gamme d'hôtes pour la ponte des femelles et d'un autre à une gamme d'hôte restreinte pour la survie des larves (cas de la mouche de la tomate *N. cyanescens*). Cette stratégie pourrait, cependant, être liée aux caractéristiques de l'espèce et/ou au protocole choisi (voir Chapitre 2-Discussion sur *N. cyanescens*) mais il n'est pas exclu que cela soit une stratégie de spécialisation à part entière. Cette stratégie suppose un investissement de ponte coûteux au regard de la faible survie des larves qu'il génère. Un facteur pouvant expliquer cette stratégie serait une fécondité très importante. En effet, dans ce cas, la femelle n'effectue pas de choix précis et pond sur toutes les plantes (type généraliste) ; sa valeur sélective sera peu affectée même si cela se fait au prix d'une mortalité importante des œufs pondus sur les plantes non - hôtes car 100% des larves présentes sur les bons hôtes survivront. En effet, *N. cyanescens* possède une fécondité plus importante que d'autres Tephritidae spécialistes d'une seule plante (Brévault *et al.* 2008). Cette espèce a une durée de pré oviposition très courte et un pic de fécondité arrivant très rapidement après la période d'oviposition, se rapprochant de traits de vie de Tephritidae généralistes (Brévault *et al.* 2008). Cette deuxième stratégie peut aussi se produire lorsque la durée de coévolution entre l'insecte et la plante n'est pas assez long pour sélectionner les femelles choisissant les bonnes plantes (Gripenberg *et al.* 2010).

Les résultats de cette thèse ont montré que les performances larvaires des spécialistes sont responsables du caractère restreint de leur gamme d'hôtes. Aucune stratégie pour laquelle des femelles pondraient sur peu de plantes et les larves survivraient sur toutes les plantes, n'a été observée dans les études portant sur la niche fondamentale. Cette troisième stratégie a pu être identifiée dans d'autres études sur de la niche réalisée où la ponte des femelles est contrainte par des facteurs de l'environnement (Craig et Itami 2008). Les larves sont capables de se développer sur plusieurs hôtes mais les femelles pondent sur peu de plantes à cause de facteurs environnementaux tels que la présence de compétiteurs ou d'ennemis naturels (Denno *et al.* 1990). L'absence de cette troisième stratégie dans cette thèse suggère que les patrons de spécialisation observés dans ce deuxième chapitre semblent être induits par la performance des larves. Cette thèse n'étudie pas les processus évolutifs et il nous est donc impossible de déterminer quel aspect conduit l'évolution vers un patron spécialiste.

Cependant, lorsque la préférence est corrélée à la performance, ces deux traits évoluent de façon conjointe et aboutissent à une gamme d'hôte restreinte (Ravigné *et al.* 2009).

3. Stratégies de généralisme

Les quatre espèces généralistes que nous avons étudiées au cours de cette thèse ont présenté la même stratégie d'exploitation des ressources en milieu contrôlé. Les larves sont adaptées à une grande gamme d'hôtes avec des plantes pour lesquelles elles présentent une meilleure survie, et les femelles ont pondu sur toutes les plantes avec, cependant, une hiérarchie dans la préférence des femelles. Cela suggère un choix de l'hôte relativement peu discriminant et peu précis. En tant que généralistes, les femelles devraient être capables de discriminer des informations pertinentes au sein d'une large gamme d'hôtes. Les composés volatils des plantes sont variables au sein d'une même espèce, et plus le nombre d'espèces augmente plus cette variabilité s'accroît, ce qui ajoute une difficulté à la localisation d'un large éventail d'espèces différentes. On pourrait émettre deux hypothèses principales permettant d'expliquer cette large localisation.

- *Une première hypothèse* serait qu'il n'existe pas d'informations chimiques indicatives de la qualité d'une large gamme d'hôtes ou que les informations chimiques indicatives de la qualité sont trop complexes pour être évaluées à cause de la limitation neurale de l'insecte (Carrasco *et al.* 2015).
- *Une deuxième hypothèse* serait que les généralistes sont capables de détecter des composés communs à de nombreux fruits notamment quand ils sont en cours de maturation. Le premier point commun de ces fruits peut être la présence de bactéries responsables de la fermentation. Par exemple, *Drosophila melanogaster* très généraliste, est beaucoup plus attirée par les odeurs de bactéries dues à la fermentation des fruits que par les composés des fruits eux-mêmes (Becher *et al.* 2012). Le deuxième point commun peut être la présence de composés émis par les fruits au moment de la maturation de ceux-ci, et responsables de l'attraction des généralistes (Carrasco *et al.* 2015, Clarke 2017).

Le troisième chapitre de cette thèse appuie la deuxième hypothèse. En effet, nous avons montré que les composés différenciant les hôtes des généralistes de ceux des spécialistes étaient l'éthyl acetate et l'hexanoic acide ethyl ester, présents dans différents fruits mûrs et connus pour être présents dans la fermentation (Saerens *et al.* 2008, Cunningham *et al.* 2016). Un autre aspect pouvant faciliter l'interaction avec de nombreux hôtes est la plasticité phénotypique (voir synthèse bibliographique II-B). La plasticité phénotypique dans la perception chimiosensorielle permet en particulier de moduler le comportement des femelles. De plus, l'expérience durant la période larvaire (plante hôte) peut être

transmise à travers la métamorphose au stade adulte et peut moduler la préférence adulte (Carrasco *et al.* 2015). La plasticité phénotypique peut aussi se traduire au niveau du développement larvaire facilitant l'adaptation aux plantes hôtes. Elle permet à l'insecte de garder une valeur sélective constante dans un environnement variable, représenté dans cette thèse par la grande diversité de plante hôtes.

La préférence des femelles et la survie des larves sur une large gamme d'hôtes aboutissent à une certaine flexibilité dans l'interaction insecte-plante, permettant aux généralistes de produire une bonne valeur sélective par une interaction rapide avec la première plante trouvée. Une large gamme d'hôte peut offrir d'autres avantages tels que la complémentarité des composés nutritifs ou la dilution de composés toxiques (Pulliam 1975, Bernays *et al.* 1994, Lefcheck *et al.* 2013). Cependant, ces avantages ne s'appliquent pas aux Tephritidae dont chaque individu ne se nourrit que d'une seule plante.

B. Influence de l'environnement sur la spécialisation (niche réalisée)

1. *Disponibilité de l'hôte*

La disponibilité de l'hôte dans l'environnement est un facteur majeur des interactions insectes/plantes. On constate en effet que la spécialisation se rencontre surtout chez les espèces qui bénéficient de ressources constantes et abondantes, alors que le généralisme est plutôt lié à des ressources variables et rares (Futuyma 1979). Le premier chapitre de cette thèse a confirmé que les Tephritidae spécialistes trouvaient des hôtes présents de façon abondante tout au long de l'année (Fig. 2A). Cette constance permet aux insectes de trouver facilement leurs hôtes et d'avoir le temps d'évoluer avec eux afin de s'y adapter de façon optimale.

A l'opposé, les Tephritidae généralistes de cette thèse ont des hôtes disponibles uniquement quelques mois dans l'année avec une abondance beaucoup plus variable (Fig. 2B). Cette faible occurrence leur interdit d'évoluer étroitement avec leur hôte et donc de s'y adapter. L'insecte est obligé de passer d'hôtes en hôtes afin de pouvoir maintenir une valeur sélective constante au cours de l'année. Par exemple, le papillon *Anthocharis cardamines* montre une stratégie généraliste liée à la rareté, l'abondance variable et la non fiabilité de ses d'hôtes (Wiklund et Friberg 2009). Dans les périodes où les meilleures plantes ne sont pas disponibles, la flexibilité permettra aux généralistes d'utiliser des ressources de moins bonne qualité mais plus prédictibles dans le temps et dans l'espace (Cates 1981). Des hôtes présents peu de temps dans l'année empêchent les femelles de bien évaluer les qualités de ses hôtes et donc de choisir le bon hôte pour leurs larves (Craig et Itami 2008).

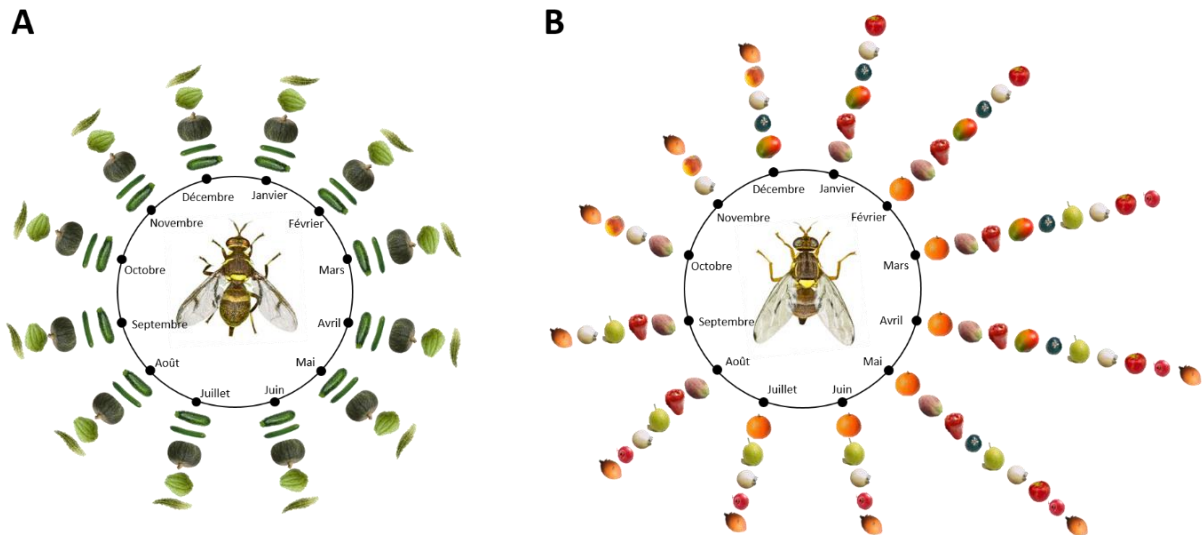


Figure 2. Disponibilité des plantes au cours de l'année pour une espèce spécialiste (A) et une espèce généraliste (B). Les plantes les plus proches du cercle sont les plus utilisées par l'insecte.

2. Invasions biologiques et spécialisation

Lors d'une invasion biologique, l'espèce envahissante passe par plusieurs étapes. Tout d'abord, celle-ci est **introduite** dans la nouvelle aire, elle **s'établit** c'est-à-dire qu'elle survit et se maintient dans l'endroit où elle a été introduite puis elle se **propage** dans les autres localités ou ressources de l'aire introduite (Fig. 3) (Lockwood *et al.* 2007). Ces trois étapes peuvent être facilitées lorsque l'espèce envahissante est généraliste grâce à son adaptation à un grand nombre de plantes hôtes (Normark et Johnson 2011, David *et al.* 2017). Dans cette thèse, l'espèce envahissante *B. zonata* est connue comme généraliste dans son aire d'origine. A La Réunion, elle est présente sur 12 plantes avec seulement certaines où elle est abondante tels que la mandarine et le badamier. Ce faible nombre d'hôtes majeurs peut s'expliquer par la présence de compétiteurs qui ralentissent la propagation de *B. zonata*. Dans notre cas, trois compétiteurs sont présents sur l'île qui peuvent diminuer l'expansion de la gamme de *B. zonata* en freinant l'accès aux ressources (Fig. 3a) ou en ralentissant les taux de croissance des populations envahissantes (Fig. 3c) et donc le nombre de plantes envahies.

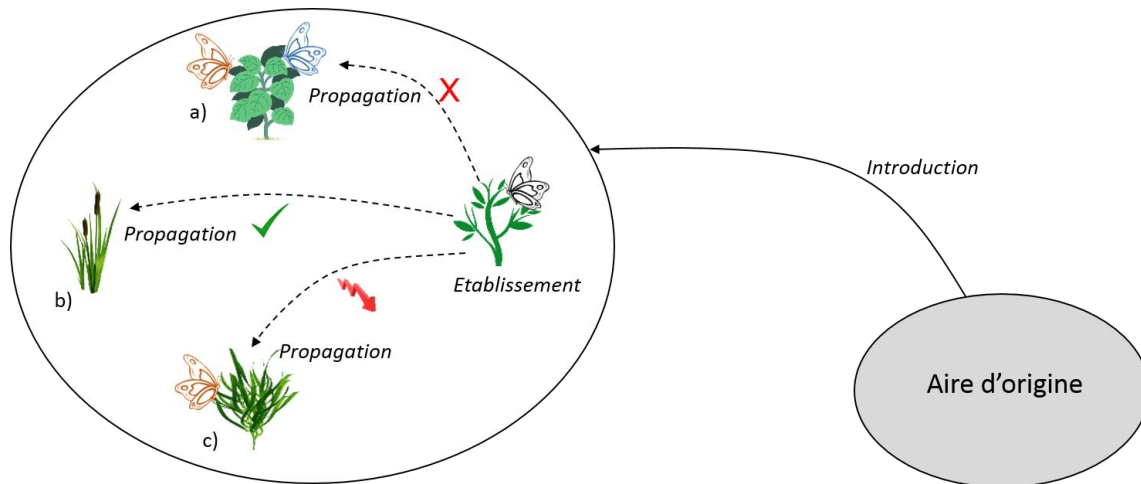


Figure 3. Différentes étapes d'une invasion biologique. Une fois l'espèce établie, la propagation peut être empêchée par la présence de plusieurs compétiteurs (a), peut réussir (b) peut être ralentie par une diminution du taux de croissance à cause de la présence d'un compétiteur (c). Modifié à partir de Lockwood *et al.* (2007).

Le premier chapitre de cette thèse relate une réduction de gamme d'hôtes chez certaines espèces résidentes après une invasion. Les espèces résidentes sont capables de survivre sur une large gamme d'hôtes au laboratoire (chapitre 2) mais, en milieu naturel, la présence de compétiteurs diminue cet éventail et rend la niche réalisée souvent plus restreinte que la fondamentale. Cette niche restreinte résulte souvent d'un déplacement de niche permettant la coexistence avec l'espèce envahissante (David *et al.* 2017). L'arrivée d'une espèce dans un nouvel environnement entraîne rarement l'extinction complète de l'espèce résidente. En effet, la probabilité que l'espèce envahissante soit plus compétitive sur l'ensemble des ressources est faible permettant à l'espèce résidente de persister dans une niche refuge (David *et al.* 2017).

L'espèce généraliste envahissante *B. zonata* est également capable de se développer sur certaines Cucurbitaceae qui sont des plantes hôtes des Tephritidae spécialistes (Chapitre 2). Cependant la niche réalisée des spécialistes ne semble pas affectée par l'invasion de *B. zonata* (Chapitre 1). Les spécialistes ont de meilleures capacités de compétition que les généralistes car ils sont mieux adaptés à leurs plantes hôtes. Ils auront donc tendance à exclure les généralistes de leurs hôtes. Les autres Tephritidae généralistes sont aussi capables de pondre et de se développer sur Cucurbitaceae mais en milieu naturel les généralistes et les spécialistes ne partagent pratiquement pas leurs niches. Cela permet une coexistence entre des espèces ayant différents degrés de spécialisation (voir Synthèse bibliographique III-C-2).

III. Perspectives

A. Amélioration et approfondissement des analyses effectuées

1. Niche réalisée

Une nouvelle espèce de Tephritidae détectée à La Réunion en 2017 (*Bactrocera dorsalis*) donne l'opportunité d'effectuer une mise à jour des gammes d'hôtes de chaque espèce présente à La Réunion et d'identifier les changements potentiels liés à cette invasion sur le long terme. Tout d'abord, il faudra prendre en compte les différentes zones géographiques de l'île où les espèces sont présentes et échantillonner les mêmes sites que ceux étudiés dans cette thèse et aux mêmes mois de l'année. On mesurera ainsi mieux l'impact potentiel de *B. dorsalis* dans les changements de gamme d'hôtes des espèces déjà présentes. Il faudra aussi déterminer les zones refuges potentielles où des espèces peuvent échapper à la compétition avec une espèce envahissante. Par exemple, à La Réunion, il existe encore des forêts humides (milieu d'origine des Tephritidae) où les Tephritidae pourraient se réfugier notamment dans des fruits charnus non consommés par l'homme. Il est donc utile d'échantillonner, les fruits dans ce type d'habitats, en plus des fruits ayant une valeur économique.

On sait que l'abondance des ressources disponibles influence directement la niche réalisée. Nous l'avons considérée, dans le premier chapitre de cette thèse, grâce à l'aide d'indices d'abondances effectués à dire d'experts (Quilici et Jeuffrault 2001). L'idéal serait de délimiter des zones géographiques plus ou moins grandes suivant la faisabilité de l'échantillonnage. Puis, au sein de chacune de ces zones, de déterminer la surface occupée par chaque plante y compris des plantes non cultivées comme le goyavier de Chine qui est une plante hôte importante. Enfin, il faudrait créer un modèle de dynamique des populations incluant zones géographiques, abondance et disponibilité des plantes au cours du temps. Une expérience en milieu contrôlé pourrait être menée pour tester l'influence de l'abondance des plantes en fonction du degré de spécialisation. Pour chaque généraliste et chaque spécialiste, le choix des femelles serait fonction de la quantité/poids des fruits hôtes. On s'attend à ce que les Tephritidae sélectionnent l'hôte en fonction du compromis entre la perte de valeur sélective engendrée par l'interaction avec un hôte de moins bonne qualité et le temps perdu à chercher un hôte de bonne qualité. Les spécialistes étant adaptés à une gamme d'hôtes restreinte, on s'attend à ce qu'ils passent plus de temps à chercher l'hôte de bonne qualité, car accepter un hôte de moins bonne qualité aurait des conséquences plus sévères. Au contraire, les généralistes étant adaptés à une gamme d'hôtes large, on s'attend à ce qu'ils pondent sur l'hôte le plus abondant permettant de minimiser la perte de valeur sélective. Ces améliorations permettraient de préciser quels mécanismes de l'environnement influencent la communauté, et s'ils diffèrent entre espèces spécialistes et généralistes.

2. Niche fondamentale

Nos expériences au laboratoire ont permis de mieux comprendre les interactions entre sept espèces de Tephritidae, dont des généralistes et des spécialistes, et une large gamme d'hôtes. Cependant ces expériences relativement lourdes impliquent des choix nécessaires pouvant induire des biais dans l'analyse. Des expérimentations complémentaires permettraient de clarifier certains aspects. Tout d'abord, il serait intéressant de faire le même type d'expériences sur les préférences des femelles et de performances des larves avec des individus sauvages. En effet, une limite de mon étude est que toutes les espèces de mouches des fruits sont élevées au laboratoire depuis plusieurs générations. Cela a permis de les élever en partie sur des milieux neutres, mais cela a pu influencer leur choix ou leur développement. A noter que l'utilisation d'individus sauvage peut également engendrer des biais, car les individus doivent également s'adapter aux conditions de test au laboratoire. Par exemple des femelles sauvages pondent souvent peu ou pas dans les supports de ponte artificiels. Dans le cas de l'utilisation d'individus sauvages, il est également important de connaître de quels fruits les individus sont issus (voir perspective sur l'adaptation locale ci-après).

Afin de mieux comprendre et d'approfondir l'étude sur les préférences des femelles, plusieurs expérimentations sont envisageables sur une gamme d'hôtes plus restreinte telle que huit fruits représentatifs de la gamme d'hôtes des différentes espèces de Tephritidae : deux Cucurbitaceae, deux Solanaceae, deux Myrtaceae (très attaquées par les généralistes) et deux autres tels que la mangue et le badamier par exemple (très abondants à La Réunion). Sur ces fruits, il faudrait déterminer, dans un premier temps, quels composés volatils sont actifs pour chaque espèce de Tephritidae. Pour cela, des expériences d'électrophysiologie couplée à un chromatographe (GC-EAG) discriminent les molécules actives parmi toutes celles émises par le fruit. Le couplage de l'EAG au GC permet de ne pas faire de sélection de composés volatils *a priori* au risque de passer à côté de molécules actives mais minoritaires ou inconnues que l'on aurait pas forcément choisies (Clavijo McCormick *et al.* 2014). Le nombre plus faible de fruits diminuerait la quantité de composés volatils à identifier ; on s'assurerait ainsi de l'identification en injectant des molécules de synthèse. De plus, un nombre plus important de répétitions peut être effectué dans des conditions plus contrôlées (exemple : cloche en verre au laboratoire).

Puis, on pourrait effectuer des tests d'attractivité avec des fruits entiers afin de comprendre les mécanismes de sélection de l'hôte à plus grande distance tels que le temps mis pour la recherche de l'hôte et la trajectoire de vol en fonction du degré de spécialisation. Enfin, pour tester la fécondité des Tephritidae, l'utilisation de fruits entiers permettrait de pallier aux biais liés à l'usage de fruits coupés dans nos expériences, usage rendu nécessaire pour homogénéiser la quantité de stimuli perçus par les femelles car des fruits de tailles très différentes ont été utilisés (ex : cerise de café/pastèque).

L'utilisation de fruits entiers en incluant les stimuli visuels et tactiles dans la compréhension du choix de l'hôte permettrait de préciser les interprétations.

D'autres expériences peuvent permettre de mieux appréhender le lien entre attractivité et acceptation de l'hôte offrant ainsi une vision complète de la préférence des femelles (Jang et Light 1991, Brévault et Quilici 2010). Pour cela, l'utilisation d'un tunnel de vol donne la possibilité d'observer le comportement de localisation à longue distance (durée, trajectoire de vol), et, une fois la mouche sur les fruits, d'enregistrer le comportement d'acceptation (nombre d'aller-retours et temps passé sur le fruit avant la ponte, interaction avec autres femelles, nombre d'individus sur chaque fruits) et d'évaluer la fécondité. Afin de déterminer le rôle des stimuli visuels et tactiles cette expérience peut être comparée au même dispositif utilisant uniquement les odeurs des fruits grâce à l'utilisation de sphères trouées comme support de ponte laissant passer un flux d'odeur de fruits, provenant de fruit mis dans des boîtes hermétiques à l'extérieur du tunnel (Fig. 4).

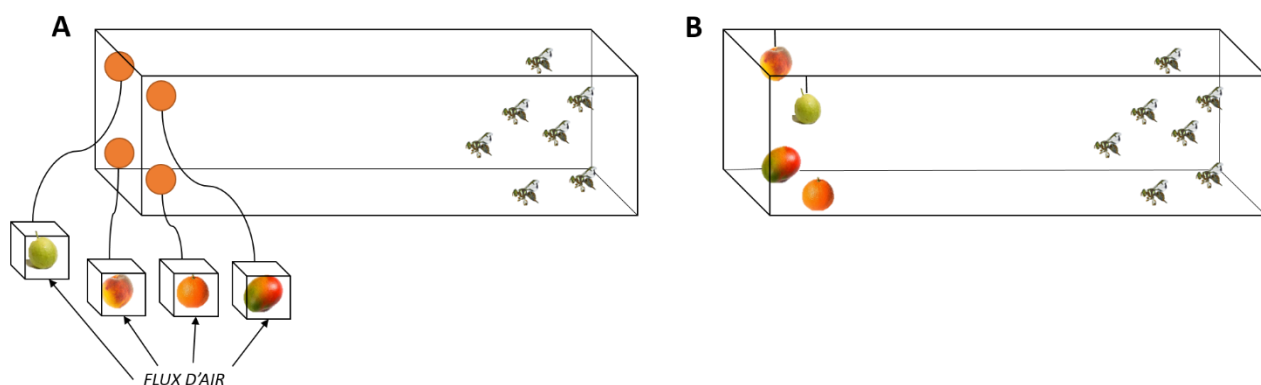


Figure 4. Test de choix d'hôte sur tunnel de vol se basant uniquement sur l'odeur des fruits (A) ou sur fruit entier incluant les stimuli visuels et tactiles (B).

B. Pour aller plus loin dans le projet

Cette thèse s'inscrit dans un schéma permettant de comprendre comment différents facteurs influencent la spécialisation d'hôte. D'autres approches permettraient d'avoir une vision plus globale.

1. Invasion biologique et plasticité phénotypique

Le premier chapitre de cette thèse rapporte des changements dans les gammes d'hôtes des espèces résidentes après l'arrivée d'une espèce envahissante. Un des facteurs explicatifs du succès de des invasions biologiques est une adaptation rapide à des nombreuses ressources nouvelles. Cette capacité à exploiter ces ressources peut être liée à une plasticité phénotypique définie par la capacité

d'un génotype à montrer différents phénotypes en fonction des différents environnements dans lesquels il se trouve. L'exploitation rapide de nombreuses ressources nouvelles peut s'apparenter à une stratégie généraliste (voir synthèse bibliographique II-B). Dans ce contexte, une grande plasticité phénotypique permettrait aux espèces envahissantes de s'adapter plus facilement à leur nouveau milieu et de l'envahir plus efficacement (Davidson *et al.* 2011). La question est alors de déterminer si les espèces envahissantes sont plus plastiques que les espèces résidentes. Les Tephritidae envahissantes à La Réunion sont-elles plus plastiques que les Tephritidae indigènes ? Pour tester cela, on pourrait se focaliser sur les espèces généralistes qui ont une plus forte probabilité de montrer des caractères plastiques. Les normes de réactions des populations de La Réunion pourraient être comparées avec celles des populations dans leur aire d'origine en caractérisant les traits phénotypiques (fécondité et survie, longévité, morphologie) favorables à l'invasion des populations sur un gradient de qualité de plantes.

On s'attend à ce qu'il y ait des différences phénotypiques avec les individus envahissants plus plastiques que les individus de l'aire d'origine, la plasticité permettant de s'adapter plus facilement aux nouvelles conditions environnementales. On pourrait aussi s'attendre à ce que l'espèce indigène soit moins plastique que les espèces envahissantes.

2. Mécanismes d'adaptation locale liés à la spécialisation.

Au cours de cette thèse, nous avons étudié la spécialisation d'hôte en comparant plusieurs espèces d'insectes ayant des gammes d'hôtes différentes. Afin de pouvoir comprendre l'évolution de la spécialisation au cours des générations, il serait possible d'évaluer l'adaptation locale de différentes populations au sein d'une espèce donnée. En effet, la spécialisation peut être différente au niveau des populations et au niveau de l'espèce. Par exemple, des espèces généralistes peuvent être le regroupement de plusieurs populations spécialistes d'hôtes différents (Singer 2008, Clarke 2017).

Une gamme d'hôte restreinte est souvent liée à des compromis de performances sur différentes ressources de telle sorte que l'adaptation à une ressource entraîne une diminution de performance sur les autres, même si cela dépend aussi du choix d'habitat, du cycle de vie etc. (Ravigné *et al.* 2009). Les spécialistes ont donc de bonnes performances sur peu d'hôtes ; stratégie *Master of Some* (Voir Synthèse bibliographique II-B). Les généralistes par opposition, sont capables d'exploiter différentes ressources mais avec des performances plus faibles sur chaque ressource ; stratégie *jack of all trades-master of none*.

Lors de cette thèse, nous n'avons pas étudié les compromis entre l'adaptation locale et le nombre de plantes hôtes. On pourrait aller plus loin en comparant la force des compromis entre les performances des spécialistes et celles des généralistes. Cela pourrait être mené à partir d'une

expérience dite de « transplant » qui consiste à mesurer la valeur sélective d'une population sur sa ressource et de la mesurer lorsque la population est transplantée sur d'autres ressources (Blanquart *et al.* 2013). Pour cela, nous pourrions collecter des individus sauvages de deux espèces généralistes et deux espèces spécialistes provenant chacune de trois fruits différents (pour les généralistes : deux fruits hôtes de bonne qualité + un fruit en commun avec les spécialistes mais permettant la survie des généralistes, pour les spécialistes : idem). Une fois ces individus collectés, il faudrait les maintenir pendant de nombreuses générations sur le même fruit (trois populations par espèce) afin de maximiser leur adaptation locale. Une fois les populations bien adaptées, les traits d'histoire de vie pourront être évalués sur les trois fruits pour chacune des populations sur plusieurs générations.

Au niveau des attendus, il existe plusieurs scénarios possibles. On s'attend à ce que les **généralistes** aient une plus faible performance mais répartie de façon homogène pour toutes les plantes malgré l'adaptation à un fruit grâce à des compromis moins forts entre l'adaptation et le nombre de plantes de la stratégie de *Jack of all trades - master of none*. Cependant les deux autres cas pourraient advenir. Tout d'abord, ces espèces pourraient ne pas présenter de compromis engendrés par une bonne adaptation, et avoir une performance identique sur tous les fruits sans perdre de performance sur le fruit initial. Cela a déjà été montré chez une espèce d'acarien généraliste (Magalhães *et al.* 2009). L'autre extrême pourrait être, pour chacune des populations des généralistes, une spécialisation sur leur hôte avec une moins bonne performance sur l'hôte initial.

Pour les espèces **spécialistes**, on s'attend à une performance plus importante sur la plante dont sont issues les populations à cause d'un fort compromis réduisant fortement les performances sur les fruits auxquelles les populations ne sont pas adaptées (*Master of Some*). On peut aussi s'attendre à des différences de performance entre les populations, suivant le fruit sur lequel les espèces ont été adaptées. Par exemple, les populations issues d'un fruit de moins bonne qualité seraient capables d'avoir une bonne performance sur les autres plantes, alors que les population issues de plantes de bonne qualité auraient une bonne performance uniquement sur la plante dont elles sont issues (Fellous *et al.* 2014). Globalement, les performances des spécialistes devraient être meilleures que celles des généralistes sur le fruit en commun (voir synthèse bibliographique II-D).

3. Rôles des interactions interspécifiques

Au sein de cette thèse, les Tephritidae étudiées ont montré une différence entre la largeur de gamme d'hôtes sur le terrain (niche réalisée) et celle testée en laboratoire (niche fondamentale). Cette différence entre niche réalisée et niche fondamentale peut être due à des contraintes de l'environnement dans lequel l'insecte évolue tels que les interactions interspécifiques. En effet, le premier chapitre de cette thèse suggère que la compétition entre espèce a tendance à diminuer la gamme d'hôte des compétiteurs inférieurs (Voir synthèse bibliographie III-C-2, Chapitre 1). Un autre

facteur biotique contraignant la spécialisation mais qui n'a pas été étudié au cours de cette thèse est l'influence des ennemis naturels dont la présence incite les femelles à trouver refuge sur des hôtes « libres » de tout ennemi (Murphy 2004). Cependant, ces hôtes refuges ne seront pas forcément d'une qualité optimale pour la larve d'où un compromis entre la qualité de la plante et la présence d'ennemis (Singer 2008).

Déterminer le rôle des ennemis naturels dans la sélection de l'hôte ainsi que les différences entre les spécialistes et les généralistes, demanderait tout d'abord d'étudier l'attraction et l'acceptation d'un hôte de bonne qualité dans un environnement avec des ennemis naturels et de comparer cette réponse en fonction du degré de spécialisation. Puis, afin d'évaluer la force du compromis entre la qualité de l'hôte et la présence d'ennemis en fonction du degré de spécialisation, le choix de l'hôte d'une plante de bonne qualité avec des ennemis vs d'une plante de moins bonne qualité sans ennemis pourra être testé (voir synthèse biblio partie III-C-1). Les parasitoïdes des Tephritidae ne s'attaquant pas aux femelles adultes mais aux œufs, aux larves ou aux pupes peuvent constituer un bon modèle biologique pour étudier le rôle des ennemis naturels dans la spécialisation (Carmichael *et al.* 2005). D'un point de vue technique, on pourrait ainsi affirmer qu'un faible nombre d'œufs pondus en présence de parasitoïdes est dû à une réticence de ponte et non pas à une mortalité forte des femelles adultes par les ennemis naturels (ce qui peut être le cas lorsque les ennemis, tels que les oiseaux ou araignées par exemple, s'attaquent aux adultes).

On s'attend, tout d'abord, à ce que les **généralistes** pondent moins d'œufs en présence d'ennemis naturels car ils sont capables de changer d'hôtes facilement, et donc d'aller trouver refuge sur des hôtes libres de tout ennemi (Singer 2008). En présence d'un choix entre une plante de bonne qualité avec des ennemis et une plante de moins bonne qualité sans ennemi, on s'attend à ce que les généralistes aillent pondre sur la plante libre de tout ennemi si celle-ci est d'une qualité minimale pour permettre la survie des larves. Une autre possibilité est que les généralistes pondent autant d'œufs sur les deux plantes (« *bet hedging* ») assurant une descendance sur tous les environnements.

A l'opposé, les **spécialistes** étant plus adaptés à leur plante et moins flexibles au niveau du choix, on s'attend à ce qu'ils pondent autant d'œufs en présence de parasitoïdes, et qu'ils choisissent la plante de meilleure qualité pour la larve même si celle-ci présente des ennemis. Cependant si la plante de moins bonne qualité est tout de même une plante sur lesquelles les larves sont capables de se développer, les femelles pourraient alors la choisir.

IV. Conclusion

L'ensemble des résultats obtenus pendant cette thèse permet de mieux comprendre les mécanismes jouant un rôle dans la spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages. Tout d'abord, la spécialisation fondamentale définie par la relation entre la préférence des femelles et la performance des larves diffère entre les spécialistes et les généralistes. Les spécialistes sélectionnent les plantes sur lesquelles les larves se développent le mieux (*mother knows best hypothesis*). Ils effectuent une sélection de l'hôte ciblée et précise grâce à une détection de composés spécifiques ou d'un mélange spécifique de composés ; par ailleurs, ils survivent sur peu d'hôtes mais sont adaptés aux composés nutritifs pauvres spécifiques de leurs plantes. Les généralistes, au contraire, ne semblent pas choisir les plantes sur lesquelles les larves se développent le mieux. Ils n'effectuent pas de sélection précise de leur hôte mais détectent des composés communs à de nombreux fruits. Ils survivent sur une large gamme d'hôtes ce qui traduit une absence d'adaptation particulière pour survivre au sein de leurs fruits riches en nutriments. Cette spécialisation fondamentale peut être modulée par plusieurs facteurs de l'environnement. La disponibilité de l'hôte favorise une large gamme d'hôte lorsqu'elle est aléatoire permettant de changer facilement d'hôte et favorise une gamme d'hôte restreinte lorsqu'elle est prédictible. De plus, la compétition avec une espèce envahissante tend à diminuer la gamme d'hôte des espèces résidentes entraînant une diminution du chevauchement de niche et la coexistence entre les espèces. Enfin, cette thèse a montré que les interactions entre les Tephritidae et leur plantes hôtes étaient contraintes par la phylogénie de celles-ci. Dans le futur, il serait intéressant de tester les préférences des femelles sur fruits entiers ainsi que leur réponse physiologique aux différents composés volatils émis par les fruits mis en évidence dans cette thèse. Il serait aussi intéressant d'étudier d'autres mécanismes jouant un rôle dans la spécialisation tels que la plasticité phénotypique, l'adaptation locale ainsi que de la présence d'ennemis naturels.

Références bibliographiques

- Ackerly, D. (2009). Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19699-19706.
- Agrawal, A. A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321-326.
- Agrawal, A. A., Hastings, A. P., Johnson, M. T., Maron, J. L. & Salminen, J.-P. (2012). Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. *Science* 338: 113-116.
- Alagarmalai, J., Nestel, D., Dragushich, D., Nemny-Lavy, E., Anshelevich, L., Zada, A. & Soroker, V. (2009). Identification of host attractants for the Ethiopian fruit fly, *Dacus ciliatus* Loew. *Journal of Chemical Ecology* 35: 542-551.
- Atiama-Nurbel, T. (2014). Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* (Diptera, Tephritidae) aux composés volatils de fruits-hôtes. *Université de La Réunion, La Réunion*.
- Balagawi, S., Vijaysegaran, S., Drew, R. A. & Raghu, S. (2005). Influence of fruit traits on oviposition preference and offspring performance of *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae) on three tomato (*Lycopersicon lycopersicum*) cultivars. *Australian journal of entomology* 44: 97-103.
- Balagawi, S., Drew, R. A. & Clarke, A. R. (2013). Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: is either theory useful? *Arthropod-Plant Interactions* 7: 299-313.
- Barkae, E. D., Scharf, I., Abramsky, Z. & Ovardia, O. (2012). Jack of all trades, master of all: a positive association between habitat niche breadth and foraging performance in pit-building antlion larvae. *PLoS ONE* 7: e33506.
- Becher, P. G., Flick, G., Rozpędowska, E., Schmidt, A., Hagman, A., Lebreton, S., Larsson, M. C., Hansson, B. S., Piškur, J. & Witzgall, P. (2012). Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. *Functional Ecology* 26: 822-828.
- Bernays, E. & Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Bernays, E., Bright, K., Gonzalez, N. & Angel, J. (1994). Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology* 75: 1997-2006.
- Bernays, E. & Chapman, R. (1994). Host-plant selection by phytophagous insects.
- Bernays, E. (1998). The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis. *The American Naturalist* 151: 451-464.
- Bernays, E. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology* 46: 703-727.
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C. & Cattin, M.-F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.
- Bili, M., Cortesero, A., Outreman, Y. & Poinot, D. (2016). Host specialisation and competition asymmetry in coleopteran parasitoids. *Oecologia* 182: 111-118.

- Björkman, C., Larsson, S. & Bommarco, R. (1997). Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos* 79: 45-52.
- Blanquart, F., Kaltz, O., Nuismer, S. L. & Gandon, S. (2013). A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters* 16: 1195-1205.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 9.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161: 1-28.
- Bonizzoni, M., Malacrida, A., Guglielmino, C., Gomulski, L., Gasperi, G. & Zheng, L. (2000). Microsatellite polymorphism in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Insect Molecular Biology* 9: 251-261.
- Boulinier, T., Charmantier, A., Doligez, B., Doutrelant, C., Ganem, G., Grégoire, A., Leitão, A. & Monnin, T. (2010). Écologie comportementale: une approche évolutive du comportement. *Biologie évolutive* pp.491-532 De Boeck Université.
- Brévault, T., Duyck, P.-F. & Quilici, S. (2008). Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology* 33: 529-536.
- Brévault, T. & Quilici, S. (2010). Interaction between visual and olfactory cues during host finding in the tomato fruit fly *Neoceratitis cyanescens*. *Journal of Chemical Ecology* 36: 249-259.
- Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J. & Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* 10: 269-274.
- Bruce, T. J. A. & Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects—finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605-1611.
- Carmichael, A., Wharton, R. A. & Clarke, A. R. (2005). Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of Entomological Research* 95: 545-569.
- Carrasco, D., Larsson, M. C. & Anderson, P. (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science* 8: 1-7.
- Carvalho, L. G., Buckley, Y. M. & Memmott, J. (2010). Diet breadth influences how the impact of invasive plants is propagated through food webs. *Ecology* 91: 1063-1074.
- Cates, R. G. (1980). Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia* 46: 22-31.
- Cates, R. G. (1981). Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores. *Oecologia* 48: 319-326.
- Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R. & Gabriel, J.-P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature* 427: 835-839.

- Chew, F. S. (1977). Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution*: 568-579.
- Clarke, A. R. (2017). Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the 'generalism' debate. *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 245-257.
- Clavijo McCormick, A., Gershenzon, J. & Unsicker, S. B. (2014). Little peaks with big effects: establishing the role of minor plant volatiles in plant–insect interactions. *Plant, cell & environment* 37: 1836-1844.
- Cornelius, M. L., Duan, J. J. & Messing, R. H. (2000). Volatile host fruit odors as attractants for the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of economic entomology* 93: 93-100.
- Craig, T. P., Itami, J. K. & Price, P. W. (1989). A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70: 1691-1699.
- Craig, T. P. & Itami, J. K. (2008). Evolution of preference and performance relationships. in K. J. Tilmon, (eds). *Specialization, Speciation, and Radiation. The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects* pp.20-28 University of California Press, Berkeley.
- Cronin, J. T., Abrahamson, W. G. & Craig, T. P. (2001). Temporal variation in herbivore host-plant preference and performance: constraints on host-plant adaptation. *Oikos* 93: 312-320.
- Cugala, D., Jordane, J. J. & Ekesi, S. (2017). Non-host status of papaya cultivars to the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), in relation to the degree of fruit ripeness. *International Journal of Tropical Insect Science* 37: 19-29.
- Cunningham, J. P., Carlsson, M. A., Villa, T. F., Dekker, T. & Clarke, A. R. (2016). Do fruit ripening volatiles enable resource specialism in polyphagous fruit flies? *Journal of Chemical Ecology* 42: 931-940.
- Daane, K. M. & Johnson, M. W. (2010). Olive fruit fly: managing an ancient pest in modern times. *Annual Review of Entomology* 55: 151-169.
- Dalby-Ball, G. (2000). Influence of the odour of fruit, yeast and cue-lure on the flight activity of the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae). *Austral Entomology* 39: 195-200.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.-F., Chapuis, E. & Loeuille, N. (2017). Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. *Advances in Ecological Research* 56: 1-60.
- Davidson, A. M., Jennions, M. & Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Davies, T. J., Wolkovich, E. M., Kraft, N. J., Salamin, N., Allen, J. M., Ault, T. R., Betancourt, J. L., Bolmgren, K., Cleland, E. E. & Cook, B. I. (2013). Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology* 101: 1520-1530.

- De Meyer, M., Copeland, R., Wharton, R. & McPherson, B. (2002). On the geographic origin of the Medfly *Ceratitis capitata* (Wiedemann)(Diptera: Tephritidae).pp 45-53 in Proceedings of the 6th International Fruit Fly Symposium Isteg Scientific Publications, Stellenbosch, South Africa,.
- De Meyer, M. & Freidberg, A. (2012). Taxonomic revision of the fruit fly genus *Neoceratitis* Hendel (Diptera: Tephritidae). *Zootaxa* 3223: 24-39.
- De Meyer, M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssières, J.-F. & Virgilio, M. (2015). A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett)(Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *ZooKeys* 540: 539-557.
- De Meyer, M., Mwatawala, M., Copeland, R. S. & Virgilio, M. (2016). Description of new *Ceratitis* species (Diptera: Tephritidae) from Africa, or how morphological and DNA data are complementary in discovering unknown species and matching sexes. *European Journal of Taxonomy* 233: 1-23.
- De Moraes, C., Lewis, W., Pare, P., Alborn, H. & Tumlinson, J. (1998). Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570-573.
- De Villiers, M., Hattingh, V., Kriticos, D. J., Brunel, S., Vayssières, J.-F., Sinzogan, A., Billah, M., Mohamed, S., Mwatawala, M. & Abdelgader, H. (2016). The potential distribution of *Bactrocera dorsalis*: considering phenology and irrigation patterns. *Bulletin of Entomological Research* 106: 19-33.
- Deguine, J.-P., Atiama-Nurbel, T., Douraguia, E., Chiroleu, F. & Quilici, S. (2012). Species diversity within a community of the curcurbit fruit flies *Bactrocera cucurbitae*, *Dacus ciliatus*, and *Dacus demmerezi* roosting in corn borders near cucurbit production areas of Reunion Island. *Journal of Insect Science* 12: 32.
- Denno, R. F., Larsson, S. & Olmstead, K. L. (1990). Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology* 71: 124-137.
- 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.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. & Couvet, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17: 252-261.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villegier, S. & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47: 15-25.
- Drew, R., Courtice, A. & Teakle, D. (1983). Bacteria as a natural source of food for adult fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 60: 279-284.
- Drown, D. M., Levri, E. P. & Dybdahl, M. F. (2011). Invasive genotypes are opportunistic specialists not general purpose genotypes. *Evolutionary Applications* 4: 132-143.

- Dukas, R., Prokopy, R. J., Papaj, D. R. & Duan, J. J. (2001). Egg laying behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae): Is social facilitation important? *Florida Entomologist*: 665-671.
- 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.
- Duyck, P.-F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R. & Quilici, S. (2006a). Importance of competition mechanisms in successive invasion by polyphagous Tephritids in la Réunion. *Ecology* 87: 1770-1780.
- 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., David, P. & Quilici, S. (2007). Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions* 13: 535-543.
- Duyck, P.-F., David, P., Pavoine, S. & Quilici, S. (2008). Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology* 33: 439-452.
- Egas, M. (2005). Evolution of specialization and ecological character displacement: metabolic plasticity matters. *Current Themes in Theoretical Biology* pp.281-304 Springer.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*: 586-608.
- Fellous, S., Angot, G., Orsucci, M., Migeon, A., Auger, P., Olivieri, I. & Navajas, M. (2014). Combining experimental evolution and field population assays to study the evolution of host range breadth. *Journal of evolutionary biology* 27: 911-919.
- Fernandez 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.
- Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I. & Wainwright, P. C. (2002). Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology* 42: 265-277.
- Fontaine, C. & Thébault, E. (2015). Comparing the conservatism of ecological interactions in plant–pollinator and plant–herbivore networks. *Population Ecology* 57: 29-36.
- Fordyce, J., Nice, C., Hamm, C. & Forister, M. L. (2016). Quantifying diet breadth through ordination of host association. *Ecology* 97: 842-849.
- Forister, M., Dyer, L., Singer, M., Stireman III, J. & Lill, J. (2012). Revisiting the evolution of ecological specialization, with emphasis on insect–plant interactions. *Ecology* 93: 981-991.
- Forister, M. L., Novotny, V., Panorska, A. K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P. T., Cizek, L., Coley, P. D., Dem, F. & Diniz, I. R. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 442-447.
- Fox, L. a. & Morrow, P. (1981). Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211: 887-893.

- Friberg, M., Posledovich, D. & Wiklund, C. (2015). Decoupling of female host plant preference and offspring performance in relative specialist and generalist butterflies. *Oecologia*: 1-12.
- Futuyma, D. (1979). Evolutionary biology. First edition. Sinauer Sunderland, Massachusetts, USA.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- García-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 251-284.
- García-Robledo, C. & Horvitz, C. C. (2012a). Jack of all trades masters novel host plants: positive genetic correlations in specialist and generalist insect herbivores expanding their diets to novel hosts. *Journal of evolutionary biology* 25: 38-53.
- García-Robledo, C. & Horvitz, C. C. (2012b). Parent–offspring conflicts, “optimal bad motherhood” and the “mother knows best” principles in insect herbivores colonizing novel host plants. *Ecology and Evolution* 2: 1446-1457.
- Getahun Dawit, Azerefege Feredu & Yibrha, B. (2015). Species composition of fruit flies (Diptera:Tephritidae) and extent of damage on mango fruit in eastern Ethiopia. *International Journal of Innovation and Scientific Research* 19: 95-102.
- Goergen, G., Vayssières, J.-F., Gnanvossou, D. & Tindo, M. (2011). *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae), a new invasive fruit fly pest for the Afrotropical region: host plant range and distribution in West and Central Africa. *Environmental Entomology* 40: 844-854.
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M. & Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13: 383-393.
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B. & Duyck, P.-F. (2016). Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology* 16: 40.
- Hassani, I. M., Raveloson-Ravaomanarivo, L. H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P. F. (2016). Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros. *Bulletin of Entomological Research* 106: 749-758.
- Hassani, I. M. (2017). Etude écologique des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) nuisibles aux cultures fruitières aux Comores. *Université de La Réunion, Université D'Antananarivo*.
- Hopper, K. R. (1999). Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annual Review of Entomology* 44: 535-560.
- Hurtrel, B., Quilici, S., Jeuffrault, E., Manikom, R., Georger, S. & Gourdon, F. (2002). Etat de siege contre la mouche de la peche *Bactrocera zonata*: Bilan des operations de deux annees de lutte menees a la Reunion. *Phytoma*: 18-21.
- Irschick, D., Dyer, L. & Sherry, T. (2005). Phylogenetic methodologies for studying specialization. *Oikos* 110: 404-408.

- Jaenike, J. (1978). On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical population biology* 14: 350-356.
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Jallow, M. F. A. & Zalucki, M. P. (2003). Relationship between oviposition preference and offspring performance in Australian *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian journal of entomology* 42: 343-348.
- Jang, E. B., Light, D. M., Flath, R. A., Nagata, J. T. & Mon, T. R. (1989). Electroantennogram responses of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* to identified volatile constituents from calling males. *Entomologia experimentalis et Applicata* 50: 7-19.
- Jang, E. B. & Light, D. M. (1991). Behavioral responses of female oriental fruit flies to the odor of papayas at three ripeness stages in a laboratory flight tunnel (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior* 4: 751-762.
- Janz, N. & Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 701-707.
- Janz, N. & Nylin, S. (1998). Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution*: 486-502.
- Jaumann, S. & Snell-Rood, E. C. (2017). Trade-offs between fecundity and choosiness in ovipositing butterflies. *Animal Behaviour* 123: 433-440.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9: 1237-1244.
- Kaplan, I. & Denno, R. F. (2007). Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10: 977-994.
- Kapoor, V. C. (1993). Indian Fruit Flies: (Insecta: Diptera: Tephritidae). Oxford & Ibh Publishing Co. Pvt. Ltd. New Delhi, India.
- Kassen, R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of evolutionary biology* 15: 173-190.
- Kawecki, T. J. (1994). Accumulation of deleterious mutations and the evolutionary cost of being a generalist. *The American Naturalist* 144: 833-838.
- Kawecki, T. J. & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
- Keeler, M. S. & Chew, F. S. (2008). Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia* 156: 559-568.

- Keiser, I., Kobayashi, R. M., Miyashita, D. H., Harris, E. J., Schneider, E. L. & 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.
- Kelly, C. A. & Bowers, M. D. (2016). Preference and performance of generalist and specialist herbivores on chemically defended host plants. *Ecological Entomology* 41: 308-316.
- Kergoat, G. J., Delobel, A., Fédière, G., Le Rü, B. & Silvain, J.-F. (2005). Both host-plant phylogeny and chemistry have shaped the African seed-beetle radiation. *Molecular phylogenetics and evolution* 35: 602-611.
- Kessler, A. & Baldwin, I. T. (2001). Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291: 2141-2144.
- Knolhoff, L. M. & Heckel, D. G. (2014). Behavioral assays for studies of host plant choice and adaptation in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 59: 263-278.
- Knudsen, J. T. & Gershenzon, J. (2006). The chemical diversity of floral scent. *Biology of floral scent*: 27-52.
- Křivan, V., Cressman, R. & Schneider, C. (2008). The ideal free distribution: a review and synthesis of the game-theoretic perspective. *Theoretical population biology* 73: 403-425.
- Lefcheck, J. S., Whalen, M. A., Davenport, T. M., Stone, J. P. & Duffy, J. E. (2013). Physiological effects of diet mixing on consumer fitness: a meta-analysis. *Ecology* 94: 565-572.
- Levins, R. & MacArthur, R. (1969). An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology* 50: 910-911.
- 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.
- Liquido, N. J., Harris, E. J. & Dekker, L. A. (1994). Ecology of *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) populations: host plants, natural enemies, distribution, and abundance. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 71-84.
- Liu, Z., Scheirs, J. & Heckel, D. G. (2012). Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: adult oviposition and larval performance. *Oecologia* 168: 459-469.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. (2007). Invasion ecology. Blackwell Publishing Ltd.
- Loreto, F., Barta, C., Brilli, F. & Nogues, I. (2006). On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. *Plant, cell & environment* 29: 1820-1828.
- Loxdale, H. D. & Harvey, J. A. (2016). The ‘generalism’ debate: misinterpreting the term in the empirical literature focusing on dietary breadth in insects. *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 265-282.

- 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. *International Journal of Tropical Insect Science* 23: 355-361.
- Magalhães, S., Blanchet, E., Egas, M. & Olivieri, I. (2009). Are adaptation costs necessary to build up a local adaptation pattern? *BMC Evolutionary Biology* 9: 182.
- Malacrida, A., Gomulski, L., Bonizzoni, M., Bertin, S., Gasperi, G. & Guglielmino, C. (2007). Globalization and fruit fly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica* 131: 1.
- Mayer, D. F., Long, L. E., Smith, T. J., Olsen, J., Riedl, H., Heath, R. R., Leskey, T. C. & Prokopy, R. J. (2000). Attraction of adult *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae) to unbaited and odor-baited red spheres and yellow rectangles. *Journal of economic entomology* 93: 347-351.
- Mayfield, M. M. & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085-1093.
- Mayhew, P. J. (1997). Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79: 417-428.
- Mayhew, P. J. (2001). Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 165-167.
- McQuate, G. T., Liquidó, N. J. & Nakamichi, K. A. (2017). Annotated world bibliography of host plants of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett)(Diptera: Tephritidae). *Insecta Mundi* 0527: 1-339.
- Mooney, K. A. & Agrawal, A. A.(2008). Phenotypic plasticity.in K. J. Tilmon, (eds). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects pp.43-57 University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Murphy, S. M. (2004). Enemy-free space maintains swallowtail butterfly host shift. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 18048-18052.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R. & Maerere, A. (2006). Seasonality and host utilization of the invasive fruit fly, *Bactrocera invadens* (Dipt., Tephritidae) in central Tanzania. *Journal of Applied Entomology* 130: 530-537.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R. & Maerere, A. (2009). Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. *Bulletin of Entomological Research* 99: 629-641.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. C. & Chave, J. (2009). The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology* 23: 203-210.
- Normark, B. B. & Johnson, N. A. (2011). Niche explosion. *Genetica* 139: 551-564.
- Novotny, V., Clarke, A. R., Drew, R. A., Balagawi, S. & Clifford, B. (2005). Host specialization and species richness of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 67-77.

- Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 583-597.
- Orian, A. & Moutia, L. (1960). Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice* 39: 142-150.
- Peralta, G., Frost, C. M., Didham, R. K., Varsani, A. & Tylianakis, J. M. (2015). Phylogenetic diversity and co-evolutionary signals among trophic levels change across a habitat edge. *Journal of Animal Ecology* 84: 364-372.
- Piñero, J. C., Jácome, I., Vargas, R. & Prokopy, R. J. (2006). Response of female melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, to host-associated visual and olfactory stimuli. *Entomologia experimentalis et Applicata* 121: 261-269.
- Pino, J. A., Marbot, R. & Vázquez, C. (2001). Characterization of volatiles in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49: 5883-5887.
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H. & Hochberg, M. E. (2011a). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* 14: 841-851.
- Poisot, T., Lepennetier, G., Martinez, E., Ramsayer, J. & Hochberg, M. E. (2011b). Resource availability affects the structure of a natural bacteria–bacteriophage community. *Biology letters* 7: 201-204.
- Poisot, T., Canard, E., Mouquet, N. & Hochberg, M. E. (2012). A comparative study of ecological specialization estimators. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 537-544.
- Price, P. W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.
- Prokopy, R. J. & Owens, E. D. (1983). Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 337-364.
- Prokopy, R. J. & Roitberg, B. D. (1984). Foraging behavior of true fruit flies: concepts of foraging can be used to determine how tephritids search for food, mates, and egg-laying sites and to help control these pests. *American Scientist* 72: 41-49.
- Pulliam, H. R. (1975). Diet optimization with nutrient constraints. *The American Naturalist* 109: 765-768.
- Quilici, S. & Jeuffrault, E. (2001). Plantes-Hôtes des Mouches des Fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. GraphicaSt André, La Réunion.
- 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.
- Rasmann, S. & Agrawal, A. A. (2011). Evolution of specialization: a phylogenetic study of host range in the red milkweed beetle (*Tetraopes tetraophthalmus*). *The American Naturalist* 177: 728-737.
- Ravigné, V., Dieckmann, U. & Olivieri, I. (2009). Live where you thrive: joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *The American Naturalist* 174: E141-E169.

- Reitz, S. R. & Trumble, J. T. (2002). Competitive displacement among insects and arachnids 1. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465.
- Remold, S. (2012). Understanding specialism when the jack of all trades can be the master of all. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279: 4861-4869.
- Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8: 927-939.
- Rohr, R. P. & Bascompte, J. (2014). Components of phylogenetic signal in antagonistic and mutualistic networks. *The American Naturalist* 184: 556-564.
- Roslin, T. & Salminen, J. P. (2008). Specialization pays off: contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. *Oikos* 117: 1560-1568.
- Rueffler, C., Van Dooren, T. J. & Metz, J. A. (2006). The interplay between behavior and morphology in the evolutionary dynamics of resource specialization. *The American Naturalist* 169: E34-E52.
- Saerens, S., Delvaux, F., Verstrepen, K., Van Dijck, P., Thevelein, J. & Delvaux, F. (2008). Parameters affecting ethyl ester production by *Saccharomyces cerevisiae* during fermentation. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 454-461.
- 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. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Schäpers, A., Nylin, S., Carlsson, M. A. & Janz, N. (2016). Specialist and generalist oviposition strategies in butterflies: maternal care or precocious young? *Oecologia* 180: 335-343.
- Scheiner, S. M., Bonduriansky, R. & Winn, A. A. (2016). Habitat choice and temporal variation alter the balance between adaptation by genetic differentiation, a jack-of-all-trades strategy, and phenotypic plasticity. *The American Naturalist* 187: 633-646.
- Scheirs, J., De Bruyn, L. & Verhagen, R. (2000). Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267: 2065-2069.
- Schoener, T. W. (1989). Food webs from the small to the large: the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 70: 1559-1589.
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J. & Dicke, M. (2005). Insect-plant biology. Oxford University Press.
- Sicard, D., Pennings, P. S., Grandclément, C., Acosta, J., Kaltz, O. & Shykoff, J. A. (2007). Specialization and local adaptation of a fungal parasite on two host plant species as revealed by two fitness traits. *Evolution* 61: 27-41.
- Simpson, E. (1949). Measurement of Diversity *Nature*: 163.
- Singer, M. S., Rodrigues, D., Stireman, J. O. & Carrière, Y. (2004). Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology* 85: 2747-2753.

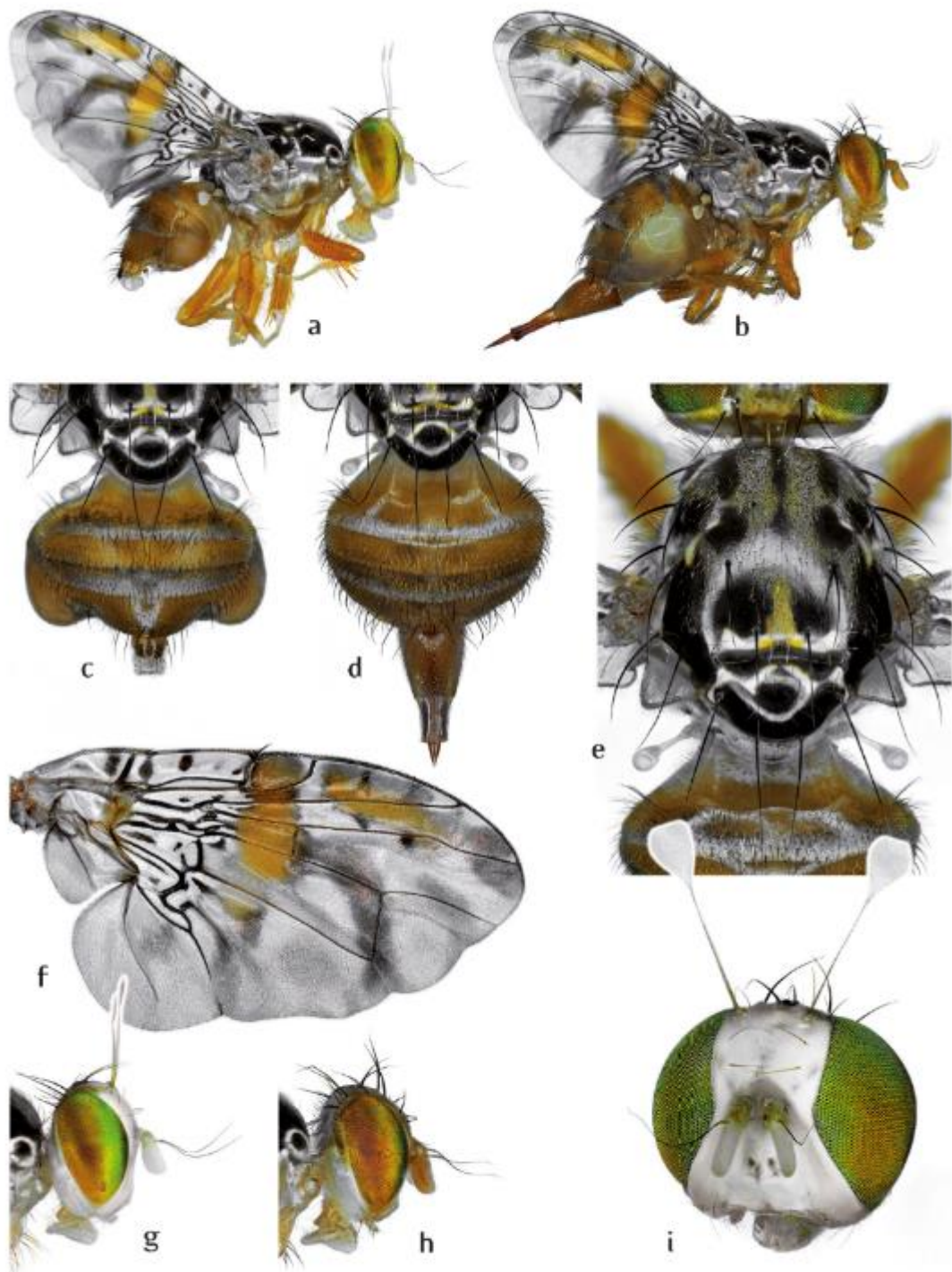
- Singer, M. S. (2008). Evolutionary ecology of polyphagy. *in* K. J. Tilmon, (eds). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects pp.29-42 University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Soler, R., Pineda, A., Li, Y., Ponzio, C., van Loon, J. J., Weldegergis, B. T. & Dicke, M. (2012). Neonates know better than their mothers when selecting a host plant. *Oikos 121*: 1923-1934.
- Symons, F. B. & Beccaloni, G. W. (1999). Phylogenetic indices for measuring the diet breadths of phytophagous insects. *Oecologia 119*: 427-434.
- Tholl, D., Boland, W., Hansel, A., Loreto, F., Röse, U. S. & Schnitzler, J. P. (2006). Practical approaches to plant volatile analysis. *The Plant Journal 45*: 540-560.
- Thompson, J. (1998). The evolution of diet breadth: monophagy and polyphagy in swallowtail butterflies. *Journal of evolutionary biology 11*: 563-578.
- Thompson, J. N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et Applicata 47*: 3-14.
- Tilman, D. (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature 405*: 208-211.
- Valladares, G. & Lawton, J. (1991). Host-plant selection in the holly leaf-miner: does mother know best? *Journal of Animal Ecology 60*: 227-240.
- Van Oosten, A. R., Heylen, D. J., Elst, J., Philtjens, S. & Matthysen, E. (2016). An experimental test to compare potential and realised specificity in ticks with different ecologies. *Evolutionary ecology 30*: 487-501.
- Vazquez, D. (2006). Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. *Conceptual ecology and invasion biology: reciprocal approaches to nature*: 307-322.
- Visser, J. (1986). Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology 31*: 121-144.
- Visser, J. (1988). Host-plant finding by insects: orientation, sensory input and search patterns. *Journal of insect physiology 34*: 259-268.
- Weiblen, G. D., Webb, C. O., Novotny, V., Basset, Y. & Miller, S. E. (2006). Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology 87*: S62-S75.
- West, S. A. & Cunningham, J. P. (2002). A general model for host plant selection in phytophagous insects. *Journal of Theoretical Biology 214*: 499-513.
- White, I. M. & Elson-Harris, M. M. (1992). Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. CAB International, Wallingford, UK.
- White, I. M., De Meyer, M. & Stonehouse, J. (2000). A review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion, Rodrigues and Seychelles. pp 15-21 *in* Proceedings of the Indian Ocean Commission, Regional Fruit Fly Symposium. Indian Ocean Commission, Flic en Flac, Mauritius.

- Whitfield, T. J., Novotny, V., Miller, S. E., Hreck, J., Klimes, P. & Weiblen, G. D. (2012). Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* 93: S211-S222.
- Wiklund, C. & Friberg, M. (2009). The evolutionary ecology of generalization: among-year variation in host plant use and offspring survival in a butterfly. *Ecology* 90: 3406-3417.
- Winkler, I. S. & Mitter, C.(2008). The phylogenetic dimension of insect-plant interactions: a review of recent evidence. *in* K. J. Tilmon, (eds). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects pp.240-263 University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Wise, M. J. & Weinberg, A. M. (2002). Prior flea beetle herbivory affects oviposition preference and larval performance of a potato beetle on their shared host plant. *Ecological Entomology* 27: 115-122.
- Xue, H. & Wu, W. (2013). Preferences of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) to different colors: a quantitative investigation using virtual wavelength. *Acta Entomologica Sinica* 56: 161-166.
- Yee, W. (2003). Effects of cherries, honeydew, and bird feces on longevity and fecundity of *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology* 32: 726-735.

Annexes

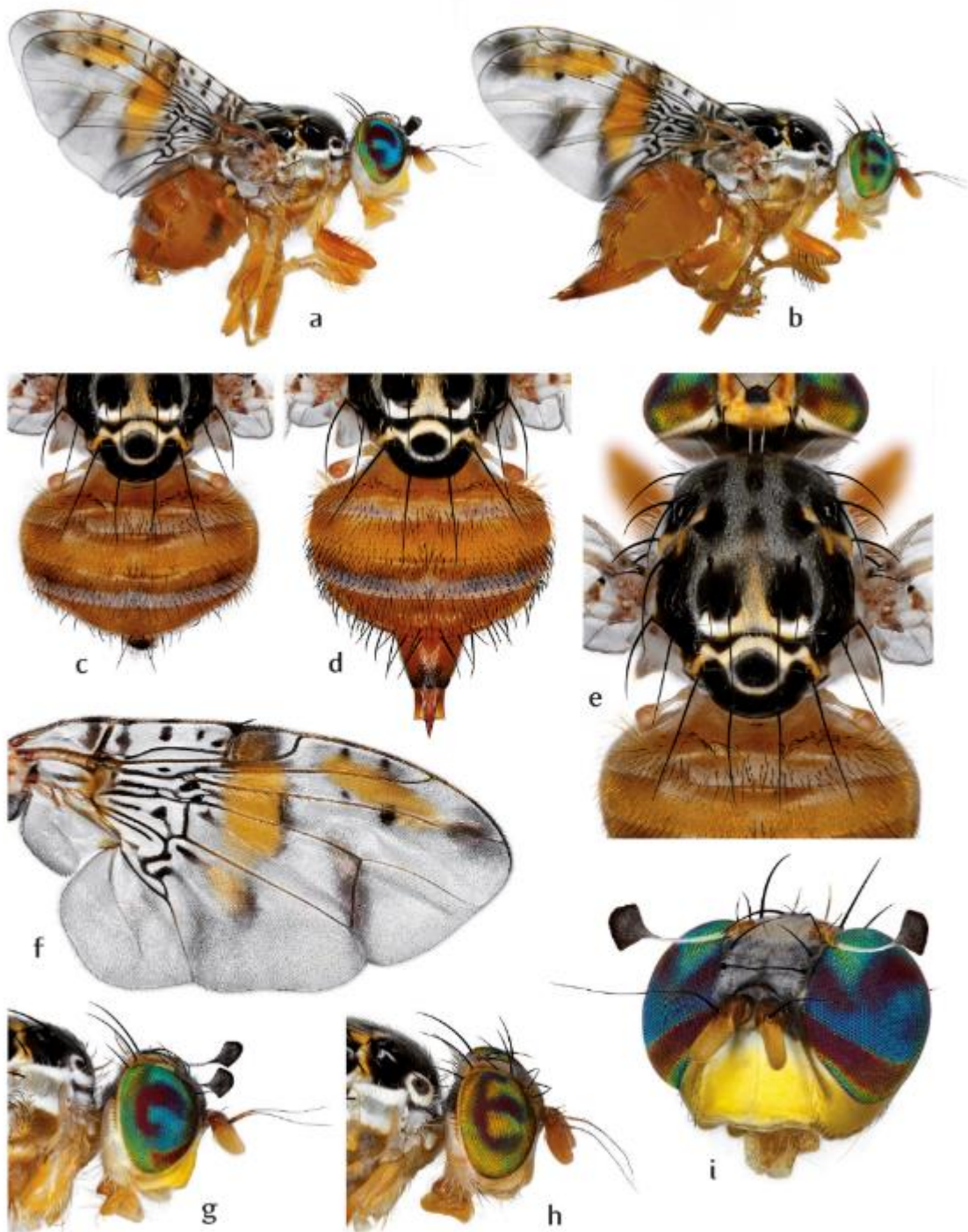
Planches des espèces de Tephritidae présentes à La Réunion

(© A. Franck)



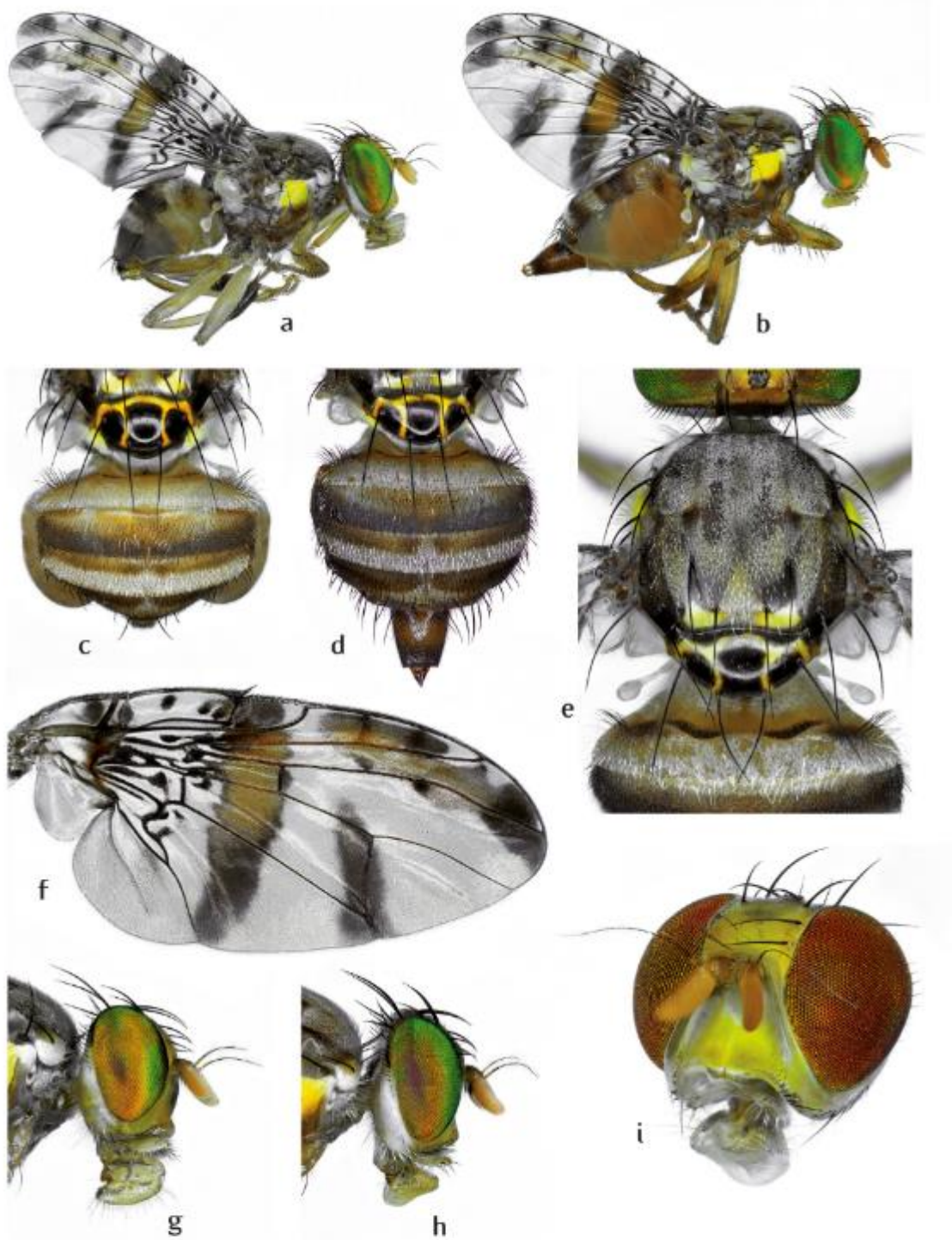
Ceratitis catoirii Guérin-Ménéville

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



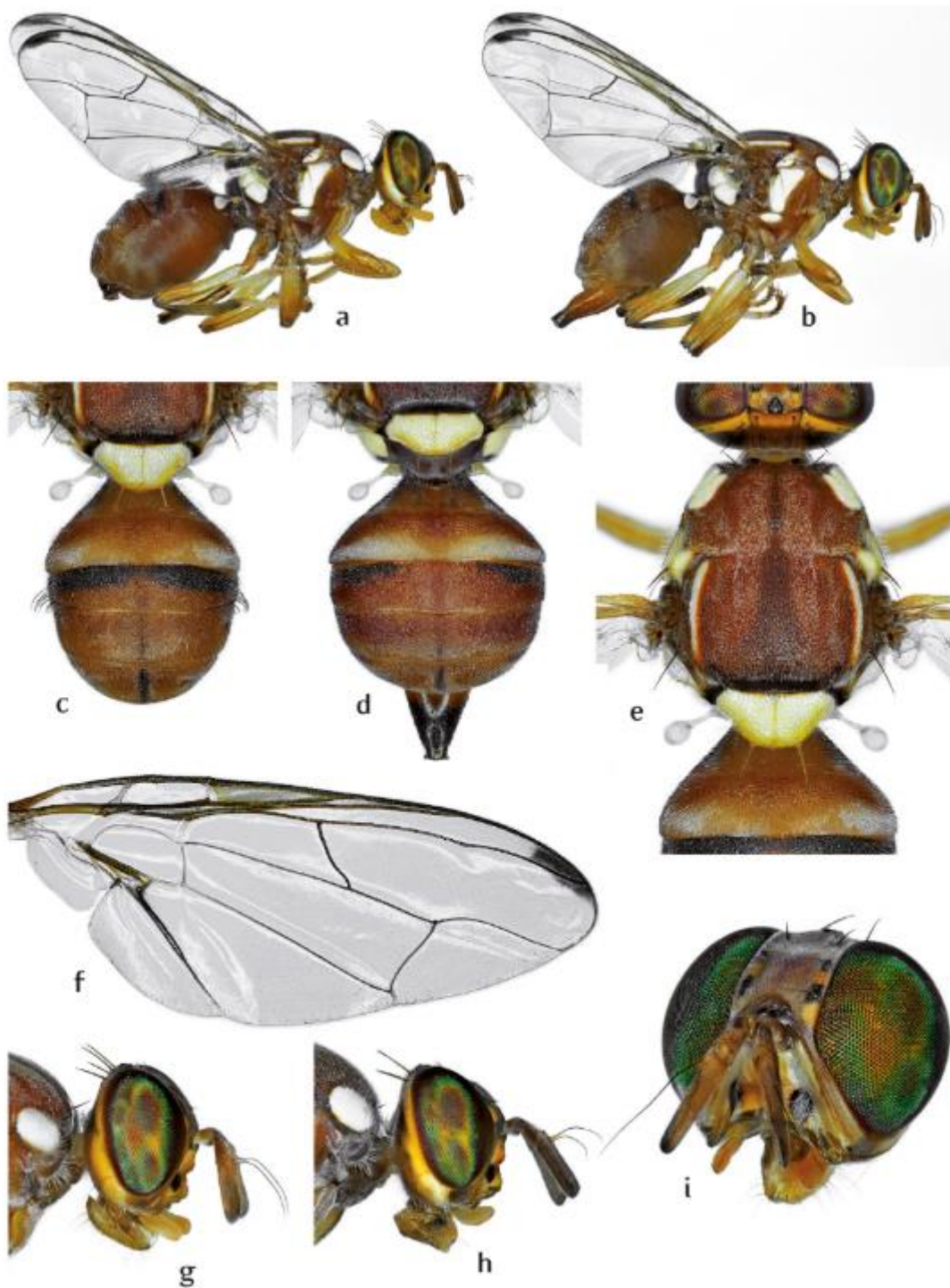
Ceratitis capitata (Wiedemann)

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



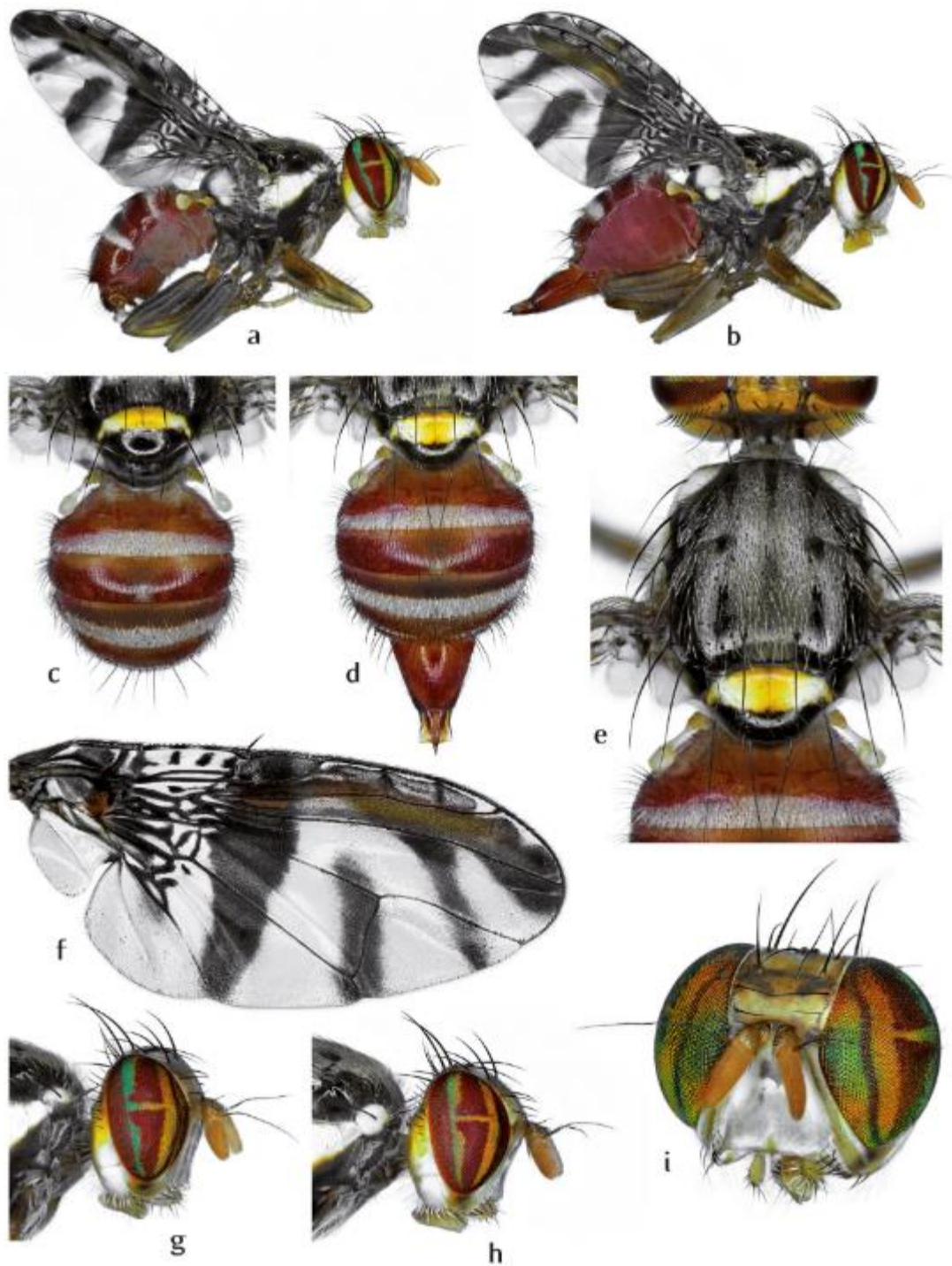
Ceratitis quilicii De Meyer, Mwatawala & Virgilio

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



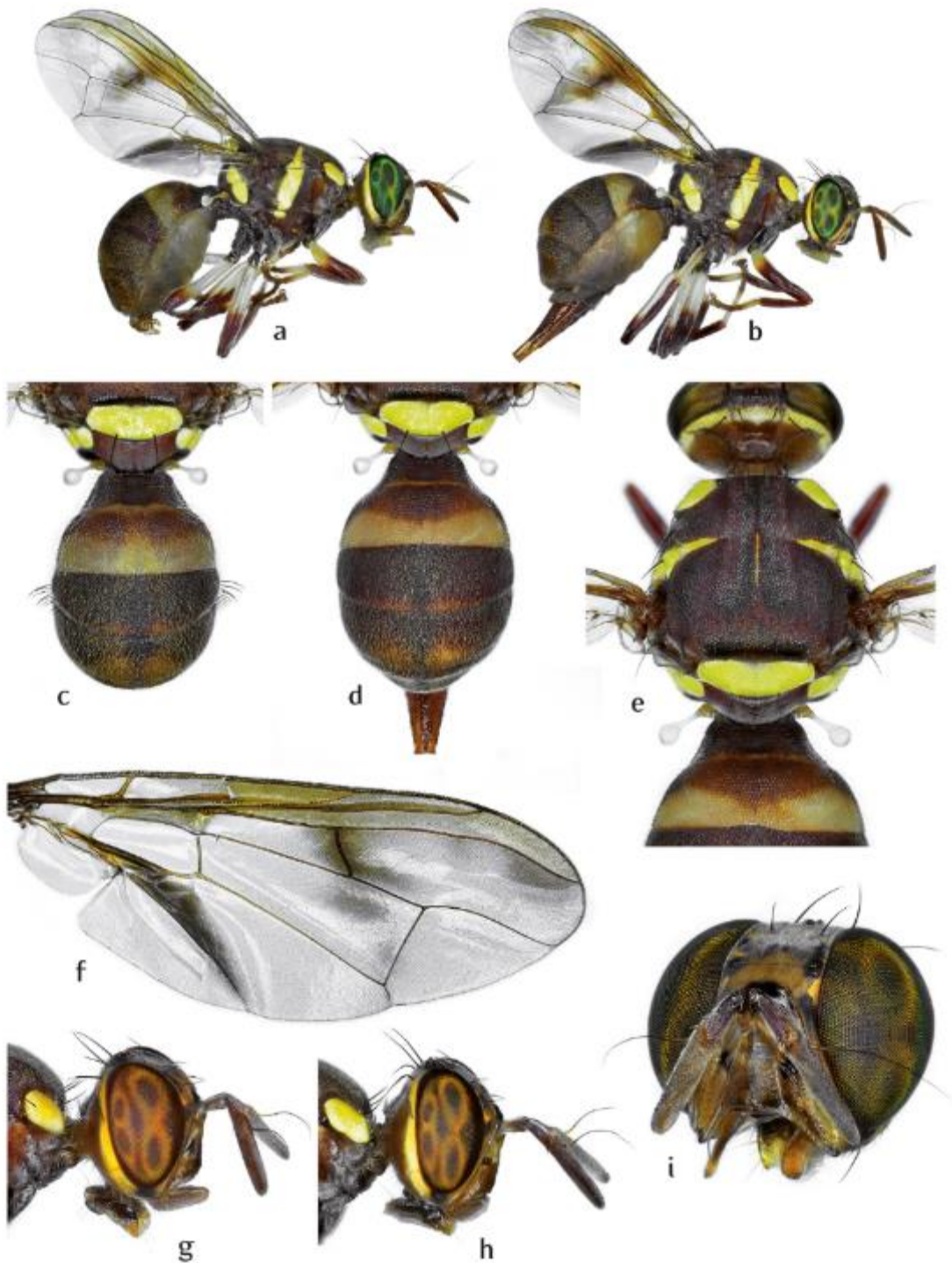
Bactrocera zonata (Saunders)

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



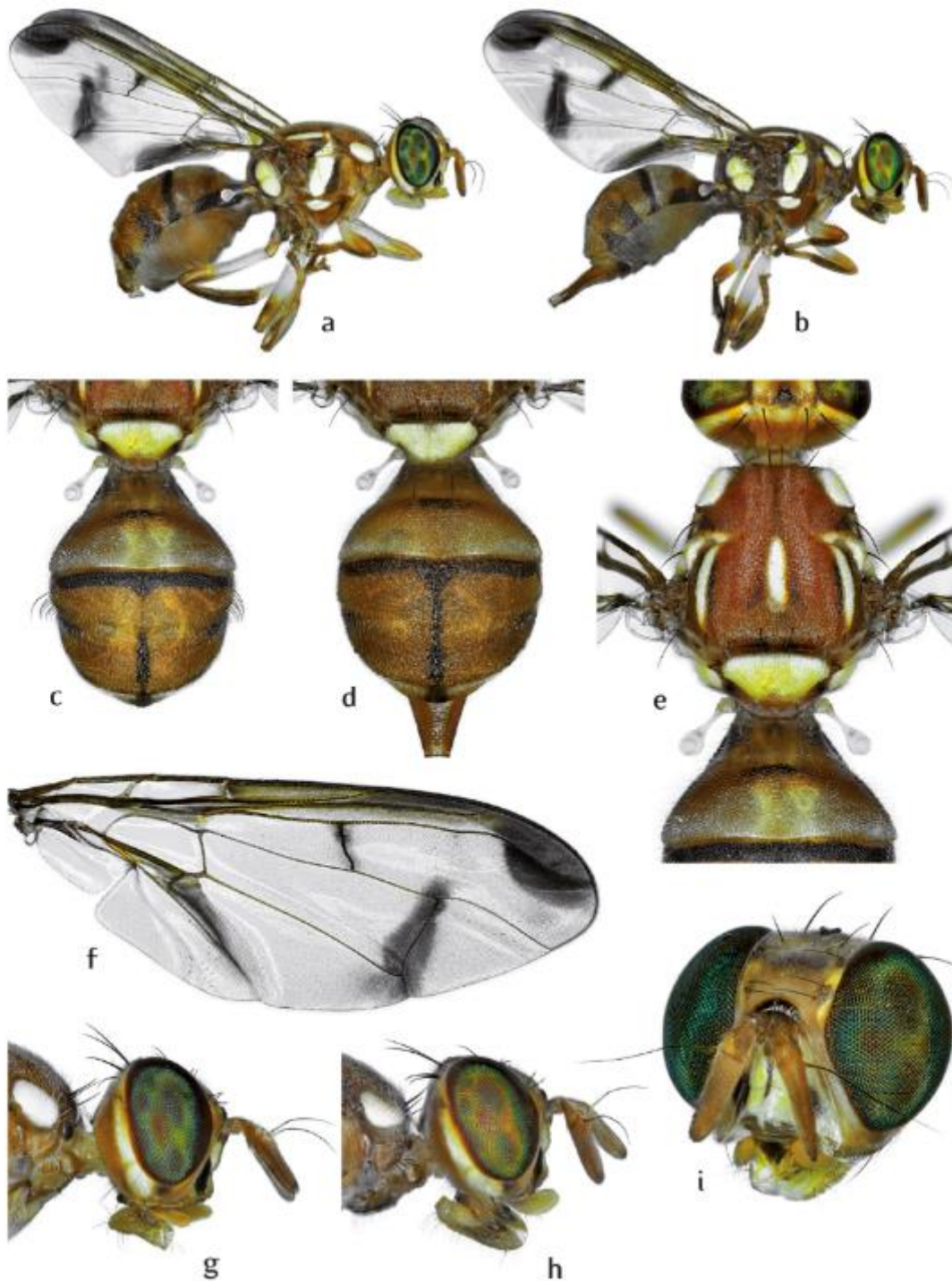
Neoceratitis cyanescens (Bezzi)

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



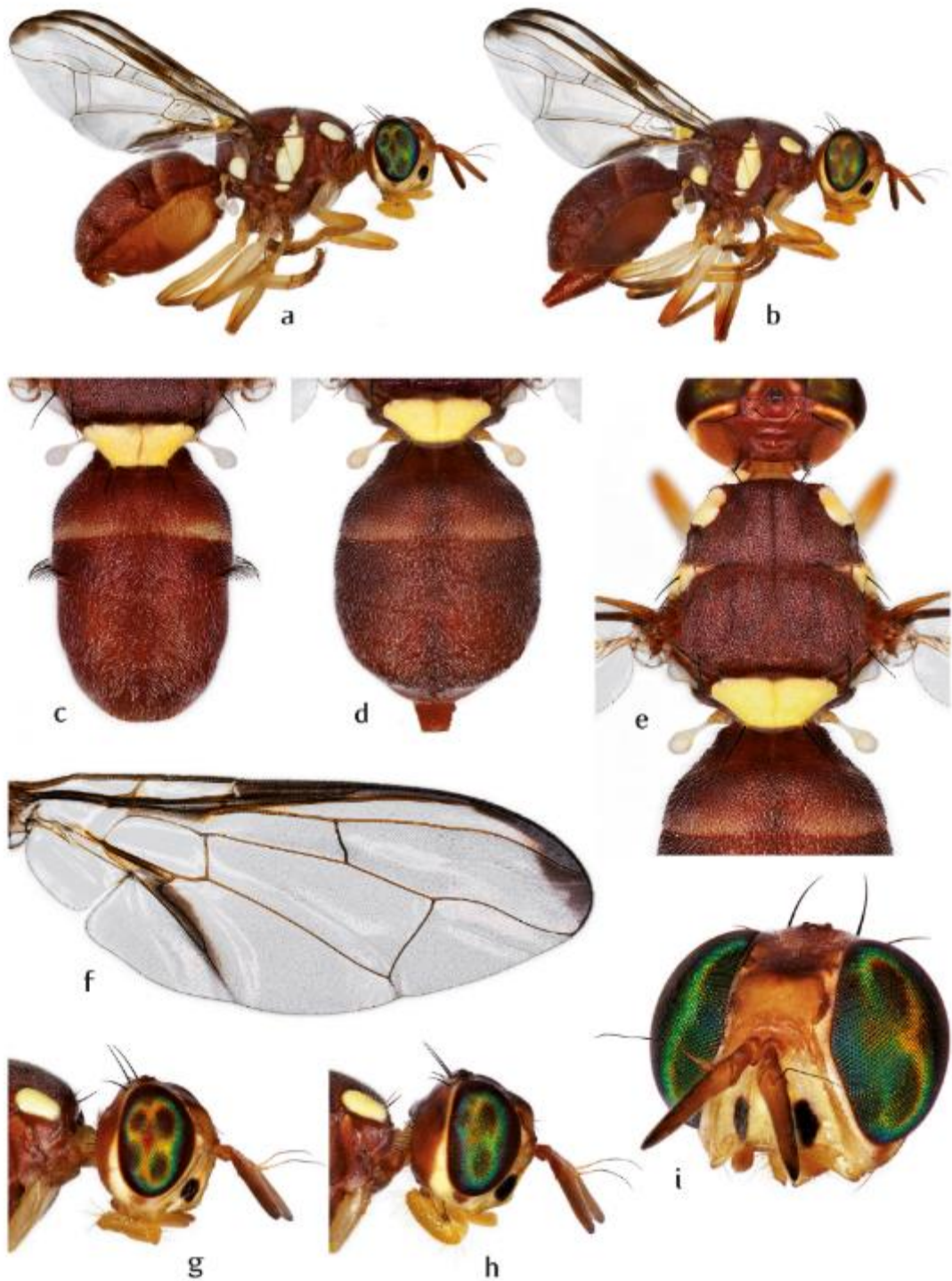
Dacus demmerezi (Bezzi)

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



Zeugodacus cucurbitae (Coquillett)

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



Dacus ciliatus Loew

a. mâle en vue latérale ; b. femelle en vue latérale ; c. abdomen du mâle en vue dorsale ; d. abdomen de la femelle en vue dorsale ; e. thorax et scutellum en vue dorsale ; f. aile ; g. tête du mâle en vue latérale ; h. tête de la femelle en vue latérale ; i. tête du mâle en vue frontale.



LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e),
en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à _____ le :

Signature :

Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.