



Lutte biologique contre la plante envahissante *Rubus alceifolius* (Rosaceae) par *Cibdela janthina* (Hymenoptera Argidae) à La Réunion : biologie et modélisation mathématique des interactions sous contrainte altitudinale

Alexandre Mathieu

► **To cite this version:**

Alexandre Mathieu. Lutte biologique contre la plante envahissante *Rubus alceifolius* (Rosaceae) par *Cibdela janthina* (Hymenoptera Argidae) à La Réunion : biologie et modélisation mathématique des interactions sous contrainte altitudinale. Sciences agricoles. Université de la Réunion, 2015. Français. NNT : 2015LARE0037 . tel-04129059

HAL Id: tel-04129059

<https://theses.hal.science/tel-04129059>

Submitted on 15 Jun 2023

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.

UNIVERSITÉ DE LA RÉUNION

École Doctorale des Sciences, Technologies et Santé E.D. n°542
UMR Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical
CIRAD – Université de La Réunion

THÈSE
Présentée par

Alexandre MATHIEU

Pour obtenir le diplôme de Doctorat en Sciences
Spécialité : Biologie des populations

**Lutte biologique contre la plante envahissante *Rubus
alceifolius* (Rosaceae) par *Cibdela janthina*
(Hymenoptera : Argidae) à La Réunion :
Biologie et modélisation mathématique des
interactions sous contrainte altitudinale**

Soutenue publiquement le 11 Décembre 2015 devant le jury composé de

Dominique STRASBERG	Professeur, Université de la Réunion	Président
Benoit FACON	Chargé de recherche HDR, INRA	Rapporteur
Gauthier SALLET	Professeur émérite, Université de Lorraine	Rapporteur
Bernard REYNAUD	Professeur, Université de la Réunion	Directeur de thèse
Yves DUMONT	Chercheur HDR, CIRAD	Co-directeur de thèse
Frédéric CHIROLEU	Chercheur, CIRAD	Examineur

À Serge



Remerciements

Moi doctorant,

Je tiens à remercier en tout premier lieu Serge Quilici, qui nous a quittés trop rapidement et sans qui, La Réunion ne serait sûrement restée pour moi qu'un petit point sur une carte... Serge, ta gentillesse, tes fous rires, ta bonne humeur, ton humour nous manquent.

Je tiens également à remercier Yves Dumont, mon co-directeur de thèse, pour son accueil à Montpellier, sa patience, et son enthousiasme qui a réveillé en moi la fibre des maths qui s'était quelque peu endormie depuis mes années de BCPST.

Je remercie le Cirad, la DEAL et la Région Réunion pour m'avoir confié un tel projet passionnant.

Je remercie Bernard Reynaud pour son écoute amicale dans les moments difficiles, pour avoir repris le flambeau de cette thèse et pour m'avoir soutenu tout au long de mes stages et de cette thèse.

Je remercie Frédéric Chiroleu pour ses conseils en statistiques, ses relectures du manuscrit et sans qui cette thèse ne serait pas ce qu'elle est.

Je remercie mes autres encadrants, Olivier Flores, Pierre-François Duyck, Samuel Nibouche qui ont éclairé et enrichi sous un nouvel angle ma publication, mon manuscrit.

Je remercie Quentin Chesnais pour son aide précieuse et son dévouement qu'il a observé lors de son stage de M2. Merci Quentin !

Je remercie Angélique Dourdaïne et Aniss Moussady pour leur travail de stage de M1.

Merci à Jim et Serge ou Serge et Jim pour leur aide ô combien précieuse pour les relevés de données sur le terrain et l'entretien des plants, et de m'avoir fait découvrir La Réunion, ses plantes et ses paysages.

Merci à Hugh Gourlay, Ronny Groenteman, Larry Burrows et Lynley Hayes du Landcare Research pour m'avoir accueilli dans le plus beau pays du monde il y a (déjà !) 6 ans et mis le pied à l'étrier de la lutte biologique contre les plantes envahissantes. I'll be back !

Merci à Serge Kreiter pour m'avoir permis de faire la connaissance de Serge...

Je remercie tous mes amis et collègues thésards, Alice, Sophie, Alex-Virus, Toulassi, Jérémie, Max, Silvia, Maud, Orlane et j'en oublie, pour m'avoir rappelé que je n'étais pas le seul fou à faire une thèse.

Merci à tous, Kévin, Marion, Ben, Toto, Josette et Cédric, Marie-Laure et Jérôme, Coline et Emeric, Orlane, la moche case, Eva, Lucile, Mika, Aurore, Dric, Charlotte, ARN, PV, BAB et tous

Remerciements

les saint-leusiens, saint-pierrois et autres saintetés réunionnaises que j'aurais oubliées.

Je remercie les plantes de La Réunion pour m'avoir soigné, parfois à mon insu, quand la médecine moderne était inefficace à soigner mes petits et gros maux. Citronnelle, ayapana, thym, romarin, cardamome, 'tit baume, passiflore, Jean-Robert, basilic, cannelle, bois d'arnette, et j'en passe, je vous aime !

Je remercie les moustiques et mon chat pour m'avoir tenu éveillé ces dernières nuits. Même si tu ne parles pas, *Mignon-Chat*, ta présence m'a été agréable, réconfortante et nécessaire depuis que je t'ai trouvé un soir d'hiver à Grand Anse.

Je remercie un de mes professeurs de SVT pour sa remarque pertinente : « Jamais vous ne ferez de biologie Monsieur Mathieu, vous n'êtes pas du tout fait pour ça ! ».

Je remercie tous les ravageurs de La Réunion, aleurodes, pucerons, mouches des fruits, punaises, escargots, limaces, oïdium, de permettre à mon potager de ne pas être en surproduction et de me donner l'opportunité de tester des méthodes de permaculture. Spéciale dédicace aux vaches qui nous donnent du bon lait pour lutter contre l'oïdium et me permettent de faire la béchamel pour les lasagnes hebdomadaires du lundi.

Je remercie tout particulièrement les milliers, sans doute les dizaines de milliers de ténthèdes, qui se sont sacrifiées volontairement à l'insu de leur plein gré.

Je remercie la ville de Saint-Leu pour avoir su agréementer la vie d'un thésard en musique et autres divertissements. Merci à la ronda 46 pour son emplacement, la ronda de chez Jean-Paul pour sa formidable programmation musicale, le Zinc et toute son équipe pour leur bonne humeur.

Je remercie les concepteurs de $\LaTeX$ qui m'ont permis de réaliser ce manuscrit, les diagrammes et autres formules mathématiques complexes.

Je remercie le Piton des Neiges et le Piton de la Fournaise pour avoir créé le si beau pēï qu'est La Réunion.

Enfin, cela va de soi, maman et papa, mes frangins, votre présence bien qu'à plus de 10 000 km de moi pendant ces dernières années n'était pas si loin que ça. Vous m'avez soutenu et su être là, littéralement, au bon moment. Faites une petite place dans la bibliothèque pour accueillir le petit nouveau !



Résumé

Les plantes exotiques envahissantes altèrent fortement le fonctionnement des communautés et des écosystèmes naturels. La lutte biologique classique par conservation est un moyen écologique pour rétablir l'équilibre et contrôler les effets d'une invasion biologique.

La tenthrède *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera : Symphyta : Argidae), originaire de Sumatra en Indonésie, a été introduite à La Réunion (France, Océan Indien) en 2007 pour contrôler la vigne marronne *Rubus alceifolius* Poiré (Rosaceae), une des plantes exotiques les plus envahissantes sur l'île. Notre étude s'inscrit dans la phase de suivi post-lâcher du programme de lutte biologique contre *R. alceifolius* à La Réunion.

Nous avons étudié les interactions entre l'agent de lutte biologique et sa plante hôte afin d'élaborer un modèle de dynamique « insecte-plante » qui a permis de rendre compte de l'impact de *C. janthina* sur les populations de *R. alceifolius* sur le long terme en fonction de l'altitude à La Réunion. Nous avons caractérisé les traits d'histoire de vie majeurs de l'agent, à savoir l'influence de la température sur la durée de développement et la survie de ses stades pré-imaginaux, le comportement d'oviposition des femelles adultes, la fécondité et la consommation foliaire des larves. À partir des connaissances déjà acquises, des observations et des données de terrain, nous avons développé deux types de modèles, un modèle stochastique de dynamique de l'agent et un modèle déterministe de dynamique des deux populations, basé sur des équations différentielles ordinaires avec ou sans retard. Les résultats obtenus sur l'influence de la température sur la survie et le développement de *C. janthina* ainsi que les simulations et les analyses de sensibilité du modèle de dynamique des populations nous ont permis de déterminer que le succès de *C. janthina* dépend essentiellement de son taux intrinsèque de croissance lui-même fonction de la température et des phénomènes de migrations des adultes.

Notre étude souligne l'intérêt de développer des modèles mathématiques, non seulement parce qu'ils permettent de synthétiser des systèmes complexes, mais aussi, parce qu'à travers l'analyse et la simulation de ces modèles, on obtient des informations qui permettent de déterminer quels sont les paramètres importants à étudier, et/ou d'aider à la mise en place de nouvelles expériences. Cette étude contribue également à améliorer les méthodologies qui pourront être utilisées dans le cadre de futurs programmes de lutte biologique contre des plantes envahissantes à La Réunion, et ailleurs dans le monde.

Mots clés : *Cibdela janthina*, *Rubus alceifolius*, lutte biologique, plante envahissante, traits d'histoire de vie, interaction plante-insecte, modélisation de dynamique des populations



Abstract

Exotic plant invasions pose a severe threat to the conservation of natural ecosystems. Biological control is an ecological method to slow the spread and the impact of biological invasions.

The sawfly *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera: Symphyta: Argidae), native to Sumatra (Indonesia), was introduced in La Réunion (France, Indian Ocean) in 2007 to control the giant bramble *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), one of the most invasive plants on this island. Our study is part of the post-release phase of the biological control program against *R. alceifolius* in La Réunion.

We studied the interactions between the biological control agent and its host-plant in order to build an insect-plant model that allows understanding of *C. janthina* long term impact on *R. alceifolius* populations in altitude in La Réunion.

We examined major life history traits of the agent, including the influence of temperature on the development duration and survival of its pre-imaginal stages, oviposition behavior, fecundity and leaf consumption of larval instars. Based on our knowledge, observations, and data, we have built two kinds of models: a stochastic model describing the agent dynamics alone and a coupled deterministic model based on ordinary differential equations with or without delay.

The results on the influence of temperature on survival and development of *C. janthina*, simulations and sensitivity analysis on the deterministic model allowed us to determine that the success of *C. janthina* was related to its temperature-dependent intrinsic growth rate as well as its migration patterns.

This study emphasizes the usefulness of mathematical models not only because they help us to synthesize a complex system, but, through theoretical analysis and numerical simulations, to highlight parameters of biological importance and to set-up new experiments to improve our knowledge. We also believe that this thesis bring new methodologies to improve or to propose new biological control programs against weeds in La Réunion, and in other places around the world.

Key words: *Cibdela janthina*, *Rubus alceifolius*, biological control, invasive plant, life-history traits, insect-plant interaction, population dynamics modeling

Table des matières

Remerciements	i
Résumé (Français/Anglais)	iii
Table des figures	xi
Liste des tableaux	xix
1 Introduction générale	1
1.1 Les espèces exotiques envahissantes	2
1.1.1 Les invasions biologiques	2
1.1.2 Les espèces exotiques envahissantes à La Réunion	6
1.1.3 <i>Rubus alceifolius</i> : une espèce exotique envahissante majeure	10
1.2 La lutte biologique contre <i>Rubus alceifolius</i> à La Réunion	14
1.2.1 La lutte biologique contre les plantes exotiques envahissantes	15
1.2.2 Le programme de lutte biologique contre <i>Rubus alceifolius</i>	24
1.2.3 Place des Tenthredinoidea en lutte biologique	29
1.3 La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes	35
1.3.1 Un outil d'aide à la décision très utilisé dans la phase de pré-lâcher	35
1.3.2 Un outil très peu utilisé dans la phase de post-lâcher	37
1.3.3 De l'observation à la modélisation des dynamiques sur le long terme	39
1.3.4 La modélisation des interactions plante invasive-agent de lutte biologique	42
1.4 La modélisation des dynamiques proie-prédateur	47
1.4.1 Les différents types de structures des modèles	47
1.4.2 Bases de la modélisation en temps continu	49
1.4.3 Les réponses fonctionnelles et numériques	51
1.4.4 Les modèles historiques utilisés en écologie des populations	55
1.5 Objectifs de la thèse	64
2 Life-history and behavior of the introduced biological control agent <i>Cibdela janthina</i> in La Réunion	67
2.1 Introduction	67
2.2 Material and methods	69
2.2.1 Description of stages	69

Table des matières

2.2.2	Life history and habits	69
2.2.3	Statistical methods	71
2.3	Results	72
2.3.1	Description of stages	72
2.3.2	Life history and habits	73
2.4	Discussion	82
2.5	Acknowledgments	87
2.6	Appendix A	88
3	Predicting the altitudinal distribution of <i>Cibdela janthina</i> from laboratory controlled experiments	89
4	Influence de l'altitude sur l'interaction entre <i>Rubus alceifolius</i> et <i>Cibdela janthina</i>	105
4.1	Introduction	105
4.2	Matériels et méthodes	107
4.2.1	Périodes et sites d'étude	107
4.2.2	Échantillonnage	107
4.2.3	Analyse des masses foliaires et caulinaires	109
4.2.4	Méthodes statistiques	109
4.3	Résultats	110
4.3.1	Variations altitudinales et saisonnières de la masse foliaire et caulinare de <i>Rubus alceifolius</i>	110
4.3.2	Variations altitudinales et saisonnières de la défoliation	111
4.3.3	Variations altitudinales et saisonnières des densités de larves	111
4.4	Discussion	117
5	Les clés du succès de <i>Cibdela janthina</i> dans le contrôle de <i>Rubus alceifolius</i>	121
5.1	Introduction	121
5.2	Matériels et méthodes	124
5.2.1	Acquisition de données morphométriques sur les feuilles de <i>Rubus alceifolius</i>	124
5.2.2	Activité nycthémérale d'oviposition et préférence de sites de ponte	124
5.2.3	Consommation foliaire et comportement d'alimentation	125
5.2.4	Stratégies de reproduction	126
5.2.5	Effet de la température sur le taux intrinsèque de croissance naturelle	127
5.2.6	Méthodes statistiques	127
5.3	Résultats	129
5.3.1	Acquisition de données morphométriques sur les feuilles de <i>Rubus alceifolius</i>	129
5.3.2	Activité nycthémérale d'oviposition	130
5.3.3	Consommation foliaire et comportement d'alimentation	130
5.3.4	Stratégies de reproduction	134

5.3.5	Effet de la température en altitude sur le taux intrinsèque de croissance naturelle	135
5.3.6	Effets de la phytophagie à court et moyen terme sur la croissance de la plante	135
5.4	Discussion	139
6	Établissement d'une population de <i>Cibdela janthina</i> selon sa taille en altitude	141
6.1	Introduction	141
6.2	Matériels et méthodes	143
6.2.1	Simulation de la dynamique d'adultes selon l'altitude et succès d'établissement à température constante	143
6.2.2	Simulation de la dynamique d'adultes selon l'altitude à température variable au cours du temps	146
6.3	Résultats	148
6.3.1	Pourcentage d'établissement d'une population d'adultes en fonction de la taille du lâcher et de l'altitude	148
6.3.2	Simulation de la dynamique d'adultes en fonction de l'altitude à température constante	148
6.3.3	Simulation de la dynamique d'adultes en fonction de la date de lâcher à température variable	149
6.4	Discussion	153
7	Modélisation des dynamiques du couple <i>Cibdela janthina</i> - <i>Rubus alceifolius</i> selon l'altitude	157
7.1	Contexte	157
7.2	Méthodes	158
7.2.1	Éléments caractéristiques du modèle	158
7.2.2	Les modèles utilisés	162
7.2.3	Unicité et analyse de stabilité de l'équilibre endémique	164
7.2.4	Valeurs des paramètres et estimations de leur étendue	165
7.2.5	Choix du modèle selon trois dynamiques de populations différentes	166
7.2.6	Analyses de sensibilité locale et globale	169
7.3	Résultats et discussion	171
7.3.1	Analyse mathématique du modèle 7.1	171
7.3.2	Un résultat d'existence et d'unicité pour le modèle 7.3	178
7.3.3	Analyses de sensibilité à 100 m	179
7.3.4	Analyses de sensibilité à 800 m	184
7.3.5	Analyses de sensibilité à 1300 m	189
7.3.6	Simulations de Monte-Carlo	190
7.4	Conclusion	197

Table des matières

8 Synthèse générale et perspectives	201
8.1 Des comportements et des traits d'histoire de vie remarquables	202
8.1.1 Un choix de site de ponte pertinent	202
8.1.2 Nouveaux hôtes dans un nouvel environnement : un phénomène de débordement ?	202
8.1.3 Des larves grégaires et voraces	203
8.1.4 Stratégies de reproduction	203
8.1.5 Nouveaux ennemis naturels dans un nouvel environnement	203
8.2 Le froid : le talon d'Achille de <i>Cibdela janthina</i>	204
8.3 Modéliser pour améliorer notre compréhension des interactions entre une plante envahissante et son agent de lutte biologique	204
8.3.1 Modélisation stochastique de l'établissement de populations de <i>Cibdela janthina</i> en altitude	205
8.3.2 Modélisation déterministe de la dynamique du couple <i>Cibdela janthina</i> – <i>Rubus alceifolius</i>	206
8.4 Perspectives	207
8.4.1 Traits d'histoire vie de <i>Cibdela janthina</i>	207
8.4.2 Stratégies de futurs lâchers	209
8.5 Conclusion générale	210
Annexes	211
Références bibliographiques	221

Table des figures

1.1	La règle des dix. D'après Williamson and Fitter (1996)	6
1.2	Répartition mondiale de la richesse en plantes vasculaires endémiques (nombre d'espèces par surface de 10 000 km ²). D'après Kier et al. (2009)	7
1.3	Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien et zonage des deux principales régions climatiques de l'île. Source : A. Lemahieu, 2012.	8
1.4	Carte des températures annuelles moyennes et zonage de la pluviométrie sur l'île de La Réunion. Sources : Météo France et BRGM – 2005	8
1.5	<i>La culture du café à l'île Bourbon</i> . Aquarelle de Jean-Joseph Patu de Rosemont, début du XIX ^e siècle, Musée National des Arts d'Afrique et d'Océanie, Paris. Les montagnes environnant la plantation de café sont entièrement défrichées, seuls quelques grands arbres subsistent sur la crête. Un déboisement important est en cours sur les flancs de la montagne en arrière plan.	9
1.6	Répartition mondiale de <i>Rubus alceifolius</i> (d'après Kalkmann (1993)) et étapes possibles de sa propagation (Amsellem, 2000)	11
1.7	Forêt primaire à Tamarin des Hauts (<i>Acacia heterophylla</i> Willd., espèce endémique de l'île de La Réunion) envahie par la vigne marronne <i>Rubus alceifolius</i> Poir. près du gîte de La Roche Écrite vers 1800 m d'altitude. Source : A. Mathieu.	12
1.8	Stades de développement de <i>Rubus alceifolius</i> . Les différentes parties (1 : α et β , 2, 3, 4, 5) sont spécifiées pour chaque stade de développement. D'après Baret et al. (2003b)	14
1.9	Place de la lutte biologique classique parmi les différentes stratégies de gestion des organismes nuisibles. Ce diagramme replace la lutte biologique dans le contexte plus large de la lutte intégrée. D'après Nordlund (1996) et Eilenberg et al. (2001)	16
1.10	Les étapes clés d'un programme de lutte biologique contre une peste végétale, avec les activités permettant l'évaluation de l'efficacité de l'agent. D'après Morin et al. (2009)	19
1.11	Schéma de l'approche de la sélection d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante. D'après van Klinken and Raghu (2006)	21
1.12	Chronologie des grandes étapes de la lutte biologique contre <i>Rubus alceifolius</i> à La Réunion	26
1.13	Position taxonomique de <i>Cibdela janthina</i> parmi les Symphyta	32

Table des figures

1.14	Scénario optimal de l'évolution de la densité d'une plante envahissante dans un programme de lutte biologique classique. Modifié d'après van den Bosch et al. (1982) et Zalucki and Van Klinken (2006)	38
1.15	Fluctuations moyennes des populations d' <i>Opuntia aurantiaca</i> et de la cochenille <i>Dactylopius austrinus</i> entre 1976 et 1988 sur des parcelles permanentes de 50 m ² . La courbe en trait plein représente la densité de cladodes d' <i>O. aurantiaca</i> (en nombre par m ²), celle en pointillé représente le pourcentage de cactus colonisés par <i>D. austrinus</i> . D'après Moran and Zimmermann (1991)	41
1.16	Les réponses fonctionnelles du prédateur en fonction de la densité de proies : Holling de type <i>I</i> , <i>II</i> et <i>III</i>	52
1.17	Trajectoires du modèle de Volterra avec croissance logistique de la proie ($r_0 = 2$, $k = 10$, $a = 0.6$, $\chi = 1.66$, $\delta_0 = 3$). Les trajectoires convergent vers E^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles. E^0 est instable (point rouge)	59
1.18	Trajectoires du modèle de Rosenzweig-MacArthur ($r_0 = 5$, $c = 20$, $d = 10$, $\chi = 0.5$, $\delta_0 = 3$). Pour la figure <i>a</i> , $k = 3$ et la trajectoire converge vers E^1 . Pour la figure <i>b</i> , $k = 6$ et la trajectoire converge lentement vers E^* . Pour la figure <i>c</i> , $k = 15$ et la trajectoire converge en oscillant vers E^* . Pour la figure <i>d</i> , $k = 20$ et la trajectoire s'éloigne de E^* et converge vers un cycle limite stable.	61
2.1	(1) Hatching; (2) Mature and neonate larvae of <i>Cibdela janthina</i> on <i>Rubus fraxinifolius</i> in La Forêt de Mare Longue at 200 m a.s.l. in May 2010; (3) Mature larvae feeding gregariously on <i>R. alceifolius</i> at La Plaine des Palmistes at 1000 m a.s.l. in February 2013; (4) Defoliated <i>R. alceifolius</i> thicket; (5) Pre-pupa; (6) Pupa; (7) Cocoon; (8) Females ovipositing at the apex of an <i>R. alceifolius</i> stem; (9) Mating on a fern leaf; (10) Females feeding on honeydew produced by aphids; (11) Female feeding on a <i>R. fraxinifolius</i> flower.	74
2.2	Mean occupancy rate of leaves that have received eggs at the end of the day using three cohorts of 75 <i>Cibdela janthina</i> adult females on three potted <i>Rubus alceifolius</i> in insect-proof cages during the whole duration of the experiments. White bars indicate the proportion of leaves without eggs nor ovipositing females, yellow ones indicate the proportion of leaves containing eggs without ovipositing females, grey bars indicate the proportion of leaves that receives their first eggs and black bars indicate the proportion of leaves containing eggs and ovipositing females.	78
2.3	The average percentage of females in oviposition activity as a function of hour of day. Sunrises and sunsets were approximately at 6:20 am and 6:30 pm, respectively. The solid line represents predicted values from a generalized additive mixed model (GAMM), while the shaded region depicts the 95% confidence interval around predictions	79
2.4	(1) A feces constituted of <i>Cibdela janthina</i> adults, likely from a toad; (2) and (3) Adults of <i>C. janthina</i> trapped on <i>Desmodium intortum</i> twigs and pods; (4), (5) and (6) Adult female, larva and pupa parasited by <i>Beauveria sp.</i> , respectively.	80

2.5	An example of vein-cutting with a L4 larva feeding distal to several nerve cuts near the petiole insertion. Notice also a L3 larva molting into L4	81
2.6	Circadian patterns of both oviposition and searching activities of females (ratio between the number of females in activity and the female population size) on three potted <i>Rubus alceifolius</i> in insect-proof cages using for each of them a cohort of 75 <i>Cibdela janthina</i> female adults. Temperature and irradiance are means per half an hour.	88
4.1	Position géographique des sites d'échantillonnage sur la carte du relief de La Réunion. Les courbes de niveau sont échelonnées tous les 200 m d'altitude. Les cercles et les carrés représentent les sites d'échantillonnage respectivement sur les transects sud et est. Les sites initiaux de lâcher de <i>Cibdela janthina</i> sont représentés par les deux étoiles à l'est.	108
4.2	Masse sèche totale moyenne des feuilles (en g) par quadrat sur le transect Est en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. La relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.	112
4.3	Masse sèche totale moyenne des feuilles (en g) par quadrat sur le transect Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. La relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.	113
4.4	Masse sèche totale moyenne des tiges (en g) par quadrat sur le transect Est en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. Quand elle est significative, la relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.	114
4.5	Masse sèche totale moyenne des tiges (en g) par quadrat sur le transect Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. Quand elle est significative, la relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.	115
4.6	Défoliation des feuilles intermédiaires de <i>Rubus alceifolius</i> sur les transects Est et Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison.	116
4.7	Effectifs de larves de <i>Cibdela janthina</i> par quadrat (surface de 0,5 m ²) sur les transects Est et Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison.	116
5.1	Facteurs affectant le succès d'une lutte biologique. D'après Coombs et al. (2004)	123
5.2	Relations entre la surface des feuilles de <i>Rubus alceifolius</i> (m ²) et la longueur de la nervure principale (m), et entre la masse sèche (g) et la longueur de la nervure principale (m), la surface foliaire, et la masse fraîche (g) pour les axes végétatifs et florifères.	129
5.3	Proportion d'eau (%), clarté (L*), épaisseur du limbe (μm) des feuilles de <i>Rubus alceifolius</i> et longueur des inter-nœuds (mm) selon la position de la feuille le long des axes végétatifs et florifères. Les moyennes des mesures pour les feuilles des axes végétatifs qui ne partagent pas la même lettre sont significativement différentes au test HSD de <i>Tuckey-Kramer</i> à 5%.	131

Table des figures

5.4	Nombre moyen d'œufs pondus par feuille de <i>R. alceifolius</i> et pourcentage de feuilles en fonction de la position de la feuille sur les axes végétatifs (à gauche) ; Nombre d'œufs pondus sur les feuilles des axes végétatifs en fonction de la surface foliaire des feuilles.	132
5.5	Consommation cumulée de masse fraîche de feuille (g) par larve de <i>Cibdela janthina</i> depuis l'éclosion et consommation foliaire par stade larvaire en condition de laboratoire à 25°C selon le sexe de la larve.	132
5.6	Taux de consommation relatif (g/g/jour/larve) des larves de <i>Cibdela janthina</i> selon la densité de larves d'un même stade et la masse sèche de la feuille occupée modélisé par une relation de type ratio-dépendante.	136
5.7	Évolution moyenne (± 2 erreurs type) du nombre de larves de <i>Cibdela janthina</i> par groupe au cours du développement larvaire (jours) sur les feuilles d'un plant de <i>Rubus alceifolius</i> (cercles noirs) et pourcentage de feuilles occupées par au moins une larve sur les trois plants suivis (trait fin, en tirets et en pointillés). Les lettres indiquent différentes phases du développement larvaire : (a) éclosion ; (b) stades 1 à 3 ; (c) stades 4 à 5 ; (d) entrée en nymphose des larves mâles et (e) entrée en nymphose des larves femelles.	137
5.8	Taux de croissance intrinsèque moyen de <i>Cibdela janthina</i> en fonction de l'altitude. Les tirets représentent l'intervalle de confiance à 95% pour une altitude donnée.	138
5.9	Longueur cumulée des branches (m) et surface foliaire (m ²) des trois plants inoculés de <i>Rubus alceifolous</i> avant et après la ponte de femelles de <i>Cibdela janthina</i> . Les flèches au-dessus des courbes représentent les évènements d'oviposition par les adultes femelles, d'éclosion des œufs et d'entrée en nymphose des larves.	138
6.1	Diagramme schématique du modèle de simulation stochastique. A_{t_0} correspond au nombre d'adultes lâchés initialement. La fonction S est une fonction de passage d'un stade à l'autre. A , A^F , A^M , E , L et P représentent les effectifs des adultes sans distinction de leur sexe, des adultes femelles, des adultes mâles, des œufs, des larves et des pupes, respectivement. t_E , t_L , t_P , t_A sont les durées cumulées température-dépendantes des différents stades depuis la ponte, cumulées génération après génération. ξ , f , r , et s représentent le sex-ratio, la fécondité, le taux de développement et le taux de survie des stades pré-imaginaux, respectivement. r et s sont dépendants de la température moyenne annuelle T . $seuil$ est la durée fixée de la simulation en années.	145
6.2	Modèle de température moyenne quotidienne en fonction de l'altitude et du jour de l'année estimé à partir des données météorologiques de La Réunion utilisées par Mathieu et al. (2014)	147

- 6.3 Variations de la température quotidienne moyenne (°C) à l'altitude de 1350 m. Les jours indiqués correspondent aux dates des lâchers initiaux testées dans les simulations de la dynamique à température variable. Les deux flèches indiquent la position du 1^{er} janvier et du 31 décembre sur la courbe des températures. . . 147
- 6.4 Pourcentage d'établissement d'une population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir de la taille du lâcher initial d'adultes pour des altitudes comprises entre 1150 et 1350 m. En haut et en bas, pourcentages d'établissement au bout d'une durée de simulation de un an et de trois ans, respectivement. Une population est considérée comme établie si elle atteint ou dépasse 1000 adultes au bout de la période de simulation. Une couleur correspond à une altitude : rouge foncé 1350 m, rouge clair 1325 m, rose 1300 m, violet 1275 m, bleu foncé 1250 m, bleu ultra-marin 1225 m, bleu clair 1200 m, bleu ciel 1175 m et vert clair 1150 m. . . 149
- 6.5 Simulations de la dynamique de la population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir d'un lâcher de 50 adultes à 1325 (haut), 1350 (milieu) et 1375 m d'altitude (bas) sur une durée de 10 ans. Les graphiques de gauche représentent l'étendue du nombre d'adultes au cours du temps à partir de 1000 simulations ; la plage rouge représente l'étendue entre les quantiles 5 et 95 ; la plage orange représente le minimum et le maximum d'adultes au cours du temps ; la courbe en trait plein représente la médiane des effectifs d'adultes à chaque générations (points). Les graphiques de droite représentent 100 trajectoires prises aléatoirement parmi les 1000 simulations. La ligne rouge représente la taille initiale du lâcher. . . . 151
- 6.6 Simulations de la dynamique de la population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir d'un lâcher de 50 adultes à 1350 m d'altitude effectuées aux jours 1, 45, 130, 225 et 280 de l'année (de bas en haut) sur une durée d'environ 10 ans. Les graphiques de gauche représentent l'étendue du nombre d'adultes au cours du temps à partir de 1000 simulations ; la plage rouge représente l'étendue entre les quantiles 5 et 95 ; la plage orange représente le minimum et le maximum d'adultes au cours du temps ; les courbes en trait plein représentent la médiane des effectifs d'adultes à chaque générations (points). Les graphiques de droite représentent 100 trajectoires prises aléatoirement parmi les 1000 simulations. La ligne rouge représente la taille initiale du lâcher. 152
- 7.1 Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 100 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1 . . . 166
- 7.2 Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 800 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1 . . . 167

- 7.3 Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 1300 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1 . . . 168
- 7.4 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , χ , q et Λ pour 100 simulations sur une durée de 1000 jours à l'altitude de 100 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées, respectivement. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. . . . 181
- 7.5 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 1000 jours à l'altitude de 100 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. . 182
- 7.6 Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 100 m à $t = 30$ et $t = 1000$. La sensibilité des dix paramètres du modèle est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié. . . . 183
- 7.7 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , q et Λ pour 1000 simulations sur une durée de 5000 jours à l'altitude de 800 m avec le modèle 7.3. La plage orange représente la réponse du modèle à chaque pas de temps entre les quantiles 5 et 95, tandis que la plage rouge représente la réponse du modèle entre les quantiles 25 et 75. La ligne noire représente la médiane de la réponse du modèle. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. . . . 186
- 7.8 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 5000 jours à l'altitude de 800 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. . 187
- 7.9 Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 800 m à $t = 150$ et $t = 350$. La sensibilité de tous les paramètres du modèle 7.1 est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié. . . . 188

- 7.10 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , q et Λ pour 100 simulations sur une durée de 2000 jours à l'altitude de 1300 m avec le modèle 7.3. La plage orange représente la réponse du modèle à chaque pas de temps entre les quantiles 5 et 95, tandis que la plage rouge représente la réponse du modèle entre les quantiles 25 et 75. La ligne noire représente la médiane de la réponse du modèle. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. 194
- 7.11 Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 2000 jours à l'altitude de 1300 m avec le modèle 7.3. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets. 195
- 7.12 Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 1300 m à $t = 350$ et $t = 1000$. La sensibilité de tous les paramètres du modèle 7.1 est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié. . . . 196
- 8.1 Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , χ , Λ et q à l'altitude de 100 m à partir du modèle 7.1. L'analyse effectue 1000 simulations du modèle 7.1 pour l'altitude de 100 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 1000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 1000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,11). 217

- 8.2 Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , Λ et q à l'altitude de 800 m à partir du modèle 7.3. L'analyse effectue 1000 simulations du modèle 7.3 pour l'altitude de 800 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 5000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 5000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,19). 218
- 8.3 Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , χ , Λ et q à l'altitude de 1300 m à partir du modèle 7.3. L'analyse effectue 1000 simulations du modèle 7.3 pour l'altitude de 1300 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 2000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 2000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,1). 219

Liste des tableaux

1.1	Bilan des espèces indigènes, introduites et envahissantes de la flore vasculaire et des vertébrés terrestres et d'eau douce de La Réunion	9
1.2	Nombre d'espèces d'auxiliaires phytophages introduits en 100 ans dans les cinq principaux pays utilisant la lutte biologique classique contre des plantes exotiques envahissantes. Plusieurs espèces d'auxiliaires ont été utilisées sur les mêmes plantes dans ces pays. D'après Julien and Griffiths (1998)	17
1.3	Nombre d'espèces d'agents de lutte biologique classique relâchés contre des plantes envahissantes depuis l'inventaire réalisé par Julien and Griffiths (1998) . D'après Suckling and Sforza (2014)	18
1.4	Exemples de succès dans le monde de lutttes biologiques par des insectes phytophages contre des plantes envahissantes présentes à La Réunion. PNG : Papouasie-Nouvelle-Guinée. L'échelle d'invasibilité a été proposée par le Conservatoire Botanique de Mascarin pour les taxons exotiques de La Réunion, elle est comprise entre 0 et 5 (5 correspondant à une espèce hautement envahissante)(Lavergne et al., <i>in prep</i>). D'après McFadyen (2000) et Conservatoire Botanique National de Mascarin (2010)	25
1.5	Liste des espèces d'Argidae considérées comme des ravageurs en agriculture et horticulture, par famille de plantes attaquées	30
1.6	Liste des Tenthredinoidea ayant fait l'objet de recherches comme agents potentiels de lutte biologique contre des plantes envahissantes	34
1.7	Modèles de lutte biologique classique contre des plantes envahissantes par des insectes herbivores.	43
1.8	Exemples de modèles proie-prédateur qui satisfont ou non le principe de conversion de masse	54
1.9	Liste de modèles proie-prédateur historiques en temps continu	57
2.1	Mean ($\pm$ SE) body length and width and anterior wing length of female and male adults of <i>Cibdela janthina</i>	72
2.2	Larval head capsule widths of <i>Cibdela janthina</i>	73
2.3	Length and width of <i>Cibdela janthina</i> cocoons according to pupa sex	73
2.4	Field host range of <i>Cibdela janthina</i> larvae in La Réunion.	75

Liste des tableaux

2.5	Female and male adults encountered resting on plants and nectar foraging activity during a three-hours monitoring at the edge of Forêt des Makes, an evergreen forest at 1220 m a.s.l.	77
2.6	Results from a generalized additive mixed model (GAMM) describing the relationship between the average percentage of females in oviposition activity and hour of day, temperature and irradiance	77
4.1	Caractéristiques des sites d'échantillonnage sur les deux transects altitudinaux.	107
4.2	Tableau d'analyse de déviance pour le modèle linéaire généralisé (GLM) ajusté aux données sur la biomasse des feuilles et des tiges sur les transect Est et Sud. Les effets significatifs ($P < 0,05$) sont indiqués en gras	110
5.1	Durée de développement en jours (Moyenne $\pm$ SE), consommation totale (g), consommation quotidienne (g/jour), maximum de consommation quotidienne estimée et % de consommation totale de feuilles de <i>Rubus alceifolius</i> des larves de <i>Cibdela janthina</i> selon leur sexe à une température de 25°C, 80 $\pm$ 10 % d'humidité relative et une photopériode de 12 :12 L :D	133
5.2	Valeurs des paramètres du modèle de consommation cumulée ajusté à la durée de développement.	133
5.3	Valeurs estimées ($\pm$ SE) des coefficients ajustés des réponses fonctionnelles déterminés par les modèles de Holling type II et ratio-dépendants utilisés pour décrire les taux de consommation relatifs des stades larvaires de <i>Cibdela janthina</i> sur des plants en pot de <i>Rubus alceifolius</i> . Les paramètres c , d et a représentent le taux de consommation (g/jour), la constante de demi-saturation (g) et la compétition pour l'accès à la ressource (g/larve).	134
6.1	Paramètres des fonctions utilisées dans le modèle stochastique. Moyennes $\pm$ écarts-types.	144
7.1	Valeurs moyennes (Moy.) et l'étendue (minimum et maximum) des paramètres pour les analyses de sensibilité globale réalisées avec les méthodes FME et FAST	165
7.2	Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle à paramètres constants 7.1 à 100 m d'altitude	180
7.3	Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle 7.3 à 800 m d'altitude	184
7.4	Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle à 1300 m d'altitude	189
7.5	Résumé des coefficients de corrélation obtenus avec les simulations de Monte-Carlo entre les valeurs des paramètres et les valeurs des deux variables B et L au bout de 1000, 5000 et 2000 jours à 100, 800 et 1300 m d'altitude, respectivement.	191

1 Introduction générale

Les invasions biologiques constituent l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité après la destruction et la fragmentation de l'habitat (Vitousek et al., 1996). Les plantes exotiques envahissantes altèrent fortement les communautés et les écosystèmes naturels (Lodge, 1993; Mack et al., 2000). Lorsqu'une espèce végétale exotique a envahi les milieux naturels ou agricoles, la lutte biologique classique par conservation est un moyen écologique pour lutter contre elle. Un programme de lutte biologique peut être mis en place pour introduire intentionnellement un agent exotique de lutte biologique spécifique de la plante envahissante ciblée (FAO, 1996; Eilenberg et al., 2001). Le but de cette démarche est le rétablissement d'un contrôle des populations de la plante jusqu'à un niveau acceptable d'un point de vue environnemental et économique sur le long terme.

Dans le sud-ouest de l'Océan Indien, l'île de La Réunion a connu de profondes transformations de ses écosystèmes originels depuis l'installation de l'Homme au XVII^e siècle, notamment du fait des modifications d'utilisation des terres et des invasions biologiques. Parmi les plantes exotiques envahissantes, la ronce *Rubus alceifolius* Poir (Rosaceae), introduite au milieu du XIX^e siècle, est considérée comme l'une des espèces les plus problématiques pour les écosystèmes originels de La Réunion (MacDonald et al., 1991).

Originnaire d'Asie du Sud-Est, *R. alceifolius* a été introduite accidentellement dans d'autres îles de l'Océan Indien (Madagascar, Mayotte, Maurice) et en Australie dans le Queensland. Elle s'est développée à La Réunion du niveau de la mer jusqu'à plus de 1700 m d'altitude dans une grande variété d'habitats (MacDonald et al., 1991; Baret et al., 2004). A la fois le manque d'ennemis naturels sur l'île et sa propagation dans les forêts primaires ont conduit les autorités à soutenir un projet de lutte biologique contre *R. alceifolius*.

Le programme de lutte biologique contre *R. alceifolius* a été lancé en 1997 avec pour principaux objectifs de déterminer l'origine géographique de cette espèce végétale, d'étudier ses mécanismes d'invasion à La Réunion, de trouver et sélectionner un agent de lutte biologique

spécifique et potentiellement efficace dans l'aire d'origine de la plante puis de le relâcher en milieu naturel à La Réunion. La tenthrède *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera : Symphyta : Argidae), originaire de Sumatra en Indonésie, a été sélectionnée comme agent potentiel de lutte biologique contre *R. alceifolius* après la validation de tests de spécificité d'hôtes. *C. janthina* a été relâchée sur la côte est de La Réunion en octobre 2007 ([van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009](#); [Le Bourgeois et al., 2013](#)). Il s'agit du premier insecte phytophage agent de lutte biologique relâché en Europe pour lutter contre une plante exotique envahissante et la première espèce de la famille des Argidae à être utilisée comme agent de lutte biologique dans le monde.

Cette thèse s'inscrit dans le troisième volet du programme de lutte biologique contre *R. alceifolius* à La Réunion, à savoir le suivi post-lâcher de l'impact de l'agent sur sa plante hôte.

Ce [chapitre 1](#) sera consacré à une synthèse bibliographique détaillée, sur les espèces exotiques envahissantes, sur les principes de la lutte biologique contre les espèces végétales envahissantes, sur les étapes du programme de lutte biologique contre *R. alceifolius* puis sur les aspects de modélisation dans le cadre d'une lutte biologique. Nous présenterons ensuite les objectifs de cette thèse.

1.1 Les espèces exotiques envahissantes

1.1.1 Les invasions biologiques

Définition

Depuis [Elton \(1958\)](#), de nombreux écologistes ont tenté de proposer une définition des invasions biologiques ([Richardson et al., 2000b](#); [Davis and Thompson, 2000](#); [Colautti and MacIsaac, 2004](#); [Richardson and Pyšek, 2006](#)). Ces définitions s'appuient sur deux grands critères : le critère géographique et le critère d'impact ([Valéry et al., 2008](#)). En ce qui concerne le critère géographique, certains auteurs ne considèrent une espèce comme envahissante que si elle a été transportée par l'Homme à travers des barrières géographiques qu'elle ne pouvait pas traverser naturellement, alors que d'autres auteurs considèrent envahissantes également les espèces indigènes d'un milieu, mais qui vont proliférer dans cet environnement suite à une perturbation du milieu ([Richardson et al., 2000a](#); [Catford et al., 2009](#)). Le critère d'impact amène certains auteurs à ne classer une espèce comme envahissante que si elle a un impact majeur sur l'environnement dans lequel elle se trouve ([McNeely et al., 2001](#)). [Valéry et al. \(2008\)](#) notent que le critère géographique n'est pas pertinent, puisque même une espèce indigène peut devenir envahissante, et que le critère d'impact reste subjectif, peu précis, et qu'il correspond aux conséquences de l'invasion plutôt qu'au processus lui-même. [Valéry et al. \(2008\)](#) proposent donc une définition plus mécanistique des invasions biologiques :

Une invasion biologique consiste en une espèce qui acquiert un avantage compétitif suite à la disparition d'obstacles naturels à sa prolifération, ce qui lui permet de s'étendre rapidement et

de conquérir de nouvelles aires dans les écosystèmes receveurs, dans lesquels elle devient une population dominante.

On distingue par ailleurs les invasions naturelles, liées à des changements climatiques ou géologiques et qui se sont déroulées avant que l'Homme n'ait un impact significatif sur son environnement, et les « invasions anthropogéniques », liées à l'action récente de l'Homme (di Castri, 1989). Les invasions naturelles correspondent à des modifications des biotopes suite à des changements climatiques tels que la fin de la dernière ère glaciaire, il y a environ 13 000 ans, qui a permis le remplacement de la calotte glaciaire par des forêts, ou suite à des changements géomorphologiques comme la formation d'isthmes qui permettent de nouveaux flux d'espèces entre des régions auparavant séparées. Les invasions anthropogéniques sont apparues dès le développement de l'agriculture et de la sédentarisation de l'Homme au Néolithique, il y a plus de 10 000 ans. Ces invasions anthropogéniques d'espèces végétales existent depuis l'Antiquité dans le Bassin Méditerranéen, avec la culture d'*Amaranthus blitoides* S.Wats (Amaranthaceae) ou l'introduction du genre *Acacia* (Guillerm et al., 1990).

Avec la période des Grandes Explorations à partir du XVI^e siècle qui a permis la découverte de nouveaux territoires et l'intensification des échanges commerciaux intercontinentaux et intertropicaux par voie maritime (di Castri, 1989), puis la période coloniale et enfin la mondialisation, les introductions d'espèces se sont accélérées (di Castri, 1989; Heywood, 1989).

Importance et impacts des espèces exotiques envahissantes

Les invasions biologiques par des espèces exotiques ont des impacts divers mais souvent importants sur les écosystèmes, la biodiversité, les activités humaines et l'économie (Mack et al., 2000).

Une espèce exotique envahissante peut être un végétal, un animal ou un micro-organisme (bactérie, champignon, virus).

L'introduction volontaire ou fortuite de pathogènes, de prédateurs, d'herbivores ainsi que d'espèces pouvant s'hybrider, peut engendrer le déclin de populations d'espèces indigènes (Mack et al., 2000; Vilà et al., 2011).

Les espèces exotiques envahissantes peuvent modifier le fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés à travers l'altération de la composition biotique ou de l'environnement abiotique des communautés, modifier profondément le paysage, voire avoir un impact sur le changement climatique (Mack et al., 2000; Strayer et al., 2006). Les espèces exotiques envahissantes peuvent aussi altérer les pressions de sélection dans les populations locales indigènes (Mooney and Cleland, 2001; Suarez and Tsutsui, 2008). Ces constats montrent que les invasions biologiques, qu'elles soient accidentelles ou délibérées, constituent à l'heure actuelle une des principales menaces pour la biodiversité après la destruction des habitats (Vitousek

et al., 1996, 1997b). En causant des perturbations, les espèces exotiques envahissantes constituent une réelle menace pour la conservation d'espèces indigènes, des communautés et des écosystèmes naturels (Lodge, 1993; Mack et al., 2000).

Par ailleurs, les perturbations causées par les espèces exotiques envahissantes dans les domaines de l'agriculture et de la foresterie, du tourisme, des services écosystémiques et de la santé humaine entraînent des pertes financières majeures auxquelles s'ajoute le coût de la lutte, bien souvent mécanique ou chimique, contre ces espèces (Mack et al., 2000). Aux États-Unis, ces pertes sont estimées à plus de 140 milliards de dollars par an (Pimentel et al., 2000, 2005).

En résumé, les espèces exotiques envahissantes peuvent affecter négativement les processus écologiques, la composition des écosystèmes et la santé humaine et animale par une altération du fonctionnement des écosystèmes naturels et anthropiques. Elles peuvent provoquer des régressions, hybridations ou disparitions d'espèces indigènes. Elles peuvent également provoquer des allergies (Laaidi et al., 2003) et permettre la transmission directes ou indirectes d'agents infectieux (virus, bactéries) aux hommes ainsi qu'aux animaux et aux plantes (Saponari et al., 2013).

Dans la suite de cette synthèse, nous nous focaliserons sur les espèces végétales exotiques envahissantes.

Pourquoi certaines espèces végétales sont-elles ou deviennent-elles envahissantes ?

De nombreuses hypothèses ont été formulées pour expliquer les raisons du succès d'une invasion biologique par une espèce végétale (Richardson and Pyšek, 2006), et la plupart des auteurs les attribuent, soit aux caractéristiques de l'espèce envahissante, soit aux caractéristiques des écosystèmes envahis (Davis et al., 2000; Colautti et al., 2004; Blumenthal, 2006), alors qu'il s'agit d'une interaction entre les deux. Les principales hypothèses et processus explicatifs en écologie des invasions ont été synthétisés par Catford et al. (2009).

Plusieurs traits caractéristiques ont été identifiés chez les plantes envahissantes, comme de bonnes capacités de reproduction et de dispersion, la possibilité de se multiplier de manière végétative, une large distribution géographique ou une forte abondance dans l'aire d'origine (Kolar and Lodge, 2001; Richardson and Pyšek, 2006; Hayes and Barry, 2008; Firn et al., 2011). Cependant, toutes les plantes envahissantes ne possèdent pas ces traits et les plantes possédant ces traits ne sont pas forcément envahissantes. La capacité des populations à répondre à une nouvelle pression de sélection est aussi un facteur relativement commun chez les espèces envahissantes (Lee and Gelembiuk, 2008).

Les caractéristiques écologiques des milieux et des communautés peuvent également les rendre plus susceptibles aux invasions biologiques. Des caractéristiques biotiques comme un milieu perturbé, une forte disponibilité des ressources ou un faible stress environnemental peuvent faciliter les invasions (Lake and Leishman, 2004). L'environnement biotique est

aussi un élément du niveau de résistance d'un système aux invasions (Mitchell et al., 2006). La présence d'herbivores de l'espèce introduite et une forte richesse végétale spécifique tendent à rendre une communauté plutôt résistante aux invasions (Richardson et al., 2000a; Richardson and Pyšek, 2006).

Un mécanisme communément admis de l'invasion chez les plantes exotiques est celui proposé par l'« Enemy Release Hypothesis » (Keane and Crawley, 2002). Cette hypothèse formule que les espèces de plantes introduites dans une région exotique font face à une diminution de leur régulation par les herbivores et d'autres ennemis naturels, provoquant ainsi un accroissement de leur distribution et de leur abondance. Cette hypothèse est basée sur trois postulats : (1) les ennemis naturels sont d'importants régulateurs des populations de plantes ; (2) les ennemis ont un plus grand impact sur les espèces indigènes que sur les espèces exotiques et (3) les plantes sont capables de transférer l'énergie normalement allouée à la défense vers la croissance de leur population.

Les populations de plantes introduites bénéficient alors d'une réduction des dégâts causés par leurs ennemis naturels par rapport aux populations de l'aire d'origine (Liu and Stiling, 2006). La lutte biologique classique s'appuie sur ce constat en permettant de rétablir la régulation de la plante envahissante par l'introduction de ses ennemis naturels provenant de son aire d'origine.

Les espèces végétales envahissantes font partie de nombreuses familles de plantes, bien que certaines de ses familles contribuent plus fréquemment aux invasions biologiques, comme les Asteraceae, les Poaceae et les Fabaceae (Heywood, 1989). Mis à part aux latitudes extrêmes, toutes les régions du globe sont touchées par ces invasions.

Le processus d'invasion biologique

L'invasion biologique procède en trois phases : l'arrivée, l'établissement, l'expansion (Kolar and Lodge, 2001). Une espèce végétale passe par plusieurs étapes correspondant à des processus écologiques et évolutifs. L'espèce végétale exotique doit d'abord franchir une barrière géographique via un transport (de manière volontaire ou accidentelle), survivre à ce transport vers une nouvelle aire, puis s'établir en formant des populations qui s'auto-entretiennent. L'espèce devient envahissante si elle s'étend géographiquement et devient une population dominante. Chacune de ces étapes entre dans le cadre de processus démographiques, écologiques, génétiques et géographiques, rendant les transitions entre étapes peu probables (Mack et al., 2000; Richardson and Pyšek, 2006). Williamson and Fitter (1996) illustrent ce processus par la règle des dix (« tens rule »). En effet, il a été observé que sur l'ensemble des espèces transportées, environ 10% sont introduites avec succès, parmi lesquelles environ 10% s'établissent et parmi lesquelles environ 10% deviennent envahissantes (Figure 1.1). Cependant, cette règle basée sur l'examen d'introductions végétales en Grande-Bretagne fait débat à l'heure actuelle (Jeschke, 2008; Rodriguez-Cabal et al., 2009). L'étendue du problème des invasions est probablement très sous-estimée. De plus, la longue période de latence entre l'introduction et

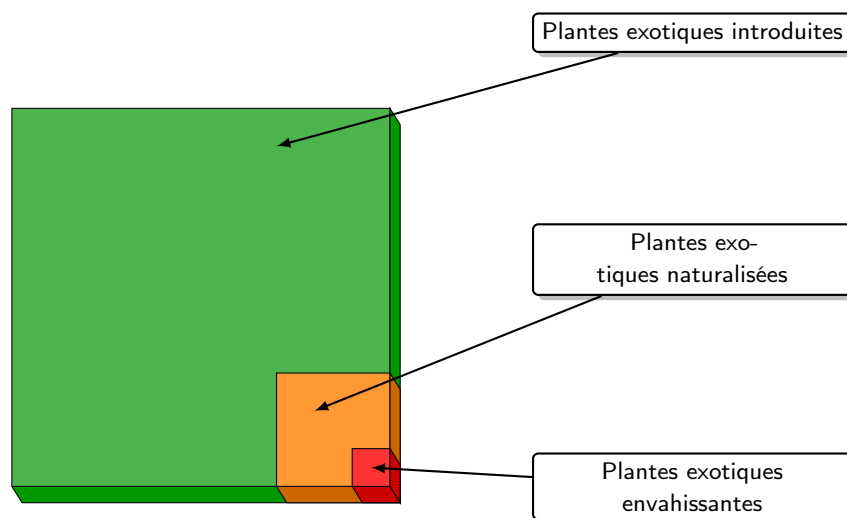


Figure 1.1 – La règle des dix. D’après [Williamson and Fitter \(1996\)](#)

l’invasion ([Essl et al., 2012](#)) complique la tâche de quantification de l’extension future et de l’impact à long terme des invasions biologiques ([Mack et al., 2000](#)).

1.1.2 Les espèces exotiques envahissantes à La Réunion

[Sala et al. \(2000\)](#) considèrent que les changements d’occupation des sols constituent la plus grande menace pour les écosystèmes tropicaux, devant les échanges biotiques. Cependant, les impacts des plantes exotiques envahissantes sont la principale menace pour les écosystèmes indigènes dans les îles océaniques, où les plantes exotiques naturalisées ont fait doubler la taille de leurs flores ([Sax et al., 2002](#)). Sur les îles tropicales, les espèces exotiques envahissent les forêts intactes, altèrent les trajectoires de succession, nuisent à la restauration de communautés de plantes menacées et contribuent à la dégradation des écosystèmes fragmentés. Ces impacts sont particulièrement préoccupants car les îles tropicales sont des réservoirs d’une immense biodiversité et sont caractérisées par de hauts niveaux d’endémisme et d’un grand nombre d’espèces menacées et en danger.

Une situation géographique, climatique et environnementale unique

La Réunion est une île tropicale de l’hémisphère sud (55°29' E et 21°53' S), située à 800 km à l’Est de Madagascar. Avec les îles de Maurice et de Rodrigues, elle est rattachée à l’archipel des Mascareignes. Cette île volcanique couvre une superficie de 2512 km² et culmine au Piton des Neiges à 3071 m. De par son insularité, son isolement géographique, son relief tourmenté et sa multitude de microclimats, La Réunion présente un fort degré d’endémicité végétale (Figure 1.2). À ce titre, au sein de la région de Malagasy, elle a été reconnue comme un « hotspot » mondial de biodiversité ([Myers et al., 2000](#)).

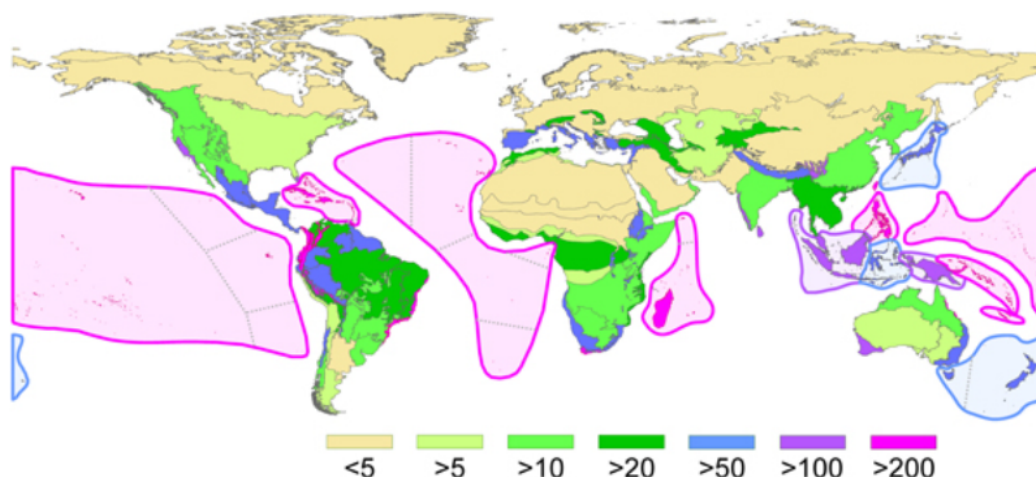


Figure 1.2 – Répartition mondiale de la richesse en plantes vasculaires endémiques (nombre d'espèces par surface de 10 000 km²). D'après Kier et al. (2009).

Sur l'île de La Réunion, deux principales régions climatiques peuvent être définies (Figure 1.3) :

- la côte « au vent », orientée nord-est face aux alizés qui reçoit 70% des précipitations (3 à 10 m/an),
- la côte « sous le vent », orientée sud-ouest qui reçoit moins de 2 m/an et de façon très irrégulière.

Par ailleurs, les deux côtés de l'île ne présentent pas les mêmes régimes thermiques et pluviométriques avec de très grandes variations annuelles en fonction des passages de cyclones (Figure 1.4). Le climat réunionnais est marqué par deux saisons :

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

Une île soumise aux invasions biologiques

Si 30% de la végétation indigène y est encore intacte (Strasberg et al., 2005), La Réunion n'en est pas moins menacée par l'arrivée d'espèces exotiques, devenues envahissantes (Tableau 1.1). Depuis leur découverte par les Européens au début du XVI^e siècle, les îles des Mascareignes ont connu une rapide transformation et dégradation des écosystèmes indigènes (Figure 1.5) et une extinction d'espèces endémiques (Cheke, 1987) qui caractérisent la plupart des îles océaniques tropicales (Vitousek et al., 1997a). La colonisation et l'occupation de l'île par l'Homme, à partir de 1665, ont conduit en plus de trois siècles à l'extinction de près de 2/3 de ses vertébrés terrestres indigènes (Cheke, 1987; Probst, 1997; Mourer-Chauviré et al., 1999).

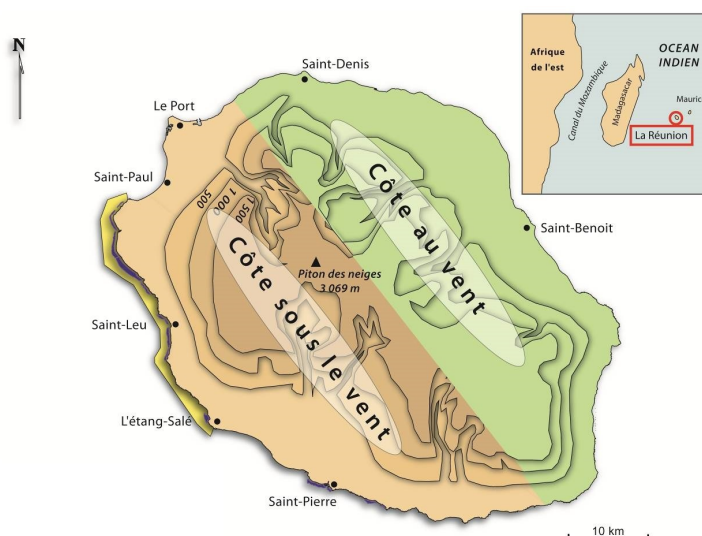


Figure 1.3 – Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien et zonage des deux principales régions climatiques de l'île. Source : A. Lemahieu, 2012.

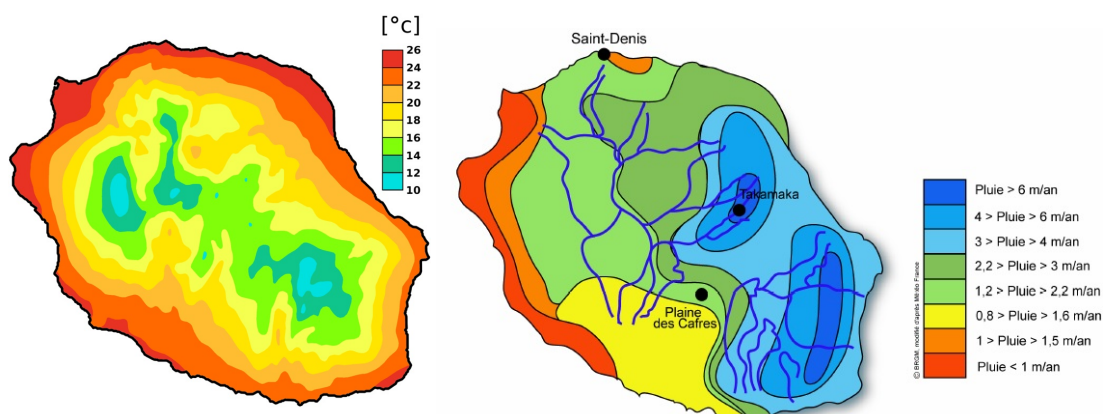


Figure 1.4 – Carte des températures annuelles moyennes et zonage de la pluviométrie sur l'île de La Réunion. Sources : Météo France et BRGM – 2005

et 5,4% de ses espèces végétales indigènes (cryptogènes incluses). Cependant, si seulement deux espèces végétales endémiques de La Réunion sont considérées comme éteintes dans le monde, 275 espèces végétales endémiques (30,4%) sont menacées et placées sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Cependant, d'après [Sax et al. \(2002\)](#), les invasions sur les îles océaniques restent plus problématiques pour les oiseaux que pour les plantes qui connaissent peu d'extinctions.

1.1. Les espèces exotiques envahissantes

Tableau 1.1 – Bilan des espèces indigènes, introduites et envahissantes de la flore vasculaire et des vertébrés terrestres et d'eau douce de La Réunion

Ordre	Indigènes	Introduites	Envahissantes
<i>Flore vasculaire</i>	835 (a)	> 2000 (b)	100
<i>Mammifères terrestres</i>	2 (c)	15 (d)	9
<i>Oiseaux</i>	18 (c)	23 (d)	4
<i>Poissons d'eau douce</i>	21 (c)	11 (e)	4
<i>Reptiles terrestres</i>	3 (c)	14 (d)	3
<i>Amphibiens</i>	0	2 (d)	?

D'après [Soubeyran \(2008\)](#), avec comme sources initiales : (a) [Conservatoire Botanique National de Mascarin \(2010\)](#) ; (b) [Lavergne et al. \(1999\)](#) ; (c) [Gargominy \(2003\)](#) ; (d) [Probst \(1997\)](#) ; (e) [Keith \(2002\)](#)



Figure 1.5 – La culture du café à l'île Bourbon. Aquarelle de Jean-Joseph Patu de Rosemont, début du XIX^e siècle, Musée National des Arts d'Afrique et d'Océanie, Paris. Les montagnes environnant la plantation de café sont entièrement défrichées, seuls quelques grands arbres subsistent sur la crête. Un déboisement important est en cours sur les flancs de la montagne en arrière plan.

Des espèces végétales très envahissantes

À La Réunion, la prise de conscience de l'impact des espèces envahissantes ne date pas d'aujourd'hui. À la fin du XIX^e siècle, [de Cordemoy \(1895\)](#) s'inquiétait déjà de la prolifération du Raisin marron, *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae). La mobilisation des scientifiques ([Cadet, 1977](#); [Lavergne, 1978](#)), puis des décideurs et gestionnaires, a fait émerger, au début des années 1980, une volonté politique forte de s'attaquer à ce fléau.

Sous l'impulsion, et avec le soutien de la Région, du Département, de l'Office National des Forêts (ONF), des services de l'état (la DEAL – ex-DIREN – et la DAAF), des missions d'expertise, des programmes de recherche, des chantiers de lutte et des actions de communication ont été

lancés. La première expertise globale sur les plantes envahissantes à La Réunion a été réalisée en 1989. Une première stratégie de lutte a alors été proposée (MacDonald, 1989; MacDonald et al., 1991). Parmi les 62 espèces végétales considérées comme hautement envahissantes, les cinq espèces exotiques les plus envahissantes à La Réunion étaient : le goyavier *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae), la vigne marronne *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae), le galabert *Lantana camara* L. (Verbenaceae), le troène *Ligustrum robustum* (Roxb.) Blume (Oleaceae) et le longose *Hedychium gardnerianum* Shepard ex Ker Gawl. (Zingiberaceae) (MacDonald et al., 1991).

1.1.3 *Rubus alceifolius* : une espèce exotique envahissante majeure

Le genre *Rubus* dans le monde

Le genre *Rubus* appartient à la famille des Rosaceae et comprend entre 900 et 1000 espèces recensées (Thompson, 1997). La classification de ce genre n'est pas aisée et la délimitation entre espèces reste floue du fait d'hybridations, d'apomixie et de polyploïdie (Kollmann et al., 2000; Nybom, 1988; Clark et al., 2007; Soltis and Soltis, 2009). Parmi ces espèces, nombreuses sont celles à avoir été introduites dans de nouvelles régions. Si la plupart se sont naturalisées sans réel impact négatif sur les écosystèmes, d'autres sont devenues très envahissantes, parmi lesquelles huit sont capables de coloniser des milieux naturels, incluant *R. alceifolius* (Daehler, 1998).

Les espèces appartenant au genre *Rubus* possèdent des prédispositions à devenir des espèces très envahissantes dans les milieux perturbés, du fait d'un fort taux de multiplication asexuée végétative ou apomictique (Nybom, 1988; Thompson, 1997), d'une bonne résistance aux coupes, arrachages et herbicides (Amor, 1974), et d'un fort potentiel de dissémination des graines par les oiseaux (ornithochorie) (Thompson, 1997; Kollmann et al., 2000).

Distribution et impact de *Rubus alceifolius*

Rubus alceifolius Poir. (Rosaceae) appartient au sous-genre *Malachobatus*, qui comprend environ 80 espèces asiatiques tropicales et subtropicales. Cette ronce, appelée « vigne marronne » ou « raisin marron » à La Réunion, est originaire d'Asie du Sud-Est. Elle est présente en milieu naturel en Thaïlande, au Laos, au Vietnam, au Cambodge, au sud-est de la Chine, à Taïwan, en Indonésie et en Malaisie. Elle croît dans des conditions subtropicales et tropicales. Selon Van Thuan (1968), il existe plusieurs écotypes distincts : une forme avec de larges feuilles (originaire de Java), une forme avec de petites feuilles (nord du Vietnam) et une forme avec des feuilles poilues (Thaïlande, Laos).

Dans son aire d'origine, elle croît principalement dans les ouvertures forestières, le long des chemins et des rivières et dans les habitats perturbés entre 300 et 1400 m d'altitude. Dans les forêts denses, elle croît généralement après un incendie.

L'espèce a été introduite à La Réunion vers 1845 (de Cordemoy, 1892). Il semble qu'elle était déjà envahissante à la fin du XIX^e siècle. Dans la région de l'Océan Indien, elle a probablement été introduite d'abord à Madagascar depuis Java ou la Thaïlande (Amsellem et al., 2000). La période d'introduction de cette espèce à Madagascar est incertaine. Owadally (1960) suggère qu'elle peut y avoir été introduite il y a quelques siècles au gré d'échanges botaniques avec l'Asie du Sud-Est. Depuis Madagascar, elle a été introduite à La Réunion, à Maurice et à Mayotte (Kalkmann, 1993). La population sur ces îles est clonale, c'est-à-dire constituée d'un seul génotype (Amsellem et al., 2000). Depuis l'une de ces îles, l'espèce s'est propagée à la région du Queensland en Australie (Figure 1.6).

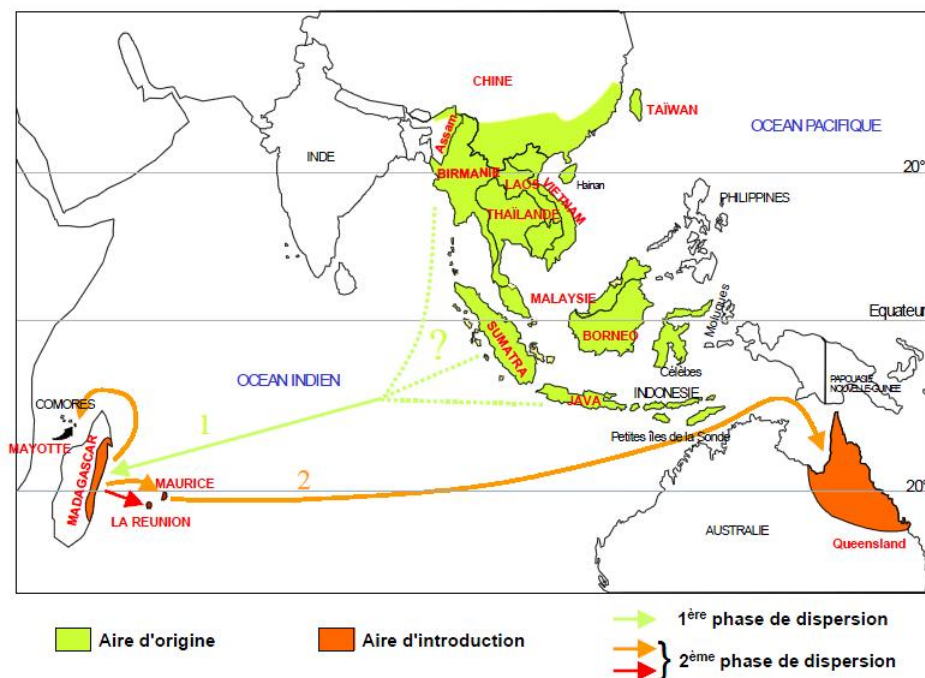


Figure 1.6 – Répartition mondiale de *Rubus alceifolius* (d'après Kalkmann (1993)) et étapes possibles de sa propagation (Amsellem, 2000)

Rubus alceifolius est l'une des espèces envahissantes la plus abondante à La Réunion. Tandis que dans son aire d'origine ses populations sont clairsemées, à La Réunion, elle colonise tous les milieux ouverts où règne une humidité suffisante : les forêts humides de l'est (Quere, 1990; Sigala and Lavergne, 1996), les terres en déprise agricole, les ouvertures forestières, les bords des ravines, les éboulis au pied des remparts (Lavergne, 1978; Cadet, 1977; MacDonald et al., 1991) et les coulées volcaniques de la côte est (Strasberg, 1995). Dans la partie ouest de l'île, plus sèche, elle est présente au-dessus de 500 m d'altitude dans les ravines et monte jusqu'à 1800 m d'altitude (Figure 1.7). Dans la partie est, elle croît du niveau de la mer jusqu'à 1600 m d'altitude.

Rubus alceifolius n'est pas une espèce d'intérêt agricole à La Réunion, contrairement au



Figure 1.7 – Forêt primaire à Tamarin des Hauts (*Acacia heterophylla* Willd., espèce endémique de l'île de La Réunion) envahie par la vigne marronne *Rubus alceifolius* Poir. près du gîte de La Roche Écrite vers 1800 m d'altitude. Source : A. Mathieu.

goyavier *P. cattleianum*. Ses fruits orangés ressemblent à des framboises et sont comestibles. À Sumatra, les jeunes feuilles sont consommées. La plante est riche en tannins. Elle est utilisée comme plante médicinale contre la fièvre et les inflammations (Lavergne, 1978). En Malaisie, un thé à base de ses racines est utilisé pour traiter la dysenterie (Kalkmann, 1993).

L'Office National des Forêts a débuté une lutte mécanique contre *R. alceifolius* au début des années 80 sur plus de 240 ha. Ce contrôle s'est opéré sur 27 sites à des altitudes variant de 50 à 1600 m d'altitude (Hivert, 2003). Cependant, le contrôle mécanique nécessite un ramassage systématique du matériel végétal pour éviter la multiplication végétative involontaire (bouturage) et mobilise entre 120 et 150 personnes par jour et par hectare (Hivert, 2003), rendant ce type de lutte très coûteux.

Biologie de *Rubus alceifolius*

Rubus alceifolius est un arbuste sarmenteux lianescent (Baret et al., 2003b), dont les tiges sont arquées ou grimpantes ; devenant lianescentes, elles peuvent mesurer jusqu'à 15 m de long (Van Thuan, 1970; Kalkmann, 1993; Friedmann, 1997; Baret, 1999). Il s'agit d'une plante pluriannuelle vivace, capable de se multiplier végétativement par marcottage (Kleinschmidt and Johnson, 1977; Cadet, 1977), rejets de souche (Baret, 1999), bouturages de tiges (Soulères, 1991; Le Bourgeois, 1998) et de feuilles notamment après le passage d'un cyclone (*obs. pers.*).

Baret et al. (2004) décrivent un fort pouvoir de production de fleurs, de fruits et de graines en zone de basse altitude (30 - 80 fruits / m²). Un aspect clé du développement de cette espèce est sa stratégie de croissance qui change avec l'altitude. Au-dessous de 1100 m d'altitude, *R. alceifolius* se propage par reproduction sexuée (générant une banque de graines abondante) et par multiplication végétative, tandis qu'au-dessus de 1100 m elle se propage uniquement par des moyens végétatifs (Baret, 2002).

La croissance de la plante se déroule suivant cinq stades de développement (Figure 1.8). Ces stades peuvent être distingués par des modifications de différents marqueurs morphologiques comme la longueur et le diamètre des entre-nœuds, le diamètre de la moelle et la disposition des feuilles. Après la germination, un petit axe feuillé vertical se développe. Ce premier axe est remplacé par un second axe plus grand et plus épais issu d'un bourgeon latéral, à la base du premier axe (ramification basitone). Plusieurs axes successifs à croissance verticale se forment de la sorte, ce qui se traduit par un accroissement de la souche. À un certain stade de développement (souche devenue épaisse avec un fort système racinaire), un nouvel axe basitone se développe. Après une phase de croissance verticale (zone autoportante), il atteint la canopée. À partir de ce moment, une arcure se produit, la croissance devient horizontale (non portante) avec développement de rameaux florifères mésotones (zone de transition). Arrivé à maturité, l'axe présente une géotropie positive et produit un axe descendant très effilé, aux entre-nœuds allongés (zone flagelliforme). Cet axe rejoint le sol, s'épaissit, présentant des entre-nœuds compactés et s'enracine au sol (zone de marcottage) pour se redresser et former une marcotte à axe auto-portant. Cette analyse indique que *R. alceifolius* présente un mode de développement de type hétéroblastique, à mi-parcours entre un buisson et une liane. De plus, Baret et al. (2003b) montrent que cette espèce présente d'abord une période d'assimilation des ressources par une forte foliarisation (les composantes foliaires sont supérieures aux composantes caulinaires). Elle passe ensuite rapidement à un stade autotrophique consacré à l'exploration en privilégiant l'axialisation.

Rubus alceifolius est tétraploïde dans son aire d'origine, ainsi qu'à La Réunion. Un seul individu triploïde a été décrit au Vietnam (Amsellem et al., 2001a). Ces auteurs ont également montré un changement de la reproduction sexuée vers l'apomixie entre les aires d'origine et d'introduction. Les populations présentes à Madagascar seraient le résultat d'une hybridation entre les *R. alceifolius* introduits et les populations indigènes de *R. roridus* (Lindl.), une espèce relativement proche. L'apomixie serait la conséquence de cette hybridation (Amsellem et al., 2001b).

La durée des périodes de floraison et de fructification de *R. alceifolius* diminue en altitude et le début de la floraison commence plus tard dans l'année en altitude (Baret et al., 2004). Les fleurs de *R. alceifolius* sont pollinisées par un nombre restreint d'espèces, parmi lesquelles l'abeille domestique *Apis mellifera* L. (Hymenoptera : Apidae) et la guêpe réunionnaise *Polistes hebraeus* Fabricius (Hymenoptera : Vespidae) (Thébaud, 1989).

Les graines sont disséminées par au moins trois espèces d'oiseaux qui consomment les

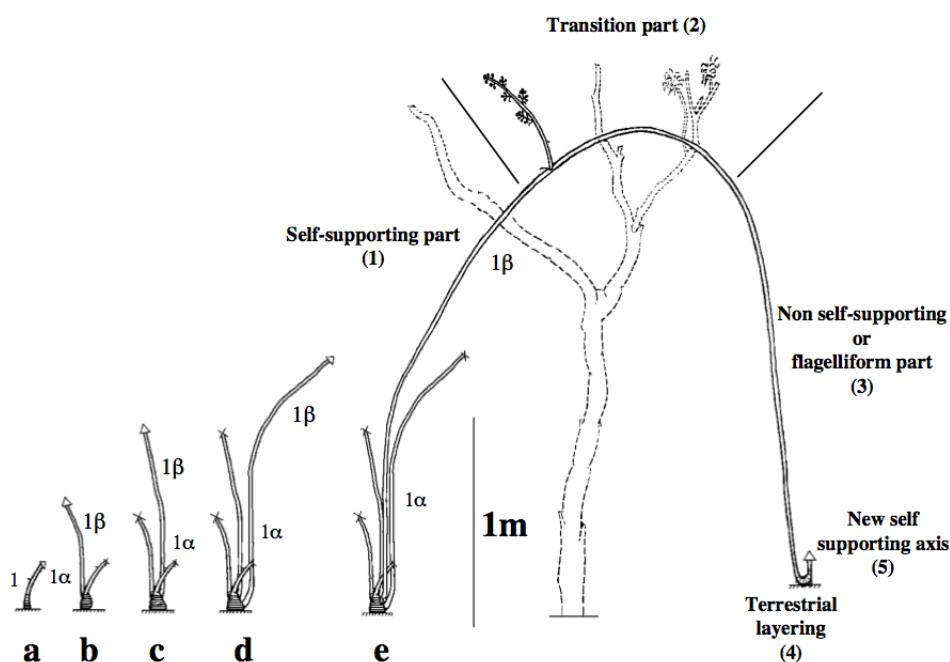


Figure 1.8 – Stades de développement de *Rubus alceifolius*. Les différentes parties (1 : α et β , 2, 3, 4, 5) sont spécifiées pour chaque stade de développement. D'après [Baret et al. \(2003b\)](#)

fruits et restituent les graines intactes dans leurs excréments ([Thébaud, 1989](#)), favorisant ainsi leur germination. Il s'agit de l'oiseau endémique *Zosterops olivaceus* L. (Passeriformes : Zosteropidae) et de deux espèces introduites dans l'île, le Martin triste *Acridotheres tristis* L. (Passeriformes : Sturnidae) et le Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus* L. (Passeriformes : Pycnonotidae) qui jouent un rôle essentiel dans la dissémination sur de grandes distances mais aussi à des altitudes où la fructification n'a pas lieu mais où les graines sont capables de germer ([Thébaud, 1989](#); [Mandon-Dalger, 2002](#)). Le ruissellement des eaux de pluie participe également à la dissémination des graines vers des altitudes plus basses (nautochorie) ([Baret, 2002](#)).

1.2 La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

Lorsque les moyens de lutte mécanique et chimique sont insuffisants pour contrôler une population devenue envahissante, la lutte biologique peut être envisagée. La lutte biologique contre les plantes envahissantes nécessite des études quant au choix de l'agent de lutte biologique spécifique de la plante envahissante dans le milieu naturel et la prise en compte des interactions au sein de l'écosystème ([van Klinken and Raghu, 2006](#)). Le but est que l'agent de lutte biologique, souvent un arthropode, contrôle les populations de la plante jusqu'à un niveau acceptable d'un point de vue environnemental et économique.

1.2.1 La lutte biologique contre les plantes exotiques envahissantes

Définition et principes

La lutte biologique entre dans le cadre de la lutte intégrée (Figure 1.9), qui est définie ainsi par Kogan (1998) :

La lutte intégrée est un système d'aide à la décision pour la sélection et l'utilisation de techniques de lutte contre les espèces nuisibles, seules ou coordonnées au sein d'une stratégie de gestion, basé sur des analyses coût/bénéfice qui prennent en compte l'intérêt de la lutte et l'impact sur les producteurs, la société et l'environnement.

La lutte biologique est ainsi utilisée avec d'autres stratégies de lutte. La lutte intégrée propose une stratégie dans laquelle plusieurs méthodes de lutte peuvent être choisies, parmi lesquelles la lutte biologique, afin de sélectionner la méthode la plus favorable en prenant les productions, l'écologie et la société en considération.

Dans un effort de synthèse sur la terminologie utilisée en lutte biologique, Eilenberg et al. (2001) reprennent des éléments donnés par De Bach (1974) mais de manière plus générale :

La lutte biologique est l'utilisation d'organismes vivants pour contrôler la densité de population ou l'impact d'un organisme nuisible spécifique, le rendant moins abondant ou moins préjudiciable qu'il ne l'aurait été sinon.

La relation entre la lutte biologique et d'autres méthodes de gestion des nuisibles est présentée dans la figure 1.9. La lutte biologique se décline elle-même en quatre stratégies :

- la lutte biologique classique
- la lutte biologique par inoculation
- la lutte biologique inondative
- la lutte biologique par conservation

La FAO (1996) donne une définition claire de la lutte biologique classique, proche de celle reprise par Eilenberg et al. (2001) :

La lutte biologique classique est l'introduction intentionnelle et l'établissement permanent d'un agent exotique de lutte biologique dans un objectif de lutte à long terme.

Historique et développement actuel

La lutte biologique classique remonte à l'Antiquité où les stocks de grains étaient préservés des rongeurs par des chats domestiqués. Au III^e siècle, les chinois sont les premiers à utiliser des ennemis naturels contre des insectes nuisibles en agriculture. Dans la province de Canton, des nids de la fourmi *Oecophylla smaragdina* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae) sont collectés puis vendus aux paysans pour lutter contre la punaise *Tessaratoma papillosa* (Drury)

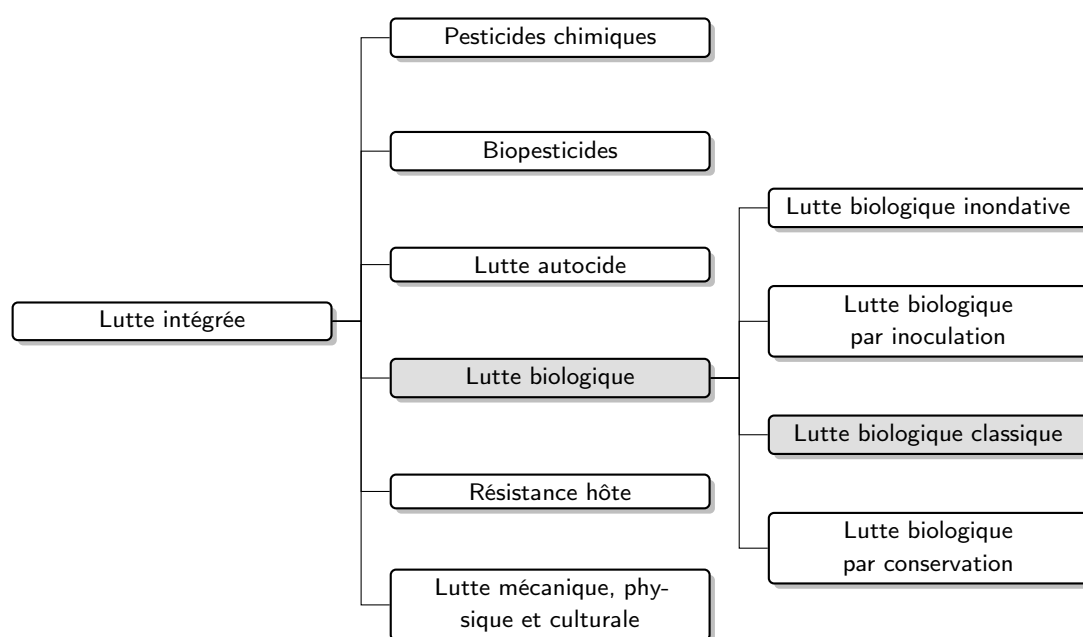


Figure 1.9 – Place de la lutte biologique classique parmi les différentes stratégies de gestion des organismes nuisibles. Ce diagramme replace la lutte biologique dans le contexte plus large de la lutte intégrée. D’après Nordlund (1996) et Eilenberg et al. (2001).

(Hemiptera : Tessaratomidae) dans les plantations d’agrumes.

Ce n’est que bien plus tard que le phénomène de parasitisme chez les insectes est décrit par plusieurs savants dont le néerlandais Antoni van Leeuwenhoek en 1702. Au cours du XVIII^e siècle, un nombre croissant de références sur les organismes entomophages et de champignons entomopathogènes apparaissent dans la littérature, principalement sous la forme de lettres, faisant état de la biologie des parasitoïdes. Le premier cas d’importation volontaire d’un pays à un autre pour lutter contre une espèce nuisible a eu lieu en 1762 où le Martin triste *Acridotheres tristis* L. (Passiformes : Sturnidae) a été introduit depuis l’Inde sur l’île Maurice pour lutter contre le criquet *Nomadacris septemfasciata* (Serville) (Orthoptera : Acrididae). Le XIX^e siècle voit naître un grand intérêt pour les parasitoïdes et les champignons entomopathogènes avec la reconnaissance de leur intérêt pour lutter contre des insectes nuisibles en agriculture.

En 1866, l’entomologiste Benjamin Walsh suggère que les insectes pourraient être employés pour lutter contre les plantes envahissantes. Il propose que des insectes consommant la linaria commune *Linaria vulgaris* Mill. (Scrophulariaceae) soient importés depuis l’Europe pour lutter contre cette plante envahissante aux États-Unis. Le premier cas de lutte biologique contre une plante envahissante s’est déroulé néanmoins en Asie où la cochenille *Dactylopius opuntiae* Cockerell (Hemiptera : Dactylopiidae) a été introduite depuis l’Inde au Sri Lanka (1865) puis en Australie (1912) pour lutter contre le cactus *Opuntia vulgaris* Mill. (Cactaceae) (Julien et al., 2012). En réalité, *Dactylopius* a été importée en Inde depuis l’Argentine en 1795

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

sur la croyance qu'il s'agissait de la cochenille *Dactylopius coccus* Costa qui fournit le colorant alimentaire rouge E120.

La lutte biologique prend réellement son essor à la fin du XIX^e siècle avec les travaux de l'entomologiste Charles Valentine Riley. En 1873, Riley arrangea un envoi par bateau d'un ennemi naturel en envoyant l'acarien prédateur *Tyroglyphus phylloxerae* Riley & Plancon (Acari : Acaridae) depuis l'Amérique du Nord en France pour lutter contre le phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) (Hemiptera : Phylloxeridae), un ravageur originaire d'Amérique du Nord accidentellement introduit en Europe au début du XIX^e siècle. Mais le cas le plus emblématique, comme étant le premier grand succès de la lutte biologique, est l'introduction volontaire et le succès de la coccinelle *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera : Coccinellidae) en Californie pour lutter contre la cochenille australienne envahissante *Icerya purchasi* Maskell (Hemiptera : Margarodidae) dans les vergers d'agrumes.

La lutte biologique contre les plantes envahissantes commence réellement à Hawaï en 1902 avec le contrôle du galabert *Lantana camara* L. (Verbenaceae) par huit espèces d'insectes phytophages originaires du Mexique. Les essais menés par Koebele et Perkins pour lutter contre le lantana ont concerné trente trois espèces parmi lesquelles seules huit se sont établies sur l'archipel d'Hawaï et ont contrôlé avec succès *L. camara* (Coulson et al., 2000).

Après plus d'un siècle de lutte biologique classique contre des plantes envahissantes, ce sont plus de 1 000 introductions de plus de 350 espèces phytophages qui ont été effectuées dans le monde (Julien and Griffiths, 1998). Les principaux pays ayant recours à des programmes de lutte biologique classique sont cinq pays anglo-saxons que sont les États-Unis (dont Hawaï), l'Australie, l'Afrique du Sud, le Canada et la Nouvelle-Zélande (Tableau 1.2). Les autres pays impliqués dans la lutte biologique classique sont la Malaisie (Ooi, 1992), la Thaïlande, l'Inde, l'Indonésie, le Vietnam, la Papouasie-Nouvelle-Guinée et la Chine. Des projets sont aussi en cours en Afrique (Ouganda, Zambie, Tanzanie, Kenya, Ghana, Côte d'Ivoire et Bénin) et en Amérique du Sud (Argentine et Chili) (Julien and Griffiths, 1998; Julien et al., 1996). De plus, on observe une nette accélération des introductions d'agents de lutte biologique contre les plantes envahissantes depuis les années 2000 (Tableau 1.3).

Tableau 1.2 – Nombre d'espèces d'auxiliaires phytophages introduits en 100 ans dans les cinq principaux pays utilisant la lutte biologique classique contre des plantes exotiques envahissantes. Plusieurs espèces d'auxiliaires ont été utilisées sur les mêmes plantes dans ces pays. D'après Julien and Griffiths (1998).

Pays	Espèces relâchées	Plantes envahissantes cibles
Etats-Unis	130	54
Australie	123	45
Afrique du Sud	61	28
Canada	53	18
Nouvelle-Zélande	24	15

Tableau 1.3 – Nombre d'espèces d'agents de lutte biologique classique relâchés contre des plantes envahissantes depuis l'inventaire réalisé par [Julien and Griffiths \(1998\)](#). D'après [Suckling and Sforza \(2014\)](#)

Pays	Insectes	Acariens	Pathogènes	Nématodes	Total
Afrique du Sud	32	1	3		36
Canada	11				11
Nouvelle-Zélande	18				18
Australie	42	3	6		51
Union Européenne	2				2
États-Unis/Hawaï	24	1	3	1	29
Total	129	5	12	1	147

Les étapes d'un programme de lutte biologique contre une plante exotique envahissante

Suite au constat que la lutte biologique classique est appropriée, les principales étapes d'un programme de lutte biologique contre une plante exotique envahissante (voir la figure 1.10 pour plus de détails) sont :

1. la recherche d'agents potentiels dans son aire d'origine ([Gassmann and Schroeder, 1995](#))
2. la sélection et l'évaluation des agents
3. l'élevage et le lâcher en milieu naturel
4. l'évaluation post-lâcher

Choix de la plante cible

Les décisions portant sur la sélection d'une plante envahissante pouvant faire l'objet d'un programme de lutte biologique sont basées sur les bénéfices de cette lutte et sur l'estimation de la probabilité de succès ([Peschken and McClay, 1995](#)). Plus la plante est envahissante et dommageable, plus grands sont les bénéfices potentiels de la lutte biologique. Le succès d'une lutte biologique dépend de trois éléments : les dégâts que chaque agent biologique peut causer à la plante, les traits biologiques de l'agent qui déterminent sa densité de population réalisée dans le nouvel environnement et ceux de la plante qui déterminent si les dégâts peuvent être suffisants pour réduire sa population et/ou sa propagation ([Cullen, 1995](#)).

Certaines plantes apparaissent particulièrement difficiles à contrôler par des insectes phytophages. Les traits associés à cette résistance incluent : (1) une longue période de croissance (si l'insecte est univoltine ou entre en dormance), (2) des réserves en glucides et protéines qui sont inaccessibles à l'herbivore (comme chez les espèces avec une partie souterraine rhizomateuse importante ou des branches robustes), (3) un fort pouvoir de recroissance suite à un épisode de défoliation qui n'est pas limitée par les méristèmes, (4) une capacité à refleurir et refructifier suite à une défloraison, (5) une faible qualité nutritionnelle (par exemple, une faible concentration en azote dans les tissus ou une forte teneur en tanins) et (6) une banque de graines importante et une dormance prolongée.

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

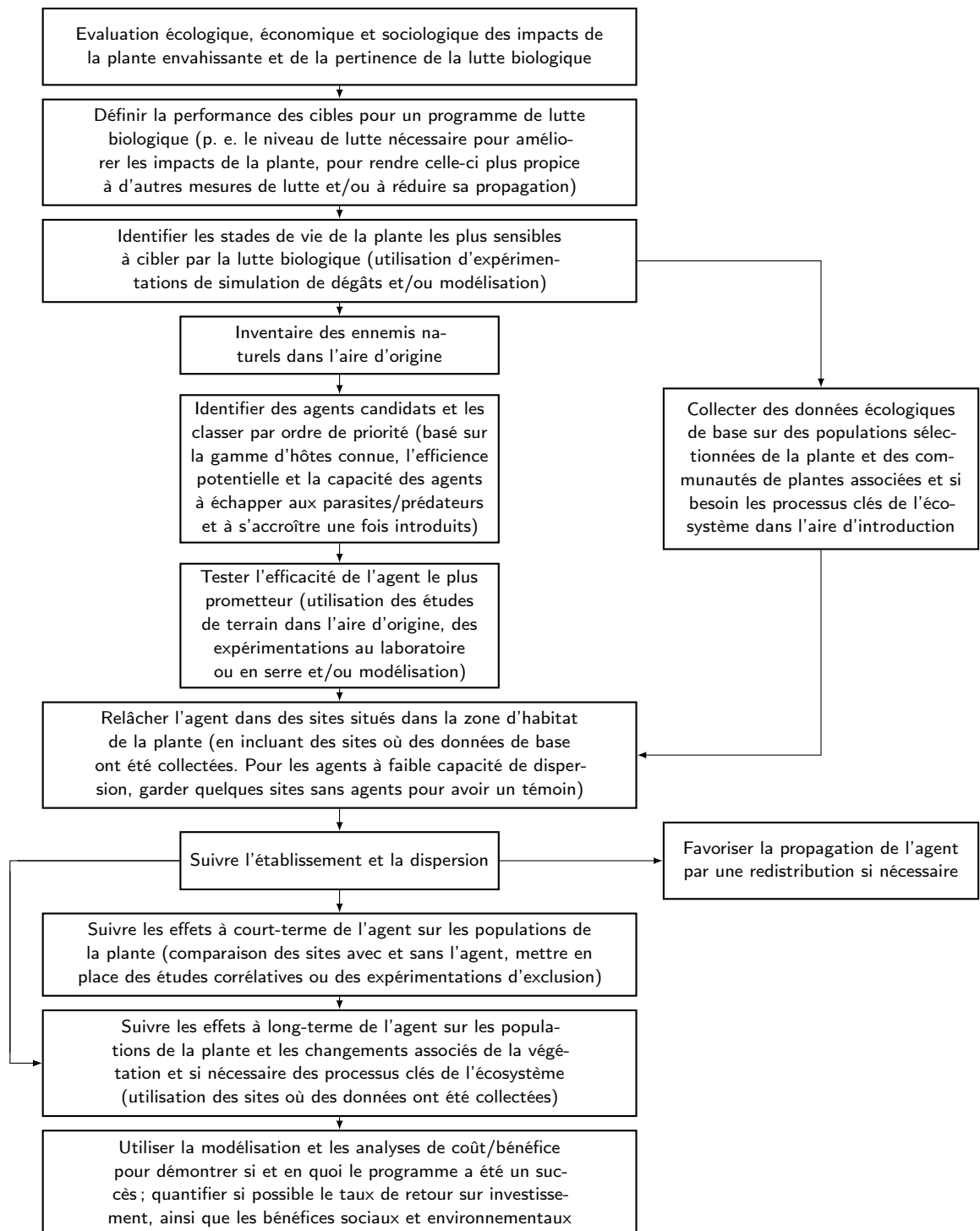


Figure 1.10 – Les étapes clés d'un programme de lutte biologique contre une peste végétale, avec les activités permettant l'évaluation de l'efficacité de l'agent. D'après [Morin et al. \(2009\)](#)

Crawley (1989b) estime que les plantes rhizomateuses, avec une forme de croissance pérenne, une forte capacité de régénération ainsi que celles qui sont pauvres nutritionnellement pour les insectes sont de mauvais candidats pour des programmes de lutte biologique.

Il est communément admis que le succès d'une lutte biologique contre une plante envahissante dans un pays accroît les chances de succès dans un autre (Peschken and McClay, 1995). Cependant, il y a des exemples de luttues réussies dans un pays et d'échecs de lutte contre la même espèce avec les mêmes agents dans d'autres pays, notamment du fait de différentes caractéristiques climato-écologiques (Crawley, 1989b; Jupp and Cullen, 1996; Kelly and McCallum, 1995; Woodburn et al., 1996).

Une plante envahissante ciblée peut avoir un intérêt lié à des groupes de personnes dans différentes situations (intérêt agricole, horticole, d'ornementation, etc.) et ainsi remettre en question l'intérêt de la lutte biologique contre elle (Gardner et al., 1995). De plus, lorsque la valeur économique de la plante est élevée, la lutte biologique n'est généralement pas envisagée. Par exemple, les espèces du genre *Pinus* utilisées en foresterie, bien que considérées comme des plantes envahissantes majeures dans certains pays (Richardson and Higgins, 1998), ne peuvent faire l'objet de programmes de lutte biologique là où elles sont cultivées.

Sélection de l'agent

La sélection de l'agent est l'étape critique (Figure 1.11). En moyenne, chaque agent testé et introduit requiert trois ans de recherches préalables (Harris, 1991; Schroeder and Goeden, 1986). Le coût moyen de sélection d'un agent de lutte biologique jusqu'à son lâcher était évalué à 460 000 dollars à la fin des années 2000 (McFadyen, 1998).

Plusieurs protocoles ont été proposés pour choisir le meilleur agent en se basant sur des analyses préalables de rapports ou sur des études sur l'impact de l'agent dans son aire d'origine (Blossey, 1995; Cullen, 1995). Cependant de telles analyses ont peu de valeurs prédictives du succès d'un agent (Schroeder and Goeden, 1986), notamment parce que celui-ci ne dépend pas seulement de la biologie de l'insecte mais aussi des interactions avec des facteurs environnementaux comme le climat, des parasites ou des prédateurs (Blossey, 1995; Gassmann and Schroeder, 1995). Parfois, l'agent n'est pas aussi efficace que prédit (Jupp and Cullen, 1996; Woodburn et al., 1996), tandis que dans certains cas les agents ont été plus performants que prévu (Hoffmann and Moran, 1999).

Des études expérimentales pour démontrer l'efficacité d'agents potentiels peuvent soit être menées au champ dans l'aire d'origine de la plante (Brun et al., 1995; Briese et al., 2003; Goolsby et al., 2004; Gerber et al., 2007a,b) ou sur des plantes cultivées en conditions contrôlées, souvent en conjugaison avec les essais de spécificité d'hôte (Balciunas and Smith, 2006; Goolsby et al., 2009).

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

Assez peu d'études ont quantifié les effets des agents sur la réduction des populations de la plante envahissante (Hoffmann and Moran, 1998; Sheppard et al., 2001; Buckley et al., 2003a,b; Dhileepan, 2003; Story et al., 2006), et encore moins ont tenté de mesurer quantitativement la réponse des communautés de plantes à la disparition de la plante envahissante (Huffaker and Kennett, 1959; McEvoy et al., 1991; Hunt-Joshi et al., 2004; Paynter, 2005; Barton et al., 2007).

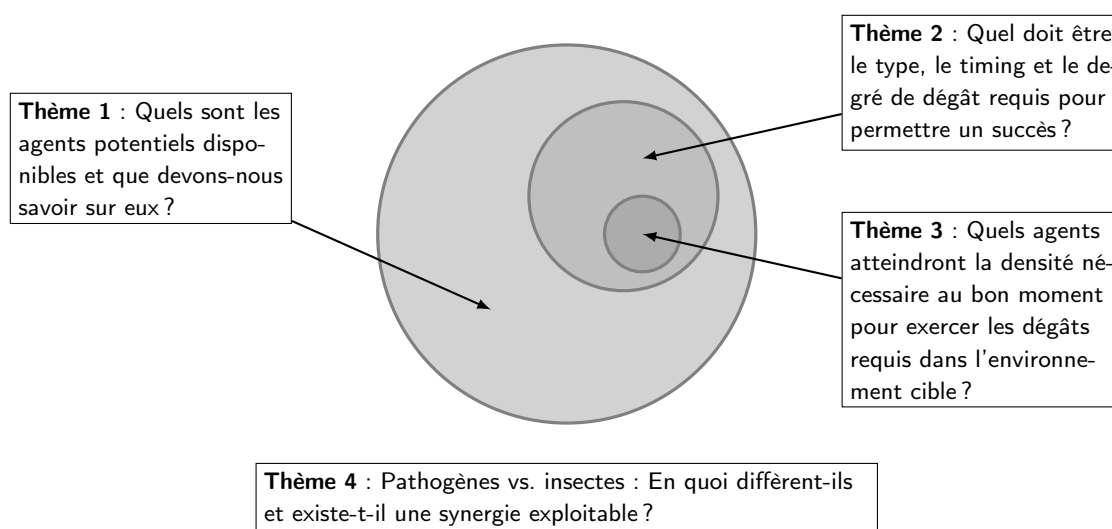


Figure 1.11 – Schéma de l'approche de la sélection d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante. D'après van Klinken and Raghu (2006)

Tests de spécificité

La nécessité de tester la gamme d'hôtes de tous les agents avant leur lâcher en milieu naturel a été reconnue dès la deuxième moitié du XX^e siècle. Cette approche est différente de celle adoptée dans la lutte biologique contre les arthropodes où les tests de gamme d'hôtes des parasites ou prédateurs n'ont commencé que dans les années 80 en Australie et ne sont pas obligatoires dans de nombreux pays, même aux États-Unis.

Les étapes initiales d'un programme de lutte biologique contre une plante envahissante comprennent la détermination de la gamme d'hôtes de l'agent avant toute considération. La prédiction fine de la gamme d'hôtes d'un agent potentiel est fondamentale lors du processus. Cela peut être conduit d'abord dans le pays d'origine en conditions naturelles (Briese et al., 2002) puis plus tard en conditions contrôlées de quarantaine (McFadyen, 1998). Initialement une liste de plantes à tester est établie, composée d'espèces qui sont taxonomiquement proche de la plante envahissante et d'espèces d'importance économique et écologique dans la zone où la plante envahissante pose problème (Wapshere, 1974). En règle générale, le choix des plantes à tester se base sur la méthode phylogénétique centrifuge (Wapshere, 1975, 1974). Cette méthode assume que les espèces proches phylogénétiquement de la plante cible sont plus à risque d'attaque par l'agent que les espèces plus éloignées. Des espèces rares

ou menacées doivent aussi être incluses dans les espèces à tester. Des études plus récentes indiquent cependant que la similarité chimique serait un meilleur prédicateur de l'utilisation d'hôtes que le sont les relations phylogénétiques ([Wahlberg, 2001](#)).

Tous les agents potentiels de lutte biologique contre une plante envahissante doivent passer par une série de tests de spécificité d'hôtes afin de s'assurer que leur lâcher ne résulte pas en un impact non ciblé inacceptable. La biologie de chaque agent potentiel étant différente, les méthodes expérimentales utilisées doivent être adaptées selon chaque espèce. Les tests sont focalisés sur les traits de vie de l'insecte et sur les organes de la plante ciblée.

L'évaluation de la gamme d'hôtes des agents potentiels de lutte biologique en conditions de choix et de non choix est une étape importante dans la pratique de la lutte biologique contre les plantes envahissantes. Les tests en situation de non choix sont conçus pour identifier les hôtes « acceptables » ce qui permet d'avoir un aperçu de la gamme d'hôtes fondamentale de l'agent, tandis que les tests en situation de choix peuvent être utilisés pour mieux prédire la gamme d'hôtes réalisée sur le terrain. La sureté d'un agent potentiel de lutte biologique doit être évaluée dans le contexte de sa gamme d'hôtes fondamentale et réalisée ([Briese, 2004](#)).

Selon la biologie de l'insecte, les adultes ou les larves sont mis en présence, en situation de choix ou de non choix, avec la plante à tester. Pour quantifier les risques potentiels pour des espèces de plantes non cibles, [Wan and Harris \(1997\)](#) ont développé un système de notation d'analyse de risque. Le risque est déterminé en mesurant la performance de l'insecte sur chaque espèce de plante testée à plusieurs stades du développement de l'insecte. Dans leur étude, le risque relatif est basé sur quatre mesures de la performance dont le produit indique le risque potentiel :

préférence des adultes : proportion d'adultes femelles qui accepte la plante testée pour l'oviposition

préférence de ponte : rapport entre le nombre d'œufs pondus sur la plante testée et celui sur la plante envahissante

développement larvaire : rapport inverse entre la durée du développement larvaire sur la plante testée et celle sur la plante envahissante

survie : rapport entre la survie de l'insecte sur la plante testée et celle sur la plante envahissante

[Haines et al. \(2013\)](#) soulignent que la variation intrinsèque de comportement des individus au sein d'une population d'agents de lutte biologique devrait être mieux considérée et appréhendée. En effet, des changements de comportement d'oviposition et de choix de la plante hôte post-lâcher peuvent survenir comme ce fut le cas pour le granivore *Bruchidius villosus* Fabricius (Coleoptera : Chrysomelidae) en Nouvelle-Zélande. Les tests originaux de spécificité n'avaient pas détecté sa capacité à pondre sur l'espèce congénère également exotique *Cytisus proliferus* L. f. (Fabaceae). Des tests ont montré que les souches de cet insecte relâchées en Nouvelle-Zélande (15 générations après le lâcher) pour contrôler le genêt *Cytisus scoparius* (L.) Link (Fabaceae) présentaient un changement de comportement d'oviposition par rapport

à la souche originaire de Grande-Bretagne et une préférence pour la plante non cible ([Haines et al., 2013](#)).

Élevage et modalités de lâchers

L'établissement des agents de lutte biologique au champ est une étape majeure dans tout programme de lutte biologique. Les acteurs du programme font face à un dilemme lors de la phase de lâcher : doivent-ils faire un nombre limité de lâchers massifs ou bien un grand nombre de petits lâchers ([Mommott et al., 1996](#)) ?

En se basant sur les expériences de lâchers antérieurs, certains auteurs ont soutenu que des lâchers d'individus en nombre insuffisant sont la cause principale d'échecs à l'établissement ([Hopper and Roush, 1993](#)). Par exemple, [Beirne \(1985\)](#) rapporte que 60% des lâchers de 800 d'individus ou plus conduisent à un établissement de la population mais que seulement 15% des lâchers plus limités y parviennent. [Shea and Possingham \(2000\)](#) ont développé une approche basée sur un programme de dynamique stochastique afin de trouver les stratégies de lâcher optimales (nombre et taille des lâchers), en prenant en compte les contraintes temporelles du programme de lutte biologique et le nombre d'agents disponibles en élevage.

Le succès de l'établissement d'agents de lutte biologique est entravé par des facteurs qui font encourir aux petites populations un risque d'extinction. Parmi ces facteurs, les principaux sont la stochasticité démographique, la variabilité environnementale, les effets Allee ainsi que la dépression de consanguinité ([Grevstad, 1999](#)).

La stochasticité démographique est la variabilité intrinsèque du taux de croissance de la population qui se manifeste par des variations du sex-ratio, de la longévité et du succès reproductif. La deuxième forme de stochasticité résulte des variations temporelles des conditions environnementales. Cette variabilité environnementale affecte la survie moyenne et/ou la fécondité et peut amener une population à son extinction ([Leigh Jr, 1981](#)). Un troisième facteur potentiel important est l'effet Allee qui est défini comme une réduction du taux de croissance de la population à de faibles densités ([Hopper and Roush, 1993](#)). Un effet Allee survient lorsque le bénéfice dû à une interaction sociale décline à de faibles densités ([Allee, 1931](#)). La cause principale conduisant à un effet Allee est la difficulté à trouver des partenaires sexuels dans l'environnement, bien qu'il y ait d'autres causes comme la dépendance à une stratégie de défense collective ou bien le besoin de s'agréger pour se nourrir efficacement.

Les succès et les échecs

L'évaluation à long terme d'agents de lutte biologique vise tout d'abord à vérifier si les agents sont aussi performants que prévu et à comprendre les facteurs qui influencent leur efficacité. Une surveillance continue et régulière des effets de l'agent relâché sur plusieurs années (dans certains cas jusqu'à plus de 30 ans) en comparant des données écologiques avant et après le

lâcher est nécessaire : (1) car l'agent peut être lent à établir une population stable et à causer des changements détectables des populations de la plante envahissante et de l'écosystème associé, (2) car les réponses à court terme des populations de la plante face à l'agent ne sont pas toujours en adéquation avec les tendances à long terme, (3) pour tenir compte de possibles facteurs extérieurs et, (4) pour rassembler des preuves que l'agent est bien le responsable des changements observés dans la population de la plante (Hoffmann and Moran, 1998; McFadyen, 1998; Blossey, 1999).

Les causes possibles d'inefficacité d'agents, pourtant établis et abondants, sont :

- l'utilisation d'insectes granivores contre une plante envahissante dont les populations ne sont pas limitées en graines ;
- une alimentation sur des tissus non essentiels comme le parenchyme ou la pulpe des fruits ;
- la capacité de la plante à tolérer ou compenser la défoliation ou d'autres types de dégâts ;
- des dégâts trop tardifs dans la phénologie de la plante (essentiellement en climat tempéré) pour affecter sa reproduction ou sa croissance ;
- une forte réponse de défense induite de la plante, la protégeant ainsi de futures attaques de l'agent.

Le tableau 1.4 référence les succès de lutte biologique dans le monde contre des plantes envahissantes qui sont présentes et envahissantes également à La Réunion.

1.2.2 Le programme de lutte biologique contre *Rubus alceifolius*

Le programme de lutte biologique contre *R. alceifolius* commence en 1997. Il se compose de quatre grandes étapes, parfois menées en même temps : (1) l'étude de la biologie de la plante ; (2) la recherche d'agents potentiels de lutte biologique en Asie du Sud Est ; (3) la sélection, l'élevage et le lâcher en milieu naturel de l'agent *C. janthina* et (4) des suivis de dispersion et d'impacts post-lâcher sur le terrain ainsi que des études plus approfondies sur la biologie de *C. janthina* et la construction de modèles de dynamique des populations (Figure 1.12).

Mieux connaître la plante cible

Entre 1997 et 2002, des travaux de recherche ont été menés à Montpellier et à La Réunion, dans le cadre de deux thèses de doctorat, afin de connaître le degré de diversité génétique et de déterminer l'origine géographique de la population de *R. alceifolius* de La Réunion, et de connaître l'écologie (Amsellem, 2000), l'architecture et les modes de reproduction de croissance de cette plante à La Réunion (Baret, 2002).

La recherche sur la diversité génétique a été réalisée en se basant sur la méthode du polymorphisme de longueur de fragments amplifiés (AFLP - Amplified Fragment Length Polymorphism) et sur des microsatellites sur les populations de l'aire d'origine de *R. alceifolius*

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

Tableau 1.4 – Exemples de succès dans le monde de lutttes biologiques par des insectes phytophages contre des plantes envahissantes présentes à La Réunion. PNG : Papouasie-Nouvelle-Guinée. L'échelle d'invasibilité a été proposée par le Conservatoire Botanique de Mascarin pour les taxons exotiques de La Réunion, elle est comprise entre 0 et 5 (5 correspondant à une espèce hautement envahissante) (Lavergne et al., *in prep*). D'après [McFadyen \(2000\)](#) et [Conservatoire Botanique National de Mascarin \(2010\)](#)

Plantes envahissantes	Agents introd. / contrib. au succès	Pays	Invasibilité à La Réunion
<i>Ageratina riparia</i> (Regel) R.M.King & H.Rob.	3/3	Hawaï	5
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	7/1	Îles Fidji, Hawaï, Palaos	5
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	7/2	Australie, Bénin, Inde, Indonésie, Nigeria, PNG, Afrique du Sud, Thaïlande, Ouganda, États-Unis, Zimbabwe	5
<i>Pistia stratiotes</i> L.	1/1	Australie, Botswana, Ghana, PNG, Afrique du Sud, États-Unis, Zambie, Zimbabwe	5
<i>Tribulus cistoides</i> L.	2/2	Hawaï, PNG, Antilles britanniques	3
<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.	6/1	Hawaï, Afrique du Sud	2
<i>Opuntia vulgaris</i> Mill.	4/2	Australie, Inde, Maurice, Afrique du Sud, Sri Lanka	2
<i>Salvinia molesta</i> D.Mitch.	1/1	Australie, Îles Fidji, Ghana, Inde, Kenya, Malaisie, Namibie, PNG, Afrique du Sud, Sri Lanka, Zambie, Zimbabwe	2
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	2/1	Australie	2
<i>Emex australis</i> Steinh.	4/1	Hawaï	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	11/2	Canada, Chili, Hawaï, Afrique du Sud, États-Unis	1
<i>Mimosa diplotricha</i> C. Wright	2/1	Australie, Îles Cook, Micronésie, PNG	1

(Vietnam, Laos, Thaïlande, Indonésie) et de ses aires d'introduction (La Réunion, Maurice, Madagascar, Mayotte et Australie).

La variabilité génétique des populations asiatiques de *R. alceifolius* est très élevée avec l'existence de flux de gènes entre plusieurs de ses sous-espèces. Au Vietnam, la reproduction est sexuée et allogame ([Amsellem et al., 2000](#)). Dans les aires d'introduction, la variabilité génétique est très faible et *R. alceifolius* semblerait être clonale à La Réunion, Mayotte, Maurice et en Australie (Queensland). Ainsi la nature monoclonale de l'espèce dans ses aires d'introduction (mis à part Madagascar) suggérerait qu'elle se reproduit uniquement selon un mode asexué (apomixie, reproduction végétative). A La Réunion, l'apomixie semble être la règle ([Amsellem et al., 2001a,c, 2002](#)). *R. alceifolius* semblerait donc avoir été introduite depuis l'Asie d'abord à Madagascar d'où elle aurait ensuite colonisé les îles Sud-Est de l'Océan Indien.

Bien qu'il n'ait pas été possible de déterminer l'origine asiatique du *R. alceifolius* de La Réunion afin de localiser une zone géographique où chercher des agents de lutte biologique,

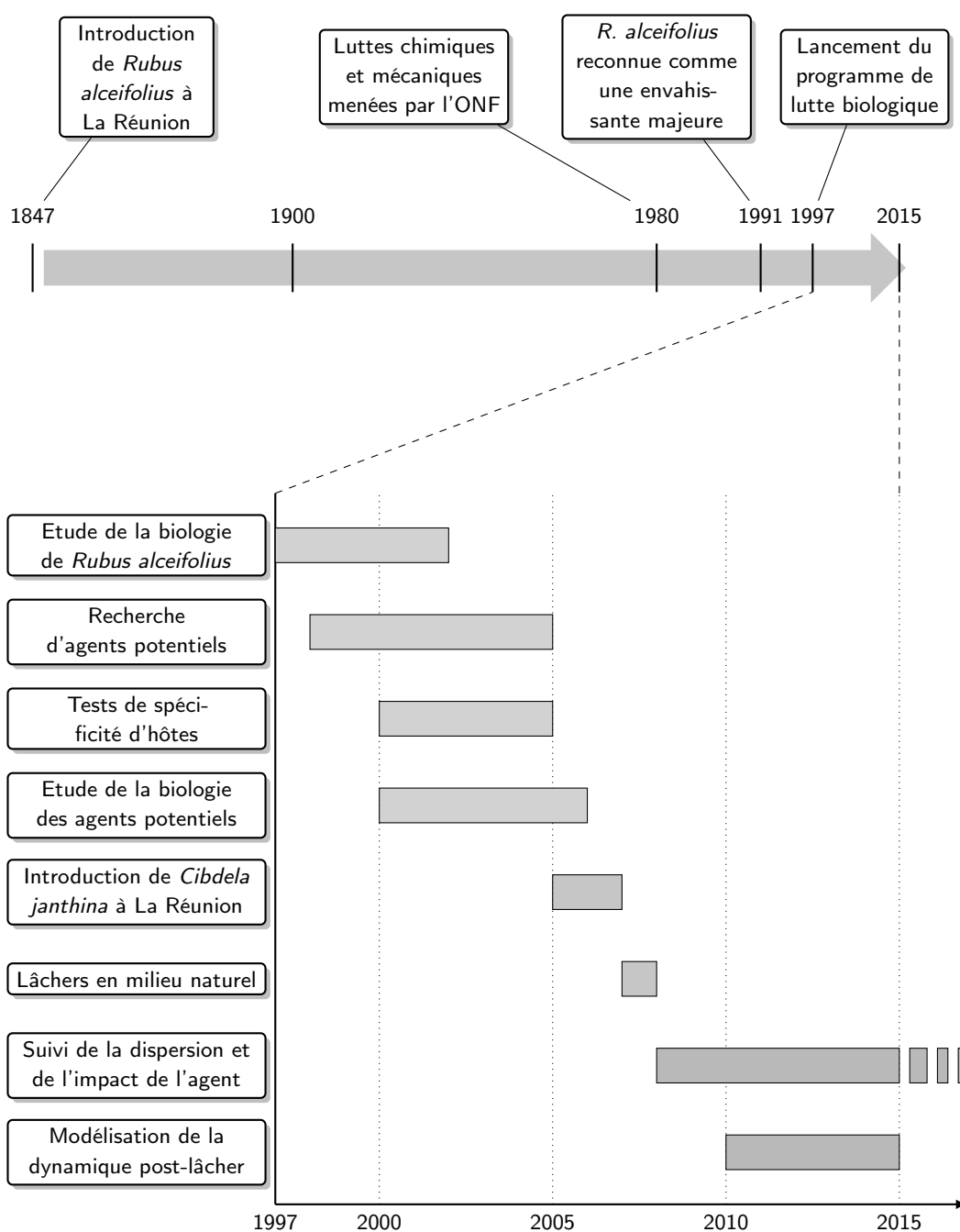


Figure 1.12 – Chronologie des grandes étapes de la lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

la nature clonale de la population réunionnaise implique qu'un agent de lutte biologique spécifique et efficace devrait être très efficace pour la contrôler à La Réunion.

Dans le même temps, les mécanismes d'invasions de *R. alceifolius* à La Réunion ont été étudiés. La croissance de la germination à la pleine maturité sexuelle se déroule en 5 stades de

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

développement et la plante est capable de se multiplier végétativement par marcottage naturel de l'apex des tiges (Baret et al., 2003b,a). La production de fleurs et de graines est abondante et décroît avec l'altitude, ainsi au-dessus de 1100 m, seule reste la multiplication végétative (Baret et al., 2004). L'établissement et le développement de *R. alceifolius* dans les forêts est très dépendante de la densité de la végétation présente et la germination n'est optimale que dans les habitats ouverts.

Recherche d'agents potentiels dans l'aire d'origine

Entre 1997 et 2006, plusieurs missions de collecte d'agents potentiels de lutte biologique contre *R. alceifolius* ont été réalisées dans l'aire d'origine (Vietnam, Laos, Thaïlande, Chine du Sud et Indonésie) ainsi qu'à La Réunion par des botanistes, des entomologistes et des pathologistes. Trente cinq espèces d'insectes et quatre espèces de microorganismes pathogènes ont ainsi été identifiés et collectés sur différentes espèces de *Rubus*. Les rares insectes trouvés sur le *R. alceifolius* à La Réunion n'étaient pas assez spécifiques et n'avaient qu'un impact minimal. Aucun pathogène n'a été trouvé sur la plante à La Réunion. Dans l'aire d'origine, plusieurs insectes et pathogènes ont montré des traits intéressants et leur biologie, leur efficacité et leur spécificité ont été testées à Montpellier et à Sumatra (Le Bourgeois et al., 2013).

Les quatre insectes prometteurs étaient les suivants :

***Phaedon fulvescens* Weise (Chrysomelidae).** Originaire du Sud de la Chine et du Vietnam, cette espèce avait été signalée comme agent potentiel de lutte biologique dès les années 1980 par Jolivet (1984). Cox (1996) a réalisé une étude morphologique très détaillée de l'insecte. L'espèce est univoltine et présente une forte diapause estivale. Les œufs sont pondus isolément à la face inférieure des feuilles et protégés par une couverture d'excréments. Les larves et les adultes, phyllophages, ont une faible consommation et sont capables de s'alimenter sur les feuilles de *Rubus apetalus* Poir. (Rosaceae) indigène de la Réunion, montrant même une préférence pour cette espèce dans les tests de spécificité avec choix (Jolivet, 1984). Les données obtenues sur la biologie et la spécificité de *P. fulvescens* n'ont pas permis de retenir cette chrysomèle pour la lutte biologique contre *R. alceifolius* à La Réunion.

***Cleorina modiglianii* Jacoby (Chrysomelidae).** Cette espèce se rencontre à Sumatra dans les sous-bois forestiers à une altitude comprise entre 700 et 1200 m. Les adultes sont phyllophages, se nourrissant du parenchyme internervaire des feuilles. Les œufs sont pondus par plaques à l'aisselle des stipules. A Sumatra, l'insecte a été rencontré principalement sur *R. alceifolius* et occasionnellement sur *Rubus moluccanus* L. Les tests préliminaires de spécificité réalisés à Montpellier ont montré que cet insecte pouvait s'alimenter sur *R. apetalus*. Son écologie correspondant au milieu dans lequel se développe *R. apetalus* a amené les scientifiques à le rejeter comme agent potentiel de lutte biologique contre *R. alceifolius* à la Réunion (Le Bourgeois et al., 2013).

***Alcidodes* sp. (Curculionidae).** Plusieurs espèces de Curculionidae ont été collectées sur *R. alceifolius* lors de prospections en Chine. Si l'identification définitive de l'espèce étudiée

à La Réunion n'a pu être obtenue, elle serait proche de trois espèces identifiées comme appartenant au genre *Alcidodes* par J. F. Voisin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les adultes de l'espèce étudiée scarifient les tissus des tiges et des pétioles pour se nourrir. Les tiges et les pétioles attaqués sèchent et se cassent. Les larves sont des foreuses de tiges. La durée du cycle complet semble être supérieure à 5 mois. Du fait d'un faible taux d'accroissement naturel (Gard, 2005), cet insecte n'a pas été retenu, bien que les dégâts observés sur *R. alceifolius* soient considérables. Aucun test de spécificité alimentaire n'a été initié pour ce charançon, pourtant très adapté aux conditions d'élevage de laboratoire et de quarantaine (Gard, 2005).

***Cibdela janthina* Klug (Argidae)** Originaire du sud-est asiatique, cette espèce apparaît comme le ravageur principal de *R. alceifolius* dans ces régions. L'insecte est plurivoltine avec 6 à 7 générations par an sans diapause à Sumatra. Les larves sont grégaires et consomment les feuilles à la marge du limbe. L'ensemble du parenchyme est consommé, ne laissant subsister que les nervures principales et le pétiole. La nymphose a lieu dans un cocon dissimulé dans la litière du sol (van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009). Les tests de spécificité réalisés sur des larves (L2 et L3) ont montré que *C. janthina* ne se développe que sur des espèces du genre *Rubus*. Les larves peuvent s'alimenter sur *R. apetalus* mais ne terminent pas leur développement (Ceniceros Fuste, 2004; Gard, 2005).

Parmi les pathogènes, seules deux rouilles ont été étudiées :

***Gerwasia rubi* Racib. (Phragmidiaceae)** Cette rouille a été rencontrée sur différentes espèces de *Rubus* dans plusieurs pays d'Asie du sud-est. Les tests de spécificité vis-à-vis du *R. alceifolius* réunionnais ont montré qu'il y avait bien pénétration du pathogène, développement de mycélium dans les tissus et formation de tâches nécrotiques, mais aucune sporulation n'a pu être obtenue. Aussi *G. rubi* n'a donc pu être proposée comme agent de lutte biologique (Le Bourgeois et al., 2013).

***Hamasporea acutissima* P.Syd. & Syd. (Phragmidiaceae)** Cette rouille a été rencontrée sur *R. alceifolius* et *R. moluccanus* dans différents pays d'Asie du sud-est. Des essais de spécificité réalisés sur 25 souches d'origine différente montrent que certaines d'entre elles peuvent contaminer *R. alceifolius*. Sur *R. alceifolius* de La Réunion, des germinations de spores et des contaminations avec développement mycélien dans les tissus foliaires ont été observées. Cependant aucune sporulation n'a eu lieu comme dans le cas de *G. rubi*. Des essais de contamination *in situ* ont été réalisés à Sumatra en plaçant des pieds de *R. alceifolius* de la Réunion dans des massifs de *R. alceifolius* de Sumatra totalement contaminés par la rouille. Ils n'ont montré que des décolorations tissulaires ponctuelles, mais aucune sporulation. Aucun développement de la rouille n'a été obtenu sur *R. apetalus* indigène de la Réunion. Ce pathogène n'a pu être proposé comme agent de lutte biologique à La Réunion (Le Bourgeois et al., 2013).

Sélection de l'agent *Cibdela janthina* et lâcher en milieu naturel

De part sa spécificité alimentaire restreinte, les dégâts occasionnés à la plante, le caractère multivoltine, l'absence de diapause et le nombre important de générations annuelles, la tenthrède *Cibdela janthina* a été sélectionnée comme étant le candidat le plus prometteur. En mai 2005, les résultats finaux des études préliminaires à l'introduction de *C. janthina* à La Réunion sont présentés au comité de pilotage du programme dont le Conseil Régional de La Réunion est le maître d'œuvre. Celui-ci renvoie la décision d'introduction sur le Conseil Général de La Réunion et sur l'État. En avril 2006, l'État demande au Cirad un dossier technique de demande d'introduction et de lâcher de *C. janthina*. En mai, une expertise scientifique sur le dossier technique mené par le CABI (Centre for Agricultural Bioscience International) est demandée par le Conseil Régional. Des études complémentaires sont proposées sans remettre en question le lâcher. En juin, le CSRPN de La Réunion (Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel) émet un avis favorable quant à l'introduction de l'agent en milieu naturel à La Réunion avec une période d'expérimentation préalable sous tunnel. En septembre, le Cirad demande une autorisation pour le lâcher. Puis en novembre, une convention entre la DEAL de La Réunion et le Cirad est signée pour permettre l'introduction. En décembre, sur la base de l'avis favorable, la Préfecture donne l'autorisation au Cirad de procéder à l'introduction de l'agent sur l'île de La Réunion et à son lâcher en milieu naturel.

En mars 2007, des cocons provenant de l'élevage de Sumatra sont réceptionnés et les adultes émergents sont relâchés dans un tunnel d'acclimatation dans l'Est de l'île sur la commune de Saint-Philippe dans le Grand Brûlé. Malheureusement, ce tunnel est détruit par une coulée de lave en avril et un autre tunnel est implanté à Bois-Blanc (21°11'34" Sud et 55°48'44" Est) sur la commune de Sainte-Rose en juin 2007. 12 mâles et 46 femelles adultes sont lâchés le 19 août 2007, puis 53 mâles et 136 femelles sont également lâchés le 4 octobre 2007 dans ce tunnel à Bois-Blanc. Le même jour, 223 mâles et 580 femelles sont lâchés sur le site naturel de la Rivière de l'Est (21°7'31" Sud et 55°44'60" Est). Le tunnel de Bois-Blanc est ouvert en janvier 2008.

Suivi post-lâcher de la dynamique de la lutte biologique

Depuis le lâcher en milieu naturel et jusqu'à aujourd'hui, des suivis bimensuels puis semestriels sont menés sur toute La Réunion. Ces suivis portent sur le degré de défoliation des massifs (voir [Mathieu et al. \(2014\)](#) pour les détails du protocole) et sur l'abondance des adultes de l'insecte.

1.2.3 Place des Tenthredinoidea en lutte biologique

Les Argidae, des ravageurs potentiellement importants en agriculture et en foresterie

La plupart des larves d'Argidae sont folivores et certaines espèces sont considérées comme des défoliateurs importants économiquement en agriculture (Tableau 1.5).

Chapitre 1. Introduction générale

Tableau 1.5 – Liste des espèces d'Argidae considérées comme des ravageurs en agriculture et horticulture, par famille de plantes attaquées

Insecte	Plante	Région	Références
Rosaceae			
<i>Arge captiva</i> Smith	<i>Rosa</i> spp.	Europe	Yang et al. (2007)
<i>Arge fumipennis</i> Smith	<i>Rosa</i> spp.	Inde	Chauhan and Kaushal (1999)
<i>Arge geei</i> Rohwer	<i>Rosa chinensis</i>	Chine	Jian-Sheng et al. (1996)
<i>Arge nigrinodosa</i> Motschulsky	<i>Rosa</i> spp.	Japon	Adachi (1981)
<i>Arge nigripes</i> Retzius	<i>Rosa</i> spp.	Europe	Alford (2012)
<i>Arge nipponensis</i> Rohwer	<i>Rosa</i> spp.	Japon	Adachi (1981)
<i>Arge ochropus</i> Gmelin	<i>Rosa</i> spp.	Eurasie	Alford (2012)
<i>Arge pagana</i> Panzer	<i>Rosa</i> spp.	Europe	Yang et al. (2007)
<i>Arge przhewalskii</i> Guss	<i>Rosa</i> spp.	Eurasie	Ying and Chang-Yuan (1992)
<i>Arge rosae</i> Gmelin	<i>Rosa</i> spp.	Eurasie	Porcar et al. (2008)
<i>Arge similis</i> Vollenhoven	<i>Rosa</i> spp.	Europe	Yang et al. (2007)
<i>Arge simlaensis</i> Cameron	<i>Rosa</i> spp.	Pakistan	Mahmood and Ullah (2011)
<i>Arge xanthogaster</i> Cameron	<i>Rosa</i> spp.	Inde	Flrake et al. (2013)
Ulmaceae			
<i>Aproceros leucopoda</i> Takeuchi	<i>Ulmus</i> spp.	Europe	Blank et al. (2010)
Berberidaceae			
<i>Arge berberidis</i> Schrank	<i>Berberidis</i> spp., <i>Mahonia</i> spp.	Europe	Halstead (2004)
Salicaceae			
<i>Arge enodis</i> L.	<i>Salix babylonica</i>	Italie	Fenili (1981)
<i>Arge ustulata</i> L.	<i>Salix</i> spp.	Europe	Alford (2012)
Betulaceae			
<i>Arge pectoralis</i> Leach	<i>Betula papyrifera</i>	Canada	Wong (1954)
<i>Arge pullata</i> Zaddach	<i>Betula</i> spp.	Europe	Kannan et al. (1988)
<i>Arge ustulata</i> L.	<i>Betula</i> spp.	Europe	Alford (2012)
Malvaceae			
<i>Atomacera decepta</i> Rohwer	<i>Hibiscus</i> spp.	USA	Boyd and Cheatham (2004)
Myrtaceae			
<i>Digelasinus diversipes</i> Kirby	<i>Eugenia glazioviana</i>	Brésil	Boraschi et al. (2005)
Cannabaceae			
<i>Schizocerella pilicornis</i> Rohwer	<i>Cannabis sativa</i>	USA	Lago and Stanford (1989)
Polygonaceae			
<i>Sericoceros krugii</i> Cresson	<i>Coccoloba uvifera</i>	Caraïbes	Bennett (1999)
<i>Sericoceros mexicanus</i> Kirby	<i>Coccoloba</i> spp.	Caraïbes	Ciesla (2002)
<i>Sericoceros villetanae</i> Konow	<i>Triplaris caracasana</i>	Paraguay	Smith and Díaz (2001)
Cupressaceae			

Suite à la page suivante

1.2. La lutte biologique contre *Rubus alceifolius* à La Réunion

Tableau 1.5 – suite de la page précédente

Insecte	Plante	Région	Références
<i>Zenarge turneri</i> Rohwer	<i>Callitris hugelii</i>	Australie	Crosskey (1964)
Ericaceae			
<i>Arge similis</i> Vollenhoven	<i>Rhododendron</i> spp.	Europe	Yang et al. (2007)

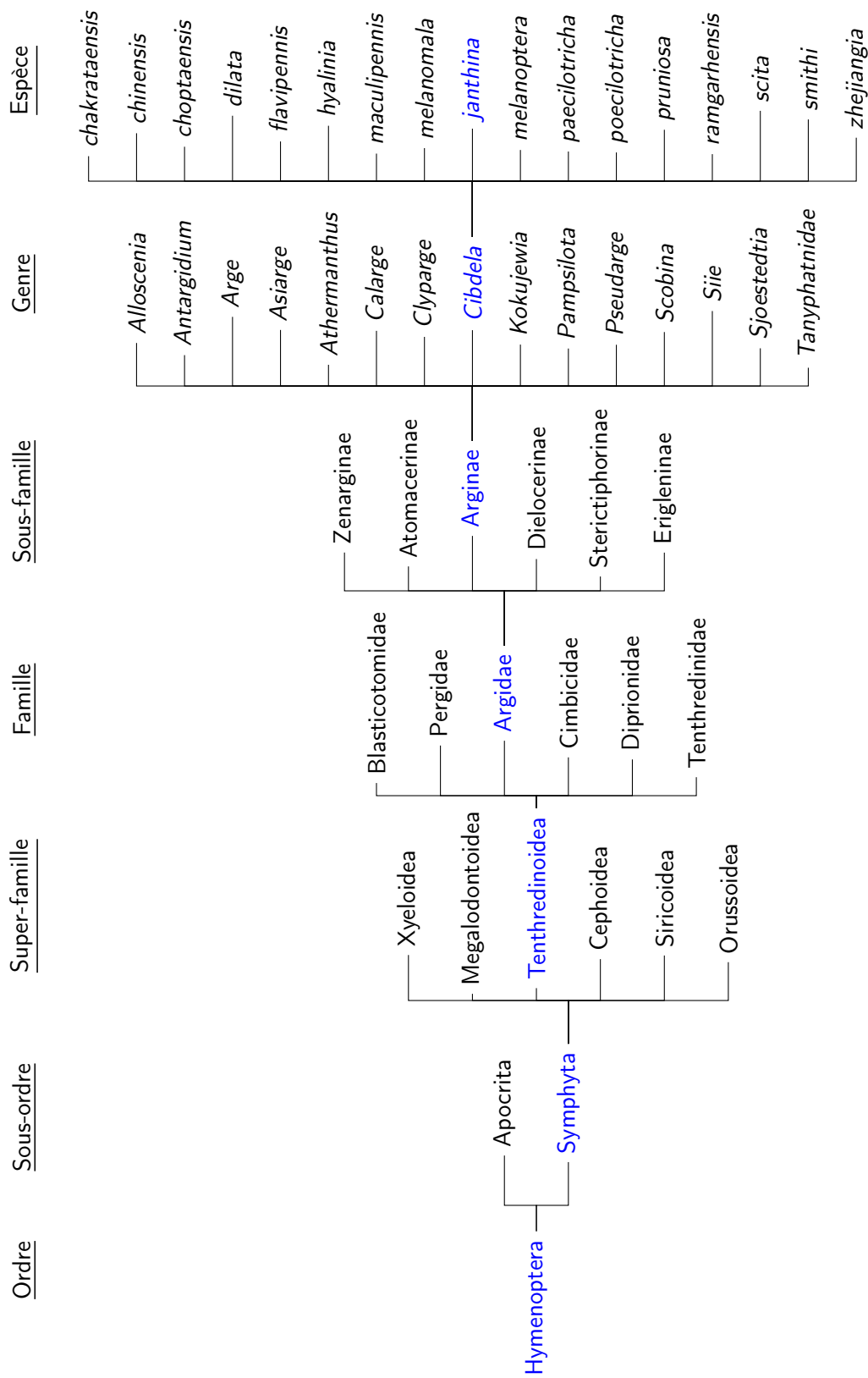


Figure 1.13 – Position taxonomique de *Cibdela janthina* parmi les Symphyta

Les tenthrèdes utilisés en lutte biologique contre les plantes envahissantes

Le pouvoir important de défoliation de certaines tenthrèdes a intéressé les acteurs des programmes de lutte biologique contre les plantes envahissantes dans leur recherche d'agents potentiels. La majorité concerne les Argidae, les Pergidae et les Tenthredinidae, et à moindre mesure les Cephidae et les Cimbicidae (Tableau 1.6). La figure 1.13 présente la position taxinomique de *C. janthina* parmi le sous-ordre des Symphyta. Bien que les études menées sur la gamme d'hôtes de ces agents potentiels ont montré une grande spécificité d'hôtes, seulement trois tenthrèdes, en incluant *C. janthina*, ont fait l'objet d'une introduction. Deux tenthrèdes ont été introduites accidentellement mais ont montré *a posteriori* qu'elles étaient des agents de lutte biologique efficaces.

La première tenthrède relâchée pour lutter contre une plante envahissante est *Priophorus morio*. Cet insecte a été relâché comme agent de lutte biologique à Hawaï contre la ronce *Rubus argutus* Link en 1967. Cependant, cette tenthrède a montré par la suite qu'elle causait des dégâts mineurs à deux *Rubus* endémiques d'Hawaï, les ronces *R. hawaiiensis* A. Gray et *R. macraei* A. Gray, et qu'elle n'avait quasiment aucun impact sur sa plante cible *R. argutus* (Pemberton, 2000).

La deuxième tenthrède relâchée est également une Tenthredinidae, *Monophadnus spinolae*. Un programme de lutte biologique contre *Clematis vitalba* L. (Ranunculaceae) en Nouvelle-Zélande a été initié en 1989. Des prospections d'insectes phytophages de *C. vitalba* ont été menées en Europe. Des agents ont été sélectionnés suite à des tests de spécificité de gamme d'hôtes menés en Suisse et en Nouvelle-Zélande. Parmi eux, la tenthrède *Monophadnus spinolae* a été relâchée sur un seul site mais n'a pas réussi à s'établir (Gourlay et al., 2000) et fait cas d'école sur le problème des agents de lutte biologique ayant un faible taux d'établissement (Fowler et al., 2008).

Comme on peut le voir, *C. janthina* est la seule tenthrède utilisée en lutte biologique à l'heure actuelle qui a réussi à s'établir dans son nouvel environnement et qui contrôle de manière efficace sa plante cible.

Chapitre 1. Introduction générale

Tableau 1.6 – Liste des Tenthredinoidea ayant fait l'objet de recherches comme agents potentiels de lutte biologique contre des plantes envahissantes

Insecte	Plante	Statut
Argidae		
<i>Arge beckeri</i> (Tournier)	<i>Euphorbia esula</i> L. (Euphorbiaceae)	Études sur les traits de vie (Zaitzev et al., 2004). Pas d'introductions
<i>Arge humeralis</i> (Beauvois)	<i>Toxicodendron radicans</i> (L.) Kuntze (Anacardiaceae)	Envisagé comme agent de lutte biologique aux Bermudes (Regas-Williams and Habeck, 1979). Pas d'introductions.
<i>Atomacera petroa</i> Smith	<i>Miconia calvescens</i> DC (Melastomataceae)	Études en conditions naturelles et au laboratoire de l'impact sur la plante (Badenes-Perez and Johnson, 2007). Pas d'introductions.
<i>Cibdela janthina</i> Klug	<i>Rubus alceifolius</i> Poir. (Rosaceae)	Agent introduit à La Réunion.
<i>Kokujewia ectrapela</i> Konow	<i>Emex spinosa</i> (L.) Campd. (Polygonaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Karimpour, 2008a,b). Pas d'introductions
<i>Schizocerella pilicornis</i> (Holmgren)	<i>Portulaca oleracea</i> L. (Portulacaceae)	Introduction accidentelle en Australie. Agent potentiel pour la Papouasie-Nouvelle-Guinée (Cruttwell-McFadyen and Bennett, 1995).
Pergidae		
<i>Haplostegus epimelas</i> Konow	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine (Myrtaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Wickler et al., 2000). Pas d'introductions.
<i>Heteroperreyia hubrichi</i> Malaise	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi (Anacardiaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Hight et al., 2003). Pas d'introductions.
<i>Lophyrotoma zonalis</i> (Rohwer)	<i>Melaleuca quinquenervia</i> (Cav.) S. T. Blake (Myrtaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes Buckingham (2001). Pas d'introductions.
Cimbiciade		
<i>Abia sericea</i> L.	<i>Dipsacus</i> spp. (Dipsacaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Harizanova et al., 2012). Agent potentiel. Pas d'introductions.
Tenthredinidae		
<i>Allantus nigrocaeruleus</i> (Smith)	<i>Persicaria perfoliata</i> (Polygonaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Ding et al., 2004). Agent potentiel. Pas d'introductions.
<i>Monophadnus spinolae</i> (Klug)	<i>Clematis vitalba</i> L (Ranunculaceae)	Agent relâché en Nouvelle-Zélande (Fowler et al., 2008)
<i>Nematus oligospilus</i> Förster	<i>Salix</i> spp. (Salicaceae)	Introductions accidentelles en Australie. Agent potentiel (Caron et al., 2011)
<i>Noestromboceros albicomus</i> (Konow)	<i>Lygodium microphyllum</i> (Cav.) R.Br. (Lygonaceae)	Études sur la spécificité d'hôtes (Smith et al., 2002; Goolsby et al., 2003). Agent potentiel. Pas d'introductions.
<i>Priophorus morio</i> (Lepeletier)	<i>Rubus argutus</i> L (Rosaceae)	Agent relâché à Hawaï (Pemberton, 2000)
Cephidae		
<i>Hartigia albomaculatus</i> (Stein)	<i>Rubus fruticosus</i> L (Rosaceae)	Agent potentiel. Pas d'introductions (Bruzzese, 1980)

1.3 La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes peut être employée à des fins différentes dans toutes les étapes du programme. Elle permet ainsi de :

- cibler de manière optimale le stade phénologique ou les parties de la plante les plus vulnérables ainsi que de déterminer le degré de dégâts requis afin que la lutte soit efficace
- sélectionner le ou les bon(s) agent(s) à même d'infliger les dégâts requis
- prédire les dynamiques de l'agent et de la plante
- optimiser les conditions de lâcher des agents (nombre d'agents et nombre de sites de lâcher)
- démontrer que le programme est un succès ou bien est voué à l'échec à long terme
- mettre en place de nouvelles stratégies (ajout d'autres méthodes de lutte intégrée ou de nouveaux agents de lutte biologique) afin d'améliorer la lutte biologique en cours

1.3.1 Un outil d'aide à la décision très utilisé dans la phase de pré-lâcher

Cibler le stade phénologique ou la partie de la plante les plus vulnérables et déterminer le niveau de dégâts requis

Des modèles portant sur les dynamiques de population de plante peuvent être utiles lors de la sélection d'agents efficaces en identifiant les stades les plus vulnérables dans le cycle de vie de la plante où les dégâts auraient des effets majeurs sur ses populations (Smith et al., 1997; Buckley et al., 2005a; Raghu et al., 2006, 2007). Par exemple, Buckley et al. (2001) en simulant des stratégies de contrôle de la camomille *Matricaria perforata* Mérat (Asteraceae) à différents stades de vie de la plante montrent que le contrôle doit intégrer des réductions continues de la fécondité et de la survie à la fin de la période de croissance afin de gérer cette espèce. De manière similaire, des modèles démographiques de l'alliaire officinale *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara et Grande (Brassicaceae) ont démontré que les agents de lutte biologique devraient affecter directement la fécondité et le stade de montaison jusqu'à la floraison afin de réduire la croissance de la population (Davis et al., 2006). Cependant, les prédictions de ces modèles n'ont pas été testées au champ par la suite.

Pour surmonter le manque de données détaillées sur la démographie d'une plante envahissante, Ramula et al. (2008) ont utilisé des modèles démographiques de plantes envahissantes et natives afin de cibler des plantes selon leurs traits de vie. Leur étude révèle que dans le cas d'espèces ayant une courte espérance de vie, les transitions de croissance et la fécondité doivent être ciblées, tandis que dans le cas d'espèces pérennes, plus d'un processus démographique doit être ciblé, notamment à la fois la survie et la croissance.

Des modèles de simulation d'attaque par des insectes granivores du chardon penché *Car-*

duus nutans L. (Asteraceae) (Shea and Kelly, 1998) et du genêt à balais *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae) (Parker, 2000) ont montré qu'une destruction de plus de 70% des graines devrait conduire à une réduction significative de la densité de ces deux plantes.

Un suivi pendant 9 ans sur l'impact de deux Tephritidae (*Urophora affinis* Frauenfeld et *U. quadrifasciata* Meigen) sur la densité de fleurs et de graines de *Centaurea diffusa* Lam. (Asteraceae) a permis d'observer une réduction de la production de graines mais qui n'a pas eu d'effet sur la densité de la plante (Myers et al., 1989). L'élaboration d'un modèle matriciel de type Leslie par Cloutier and Watson (1989) a montré en effet par la suite qu'il faudrait une réduction de plus de 99,5% de la production de graines pour stopper l'infestation.

Prédire les dynamiques de la plante et de l'agent

Même les modèles les mieux paramétrés ne peuvent prédire finement les résultats d'un programme de lutte biologique car l'efficacité d'un agent n'est qu'un facteur parmi d'autres influençant l'interaction avec la plante cible. Certains agents de lutte biologique peuvent ne pas réussir à s'établir ou à se disperser à cause de contraintes imposées par les variables climatiques (Jenkins and Hoffmann, 2001; Coetzee et al., 2007; Dhileepan et al., 2013; May and Coetzee, 2013). Ils peuvent également être efficaces que dans des conditions de microhabitats localisés (Julien et al., 1992).

Par exemple, les agents peuvent ne pas réussir à s'établir après leur lâcher, ils peuvent également être attaqués par de nouveaux ennemis naturels qui diminuent la capacité d'établissement d'une population (McFadyen and Jacob, 2004). Néanmoins, des modèles construits au début d'un programme de lutte biologique et paramétrés avec des données sur l'efficacité d'un agent avant son lâcher fournissent des informations qui peuvent être utilisées pour faire des prédictions et peuvent être testées au cours de l'avancement du programme et de l'accumulation de données.

La prédiction de la dynamique et de l'impact de l'agent de lutte biologique sur sa plante cible est considérée par certains auteurs comme le « Saint Graal » de la lutte biologique (Zalucki and Van Klinken, 2006) mais l'utilisation de modèles à ces fins n'en est qu'à ses balbutiements (Buckley et al., 2003b; Sims et al., 2006). L'évaluation post-lâcher à long terme diffère de l'évaluation à court terme car les agents sont exposés à des fluctuations prolongées de conditions biotiques et abiotiques, ainsi qu'à de nouveaux habitats lors de leur dispersion. L'évaluation à long terme est généralement ignorée mais est fondamentale pour déterminer l'impact des agents (Sims et al., 2006).

En effet, les agents peuvent mettre très longtemps pour s'établir et réduire significativement la biomasse et/ou la densité de la plante cible. Par conséquent, McFadyen (1998) suggère que le réel succès d'un programme de lutte biologique ne peut être mesuré qu'au moins 10 ans après le lâcher du dernier agent sur un site donné.

Une fois que l'agent est relâché, les modèles sont utiles pour démontrer le lien mécanistique

1.3. La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

entre l'agent et les densités réduites de la plante afin d'exclure d'autres explications du déclin. Les modèles de population peuvent être développés afin de prédire sur le long terme les dynamiques de population de la plante sous pression de l'agent et d'évaluer si cet agent sera suffisamment efficace. Par exemple, un modèle construit par [Lonsdale et al. \(1995\)](#) a démontré qu'une défoliation continue de *Sida acuta* Burman f. (Malvaceae) au champ par la chrysomèle *Calligrapha pantheria* Stal. (Chrysomelidae) devrait réduire la population de cette plante à des densités plus basses, selon le degré d'efficacité de recherche de l'insecte. Par ailleurs, un modèle plante-herbivore développé pour la Vipérine faux-plantain *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae) a prédit une coexistence stable entre la plante et l'agent lorsque la banque de graines est réduite d'un tiers ([Buckley et al., 2005b](#)). Ce modèle prédisait avec succès les réductions de populations de la plante observées sur le terrain.

La plupart des modèles « prédictifs » en lutte biologique sont construits autour de la théorie « proie – prédateur » avec une paire d'équations décrivant l'interaction et les dynamiques de populations de la plante envahissante et de l'agent :

$$\begin{aligned}N_{t+1} &= f_1(N_t)N_t f_2(N_t, P_t) \\ P_{t+1} &= P_t f_3(N_t, P_t)\end{aligned}$$

où N_t est la densité ou la biomasse de la plante par unité de surface, P_t est la densité de l'agent, $f_1(N_t)$ est une fonction de croissance de la plante incluant divers aspects de sa biologie, $f_2(N_t, P_t)$ est la survie de la plante lorsqu'elle est confrontée à P_t insectes et $f_3(N_t, P_t)$ est le taux de croissance de la population de l'herbivore lorsqu'il se nourrit de la plante (p. ex. [Buckley et al. \(2003b, 2004, 2005b\)](#)). Bien qu'utiles en termes stratégiques, de tels modèles capturent rarement les dynamiques de populations post-introduction laissées à la merci des populations-sources ([Buckley et al., 2004](#)). Les processus dans les interactions insecte-plante sont plus complexes que celles représentées par la paire d'équations ci-dessus. Le taux de croissance de la plante est affecté par de nombreux paramètres autres que la seule densité de la plante ou bien la densité de l'insecte. En ce qui concerne les insectes, la plupart des modèles se focalise sur leur mortalité, son niveau, ses causes et les relations densité-dépendantes. En pratique, les dynamiques de la plante envahissante, de l'insecte phytophage et leurs interactions sont influencées par le climat de plusieurs manières (ainsi que par le type de sol, la qualité de la plante, leurs distributions, les pratiques de gestion, etc.). Le climat est un facteur primordial de la distribution et de l'abondance des insectes phytophages ainsi que leurs interactions avec la plante hôte ([Zalucki and Van Klinken, 2006](#)).

1.3.2 Un outil très peu utilisé dans la phase de post-lâcher

Mesurer l'impact de la lutte biologique

Le but fondamental de l'introduction d'agents de lutte biologique n'est pas l'éradication de l'espèce envahissante mais la réduction sur le long-terme des dégâts causés par cette espèce

sans avoir besoin d'alimenter l'environnement en nouveaux agents (Syrett et al., 2000) (Figure 1.14). Le succès des programmes de lutte biologique est souvent mesuré par la réduction de la taille de la population, la densité ou la reproduction de l'espèce envahissante parallèlement à une augmentation de l'abondance et de la diversité des espèces végétales indigènes (Harris, 1991; Hulme, 2006; Myers et al., 2009; Stephens et al., 2009; Larson et al., 2011; Clewley et al., 2012).

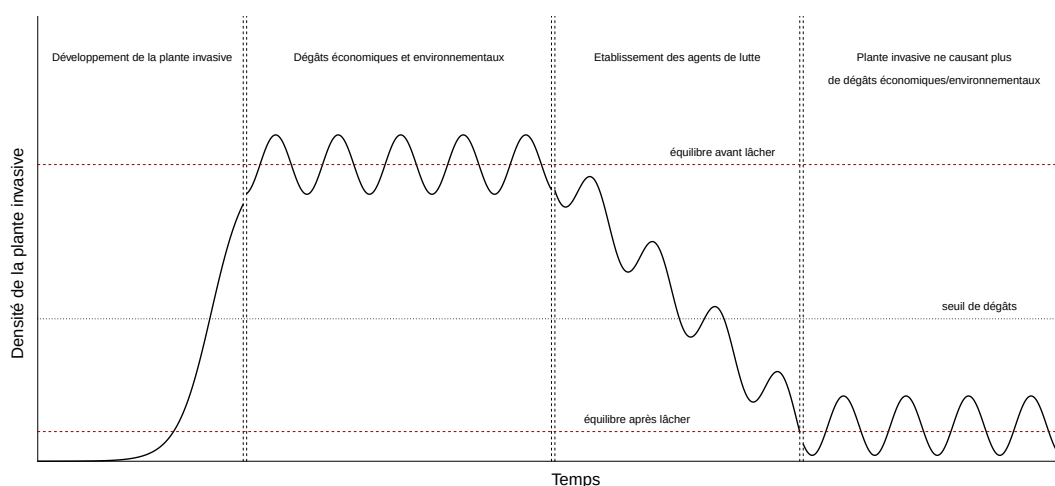


Figure 1.14 – Scénario optimal de l'évolution de la densité d'une plante envahissante dans un programme de lutte biologique classique. Modifié d'après van den Bosch et al. (1982) et Zalucki and Van Klinken (2006)

Dans peu de cas, il a été observé un déclin rapide de la population de la plante envahissante suite au lâcher de l'agent, lorsqu'on peut l'attribuer directement aux agents de lutte biologique (Room et al., 1981). Il a été suggéré que plusieurs plantes envahissantes contrôlées avec succès en Amérique du Nord sont des espèces déjà soumises à un stress écologique considérable par la sécheresse, le froid ou la compétition. L'ajout d'une lutte biologique peut fonctionner en augmentant le niveau de stress avec une combinaison de facteurs contribuant au contrôle (van Klinken and Raghu, 2006).

Les succès de luttes biologiques contre une plante envahissante tel que dépeint par la figure 1.14 ne représente pas plus de 10% des programmes de lutte biologique (Zalucki and Van Klinken, 2006), quand une évaluation à long terme est menée. Les dynamiques temporelles des agents introduits peuvent varier de la seule subsistance de l'agent (l'agent reste localisé et rare) à une rapide pullulation suivie par un déclin, à des pullulations localisées et périodiques ; en fait, tous les types de dynamiques qu'on pourrait attendre des populations d'un insecte phytophage (Myers, 1987).

Une combinaison d'études empiriques et de modèles est particulièrement utile pour l'éva-

1.3. La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

luation de l'effet d'un agent introduit sur les populations de la plante cible et fournit les données nécessaires pour réaliser un programme réaliste d'évaluation sur le long terme qui démontre la réussite ou non de la lutte biologique. Par exemple, les données collectées par [Paynter \(2005\)](#) sur les effets de la foreuse *Carmenta mimosa* Eichlin et Passoa (Lepidoptera : Sesiidae) ont validé avec succès le modèle spatial développé par [Buckley et al. \(2004\)](#). La modélisation basée sur les résultats d'études empiriques peut aussi faciliter l'évaluation des programmes de lutte biologique pour lesquels les données antérieures sont rares, même des années après leurs mises en place.

La modélisation des effets d'agents introduits sur les populations de la plante envahissante peut mettre l'accent sur le besoin d'introduire de nouveaux agents afin d'améliorer l'impact sur le même stade de vie ou de cibler d'autres stades dans le cycle de vie de la plante.

Il est important de noter que la présence d'un agent de lutte biologique introduit, même s'il ne réduit pas suffisamment la densité de la plante envahissante, peut influencer celle-ci au point qu'un modèle pré-lâcher de la démographie de la plante et ses paramètres doivent être revus avant une nouvelle utilisation pour l'introduction d'un nouvel agent. Les conditions environnementales de l'aire d'introduction qui varient de celles de l'aire d'origine, sur lesquelles le modèle initial est basé, peuvent aussi influencer le stade le plus approprié de l'histoire de vie de la plante à cibler selon les agents candidats ([Buckley et al., 2005b](#); [Davis et al., 2006](#)).

Les modèles qui montrent des effets insuffisants de l'agent sur les populations de la plante envahissante peuvent aussi aider à mettre en place d'autres méthodes de gestion. Par exemple, un modèle sur le genêt à balais a suggéré qu'un effet négatif substantiel des agents de lutte biologique sur la population de la plante ne se produit que si le taux de perturbation était élevé et que la fécondité et les semis étaient faibles ; relevant ainsi le besoin d'intégrer différentes techniques de lutte dans le programme de gestion ([Rees and Paynter, 1997](#)). Grâce à des modèles intégrant les traits de vie de la plante et le taux d'attaque des graines par des agents de lutte biologique relâchés en Australie à la fin des années 80, [Buckley et al. \(2004\)](#) prédisent qu'il faudrait entre 12 et 29 ans pour réduire la densité de mimosa à moins de 5% sur les sites où les agents de lutte biologique sont établis. La modélisation explicite des stratégies de gestion intégrée dans le modèle de [Buckley et al. \(2004\)](#) révèle aussi que d'autres approches comme une lutte par le feu ou mécanique sont nécessaires en relation avec la lutte biologique pour réduire les impacts néfastes du mimosa sur le court et moyen terme.

1.3.3 De l'observation à la modélisation des dynamiques sur le long terme

Le développement, l'implantation et le suivi de programmes de lutte biologique est un processus long et coûteux pouvant durer entre 3 à plus de 10 ans avec un coût estimé entre 1 et 8 millions de dollars US ([McFadyen, 1998, 2000](#)). Face aux risques et aux coûts significatifs des programmes de lutte biologique, l'évaluation des risques avant l'introduction des agents de lutte biologique et les programmes de suivi à long terme après lâcher sont d'une importance cruciale ([Huffaker and Kennett, 1959](#); [Simberloff and Stiling, 1996](#); [De Clercq et al., 2011](#)).

Malheureusement, la phase de suivi post-lâcher d'une lutte biologique reçoit peu d'attention (Simberloff and Stiling, 1996; McEvoy and Coombs, 1999; Thomas and Reid, 2007). Pourtant, les programmes de suivi sont essentiels pour évaluer l'efficacité à long terme des agents introduits, pour améliorer notre compréhension des interactions plante-insecte et pour renforcer les gestions futures (Blossey, 1999; Morin et al., 2009). L'introduction d'agents de lutte biologique est irréversible. Ainsi, l'évaluation de l'efficacité sur le long terme est primordiale pour le développement et la mise en route des futurs programmes de lutte biologique.

La majorité des évaluations de l'efficacité des agents de lutte biologique contre une plante envahissante est focalisée sur une estimation subjective (Crawley, 1989c), sur la performance des agents de contrôle biologique ou sur les effets à l'échelle de la plante (McClay, 1995). Très peu d'études se sont penchées sur l'efficacité de la lutte biologique au niveau populationnel de la plante et rarement les impacts sur le long terme ont été étudiés ou modélisés (Huffaker and Kennett, 1959; Moran and Hoffmann, 1989; Brown, 1989; Myers et al., 1989; McEvoy et al., 1991; Moran and Zimmermann, 1991; Kok and Mays, 1991; Hoffmann and Moran, 1998; Lym and Nelson, 2000; Larson et al., 2008).

Au XX^{ème} siècle, les suivis de l'impact sur plusieurs années ont été menés quasi exclusivement sur des plantes invasives de type herbacées annuelles ou bisannuelles ou sur des plantes herbacées pérennes, et n'ont concerné que très peu d'espèces.

Hoffmann and Moran (1998) constatent à leur époque que s'il y a eu des suivis de l'impact d'un agent de lutte biologique sur une plante envahissante, il s'agit soit de plantes annuelles ou bisannuelles (notamment *Hypericum perforatum* L. (Clusiaceae) et *Senecio jacobaea* Gaertn. (Asteraceae)), de cactus ou de plantes aquatiques mais rien sur les effets de l'herbivorie par un insecte sur les dynamiques de population d'une espèce d'arbre ou d'arbuste pérennes.

Parmi les plantes bisannuelles, Brown (1989) a suivi sur 12 ans l'impact de trois agents – *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera : Arctiidae), *Longitarsus jacobaeae* Waterhouse (Coleoptera : Chrysomelidae) et *Hylemyia seneciella* Meade (Diptera : Anthomyiidae) – sur le séneçon de Jacob *Jacobaea vulgaris* qui a conduit à une réduction de 60-70% de l'infestation. Cependant, la banque de graine reste importante et persistante.

Kok and Mays (1991) ont suivi sur 15 ans l'impact de l'agent *Trichosirocalus horridus* Panzer (Curculionidae) sur la densité des chardons *Carduus acanthoides* L. et *C. thoermeri* Weinm. (Asteraceae) sur plusieurs sites. Si les dynamiques sont très variables d'un site à un autre, il a été observé qu'il fallait entre 7 et 13 ans pour que la population de *C. acanthoides* s'écroule contre 5 ans en moyenne pour *C. thoermeri*.

Parmi les plantes pérennes autres que les arbres, le millepertuis *Hypericum perforatum* a fait l'objet d'un des premiers suivis post-lâcher. Huffaker and Kennett (1959) ont suivi l'impact de l'agent *Chrysolina quadrigemina* Suffrian (Chrysomelidae) pendant 10 ans sur des populations de millepertuis. Les populations d'*H. perforatum* subissent des phases de suppression périodiques par l'agent (Holloway and Huffaker, 1951). Cependant, les plantes trouvent un

1.3. La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

refuge lorsqu'elles poussent à l'ombre car les chrysomèles sont très peu performantes dans ces conditions (Huffaker, 1957).

L'impact de l'agent *Dactylopius austrinus* De Lotto (Homoptera : Dactylopiidae) sur le cactus *Opuntia aurantiaca* Lindl. suivi sur une période de 12 ans révèle une périodicité de la dynamique de population de la cochenille de 4 à 6 ans avec une forte amplitude de densité (Figure 1.15)(Moran and Zimmermann, 1991).

La dispersion et la capacité d'établissement de l'agent *Rhinoncominus latipes* Korotyaev (Curculionidae) sur *Persicaria perfoliata* (L.) H. Gross (Polygonaceae) ont été étudiées pendant 4 années sur trois sites aux États-Unis. L'insecte fore les tiges de la plante et est capable de diminuer de manière significative la densité de sa cible et possède une forte capacité de dispersion (Hough-Goldstein et al., 2009; Lake et al., 2011), ce qui en fait un bon candidat pour d'autres programmes de lutte biologique contre *P. perfoliata*.

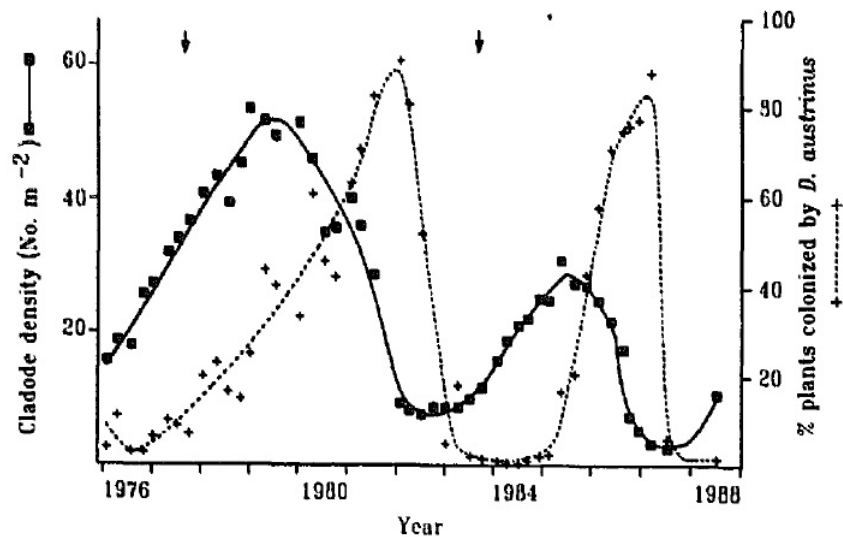


Figure 1.15 – Fluctuations moyennes des populations d'*Opuntia aurantiaca* et de la cochenille *Dactylopius austrinus* entre 1976 et 1988 sur des parcelles permanentes de 50 m². La courbe en trait plein représente la densité de cladodes d'*O. aurantiaca* (en nombre par m²), celle en pointillé représente le pourcentage de cactus colonisés par *D. austrinus*. D'après Moran and Zimmermann (1991)

Les suivis de l'impact d'un agent de lutte biologique sur une plante invasive ont concernés également des espèces aquatiques. Thomas and Room (1986) montrent que *Cyrtobagous salviniae* Calder et Sands (Curculionidae) est capable de contrôler les populations de la fougère aquatique *Salvinia molesta* D.S.Mitch (Salviniaceae) en 12 à 18 mois et qu'à l'équilibre, la fougère est à 1% de sa densité initiale.

Les premiers suivis sur l'impact d'un agent sur un arbre invasif sont très tardifs et concerne le flamboyant rouge *Sesbania punicea* en Afrique du Sud contrôlé par trois agents de lutte

biologique (*Trichapion lativentre* Beguin-Billecocq (Coleoptera : Apionidae), *Rhyssomatus marginatus* Fahraeus (Curculionidae) et *Neodiplogrammus quadrivittatus* Olivier (Curculionidae)). [Hoffmann and Moran \(1998\)](#) ont étudié sur 10 ans les dynamiques de population de cet arbre introduit selon plusieurs combinaisons des trois agents et sur 16 sites. Si *N. quadrivittatus* cause le plus de dégâts grâce à ses larves foreuses de tiges, la présence des deux autres agents (l'un attaque les bourgeons floraux, l'autre les graines) permettent un meilleur succès de cette lutte biologique. De plus, la variabilité des dynamiques temporelles selon les sites est plus importante lorsqu'une ou deux des trois espèces sont absentes.

1.3.4 La modélisation des interactions plante invasive-agent de lutte biologique

Bien que les effets des insectes phytophages sur la performance d'une plante soient évidents, les données sur les effets de la phytophagie sur les dynamiques de population de plantes par les insectes phytophages sont malheureusement rares. Sans la connaissance des facteurs clés influant à chaque stade du cycle de vie de la plante et parmi ses facteurs lesquels agissent d'une manière densité-dépendante, il est impossible de prédire comment la consommation par l'insecte affectera la densité de la plante.

Les insectes phytophages peuvent affecter tous les aspects de la performance de la plante, et la littérature sur la lutte contre les espèces nuisibles montrant des effets sur la croissance de la plante, sa forme, sa production de graines, son taux de développement et sa survie est conséquente. Cependant, il y a un manque criant d'information sur le rôle des insectes dans les dynamiques de populations de plantes ([Crawley, 1989a](#)).

Des modèles plante-insecte phytophage couplés, où il y a une boucle rétroactive entre les populations de la plante et du phytophage, nous permettent d'évaluer si l'interaction plante-phytophage est possiblement stable et quelle réduction dans la densité de la plante envahissante ou de sa capacité de production de graines est réalisable par l'agent de lutte biologique. Cependant, en dépit de leurs potentiels, les modèles plante envahissante-phytophage utilisés en lutte biologique sont très majoritairement concentrés sur les dynamiques de la plante seule en ignorant les dynamiques du phytophage ([Barlow, 1999](#)).

Des modèles couplés en temps discret pour les interactions hôte-parasitoïde ont une longue histoire d'utilisation en écologie ([Nicholson and Bailey, 1935](#); [Hassell, 1978](#)), et dans un contexte appliqué, la lutte biologique contre des insectes nuisibles par des parasitoïdes ([Mills and Getz, 1996](#)). Ces modèles incorporent une rétroaction entre les dynamiques de l'hôte et du prédateur qui est essentielle pour comprendre les dynamiques à long terme. Biologiquement des aspects réalistes de démographie, comme une densité-dépendance et des stades invulnérables dans l'histoire de vie de la plante, peuvent être incorporés facilement dans un modèle basique afin d'explorer leurs effets sur la persistance et la stabilité d'une population, et pour faire des prédictions plus réalistes sur le devenir d'interactions spécifiques. Ces modèles en temps discret sont adaptés pour les systèmes annuels où à la fois la plante et l'herbivore complètent leur cycle de vie en une génération.

1.3. La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

Même dans la littérature écologique générale il n'y a que peu d'études sur des systèmes plante-insecte herbivore couplés en temps discret (van der Meijden et al., 1998; Nisbet et al., 1991). De nombreuses publications ont exploré l'impact d'un agent de lutte biologique dont les dynamiques ne sont pas couplées aux dynamiques de la plante (Crawley, 1983; Watkinson et al., 1989; Lonsdale et al., 1995; Rees and Paynter, 1997; Shea and Kelly, 1998; Rees and Hill, 2001; Buckley et al., 2004). D'autres études assument que les dynamiques de la plante sont indépendantes de la population de l'herbivore, et ont exploré les dynamiques et la persistance de l'herbivore (Lakhani and Dempster, 1981; Gillman and Crawley, 1990; Halley and Dempster, 1996).

Bien qu'il existe une large littérature sur les modèles plante-herbivore (autres que des insectes phytophages) en temps continu (May, 1974), une littérature importante et en augmentation sur les dynamiques plante-herbivore (notamment des poissons) dans les systèmes aquatiques (Gurney et al., 1990; Nisbet et al., 1991; McCauley et al., 1999) et de bons exemples de systèmes plante-herbivore mammifère (Turchin, 2003; Turchin and Batzli, 2001), les modèles plante-insecte phytophage en lutte biologique classique sont rares et généralement basés sur un pas de temps discret annuel (Buckley et al., 2003b,a, 2005b; Abbott and Dwyer, 2007; Abbott et al., 2008). Une revue de l'utilisation de modèles pour des systèmes de lutte biologique classique contre des plantes envahissantes par des insectes phytophages est présentée dans le tableau 1.7.

Tableau 1.7 – Modèles de lutte biologique classique contre des plantes envahissantes par des insectes herbivores.

Auteurs	Espèce	Famille	Cycle de vie / Nb générations	Organes ciblés
Caughley and Lawton (1981)	<i>Opuntia</i> spp.	Cactaceae	Pérenne	
	<i>Cactoblastis cactorum</i>	Pyralidae	Multivoltine	Raquette
	Modèle : ODE, simple, compréhension. Ratio-dépendance du taux d'accroissement de l'herbivore. Processus d'extinctions et de réinvasions non prédits.			
Martin and Carnahan (1983)	<i>Xanthium occidentale</i>	Asteraceae	Pérenne	
	<i>Nupserha vexator</i>	Cerambycidae	Univoltine	Tiges
	Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s). Plante structurée en âge de la graine à la plante mature. Dynamiques à long terme non prédites par manque de données sur la mortalité de l'insecte.			
Smith et al. (1984)	<i>Carduus thoermeri</i>	Asteraceae	Bisannuelle	
	<i>Rhinocyllus conicus</i>	Curculionidae	Univoltine	Fleurs, graines
	Modèle : Simulation, complexe, compréhension.			
Suite à la page suivante				

Chapitre 1. Introduction générale

Tableau 1.7 – suite de la page précédente

Auteurs	Espèce	Famille	Cycle de vie / Nb générations	Organes ciblés
Modèle basé sur le temps physiologique de la plante, et de l'oviposition et du développement de l'insecte.				
Cloutier and Watson (1989)				
	<i>Centaurea diffusa</i> et <i>C. maculosa</i>	Asteraceae	Bisannuelle	
	<i>Urophora quadrifasciata</i> et <i>U. affinis</i>	Tephritidae	Bivoltine	Graines
Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s). Modèles matriciels de type Leslie incluant de la densité-dépendance. Modèle extrêmement sensible.				
Powell (1989)				
	<i>Centaurea diffusa</i>	Asteraceae	Bisannuelle	
	<i>Urophora quadrifasciata</i> et <i>U. affinis</i>	Tephritidae	Bivoltine	Graines
	<i>Sphenoptera jugoslavica</i>	Buprestidae	Univoltine	Racines
Modèle : Discret, simple, prédiction (s). Modèle simple d'équations par récurrence.				
Hoffmann (1990)				
	<i>Sesbania punicea</i>	Fabaceae	Pérenne	
	<i>Trichapion lativentre</i>	Apionidae	Multivoltine	Bourgeons floraux
	<i>Rhyssomatus marginatus</i>	Curculionidae	Univoltine	Graines
	<i>Neodiplogrammus quadrivittatus</i>	Curculionidae	Univoltine	Graines
Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (r,s). Plante structurée en âge. Prédiction du niveau de mortalité requis des bourgeons et des graines.				
Akbay et al. (1991)				
	<i>Eichhornia crassipes</i>	Pontederiaceae	Pérenne	
	<i>Neochetina eichhorniae</i> , <i>N. bruchi</i>	Curculionidae	Multivoltine	Feuilles
Modèle : Simulation, complexe, compréhension. Modèle de croissance de la plante basé sur la photosynthèse et sous-modèles pour le développement température-dépendant, la mortalité, la reproduction et l'émigration des deux insectes. Seuil pour l'émigration.				
Smith et al. (1993)				
	<i>Striga hermonthica</i>	Scrophulariaceae	Annuelle	
	<i>Smicronyx umbrinus</i>	Curculionidae	Univoltine	Bouton floral, graines
Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (r). Modèle de simulation des dynamiques de la plante parasite avec effets de l'insecte sur la production de graines.				
Lonsdale et al. (1995)				
	<i>Sida acuta</i>	Malvaceae	Pérenne	

Suite à la page suivante

1.3. La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes

Tableau 1.7 – suite de la page précédente

Auteurs	Espèce	Famille	Cycle de vie / Nb générations	Organes ciblés
	<i>Calligrapha pantherina</i>	Chrysomelidae	Univoltine	Graines, feuilles
	Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s). Modèle de simulation de la plante annuelle structuré en stade.			
Hayes et al. (1996)	<i>Ulex europaeus</i>	Fabaceae	Pérenne	
	<i>Tetranychus lintearius</i>	Tetranychidae	Multivoltine	Feuilles
	Modèle : Simulation, intermédiaire, compréhension. Modèle de simulation, basé sur un pas de temps horaire, température-dépendant, de la croissance de population de l'acarien.			
Grevstad (1996)	<i>Lythrum salicaria</i>	Lythraceae	Pérenne	
	<i>Galerucella calmariensis</i> et <i>G. pusilla</i>	Chrysomelidae	Univoltine	Feuilles
	Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (g). Modèle de simulation stochastique pour l'élaboration de stratégies de lâcher afin d'optimiser le taux d'établissement.			
Shea and Kelly (1998)	<i>Carduus nutans</i>	Asteraceae	Bisannuelle	
	<i>Rhinocyllus conicus</i>	Curculionidae	Univoltine	Fleurs, graines
	Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s,g). Modèles matriciels de simulation afin de cibler le niveau de perte de graines requis.			
Buckley et al. (2004)	<i>Mimosa pigra</i>	Fabaceae	Pérenne	
	<i>Neurostrotia gunniella</i>	Gracillariidae	Multivoltine	Tiges
	<i>Carmenta mimosa</i>	Sesiidae	Multivoltine	Tiges
	Modèle : Simulation, complexe, prédiction (g). Modèle de simulation de la plante structuré en stade et de l'impact de différentes méthodes de lutte intégrée. Les agents doivent être relâchés régulièrement.			
Buckley et al. (2005b)	<i>Echium plantagineum</i>	Boraginaceae	Pérenne	
	<i>Mogulones larvatus</i>	Curculionidae	Univoltine	Racines
	Modèle : Simulation, complexe, prédiction (r,g). Modèle de simulation couplé plante-herbivore en temps discret (pas de temps annuel).			
Davis et al. (2006)	<i>Alliaria petiolata</i>	Brassicaceae	Bisannuelle	
	<i>Ceutorhynchus spp.</i>	Curculionidae	Univoltine	Rosettes, tiges, graines
	Modèle : Discret, intermédiaire, prédiction (s).			

Suite à la page suivante

Chapitre 1. Introduction générale

Tableau 1.7 – suite de la page précédente

Auteurs	Espèce	Famille	Cycle de vie / Nb générations	Organes ciblés
Analyse d'élasticité d'un modèle matriciel de la croissance de la plante afin de mieux sélectionner les agents.				
Kriticos et al. (2009)				
	<i>Buddleia davidii</i>	Buddlejaceae	Pérenne	
	<i>Cleopus japonicus</i>	Curculionidae	Multivoltine	Feuilles
Modèle : Simulation, complexe, prédiction (s). Modèle couplé en temps discret (pas de temps = jour) utilisant le logiciel DYMEX. Tous les paramètres de la plante et du développement de l'insecte sont température-dépendant. Ajout d'une émigration densité-dépendante.				
Miller et al. (2011)				
	<i>Myriophyllum spicatum</i>	Haloragaceae	Pérenne	
	<i>Euhrychiopsis lecontei</i>	Curculionidae	Multivoltine	Feuilles
Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s). Modèle de population de l'insecte structuré en âge avec deux classes de développement discret.				
Krug and Richardson (2014)				
	<i>Acacia cyclops</i>	Fabaceae	Pérenne	
	<i>Melanterius servulus</i>	Curculionidae	Univoltine	Graines
	<i>Dasineura dielsi</i>	Cecidomyiidae	Multivoltine	Fleurs
Modèle : Simulation, intermédiaire, prédiction (s). Modèle temporel de prédiction de l'impact par les deux agents et analyse de sensibilité des paramètres. Les deux agents ne peuvent cohabiter.				
Les types de modèles sont : EDO, équations différentielles ordinaires ; discret, équations de récurrence en temps discret ; simulations, où les équations du modèle ne sont pas pleinement listées et les seules solutions présentées proviennent de simulations. Les modèles sont classifiés comme simple, intermédiaire ou complexe, selon le nombre de paramètres et/ou d'hypothèses. L'utilisation du modèle est considérée selon des considérations de compréhension et de prédiction. Les prédictions impliquent que, en plus d'augmenter la compréhension du système, le modèle rend au moins une prédiction spécifique au regard de la gestion (g), du type d'agents qui devraient être sélectionnés (s), ou du rendu de la lutte biologique sur l'espèce cible (r).				

On peut constater que la plupart des modèles présentés dans le tableau 1.7 concernent des insectes granivores de la famille des Curculionidae. Les modèles utilisés sont essentiellement des simulations visant à mieux cibler l'impact requis sur la plante afin d'optimiser soit la sélection du (des) agent(s) soit le processus de lâcher. Par ailleurs, mis à part le modèle développé par [Caughley and Lawton \(1981\)](#), tous les autres modèles sont de type discret avec une structuration en âge ou stade de la plante et/ou de l'agent. A notre connaissance, aucun modèle de dynamique des populations d'un agent de lutte biologique folivore, tropical et multivoltine couplé à une plante envahissante cible, qu'elle soit annuelle ou pérenne, n'a

été construit, que ce soit en temps discret ou en temps continu, pour comprendre l'impact post-lâcher de l'agent.

1.4 La modélisation des dynamiques proie-prédateur

1.4.1 Les différents types de structures des modèles

Les modèles proie-prédateur classiques peuvent explorer les dynamiques des deux populations et être bien adaptés à la modélisation de la lutte biologique contre les espèces envahissantes. Le premier, basée sur le modèle de Lotka-Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1926b) suppose que les processus démographiques sont continus. Adapté aux espèces qui se reproduisent plus ou moins de manière continue au cours de l'année (Hassell, 1978) et basé sur des équations différentielles en temps continu (ODE), le modèle de Lotka-Volterra est à l'origine des modèles continus de dynamique de populations. Il a été adapté de manières très diverses, notamment sur les fonctions de croissance des deux populations en interaction et des réponses fonctionnelles du prédateur.

La deuxième perspective est basée sur le modèle de Nicholson-Bailey (Nicholson and Bailey, 1935) qui suppose que les processus démographiques sont en temps discret. Ce type de modèle est particulièrement adapté aux espèces univoltines qui observent une synchronisation des générations par l'influence de la saisonnalité, notamment en climat tempéré.

Les modèles présentés ci-dessus regroupent tous les individus d'une même population dans une variable unique, ce qui sous-entend que tous les individus ont le même rôle et le même impact, quelque soit leur âge ou leur taille. Les modèles structurés en classes permettent de rendre compte de la variabilité entre individus d'une même population, que ce soit concernant la consommation, les paramètres démographiques (croissance, fécondité), qui peuvent dépendre du stade de développement des individus. La différenciation des classes peut se faire sur les critères de l'âge, de la taille, du stade de développement (Caswell, 2001) (notamment pour les insectes holométaboles comme *C. janthina*).

Modèles structurés en temps discret : matrice de Leslie

Dans les modèles de type Leslie, l'effectif de chaque classe d'âge d'une population est décrite suivant sa fécondité et sa probabilité de passer à la classe d'âge supérieure (Leslie, 1945, 1948). Ce type de modèle, appelé modèle de Leslie, basé sur le fait que la durée d'une classe d'âge (en supposant que chaque classe a la même durée) s'écrit sous la forme matricielle :

$$\vec{N}_{t+1} = M\vec{N}_t \quad (1.1)$$

où $\vec{N}_{t+1}$ est un vecteur colonne contenant les effectifs de m classes d'âge de la population au temps $t+1$, et M est une matrice carrée de taille $m \times m$ contenant sur la première ligne les fécondités de chaque classe d'âge (de F_1 à F_m), et sur la sous-diagonale les $m - 1$ probabilités

de survie d'une classe d'âge à la suivante (de P_1 à P_{m-1}), tous les autres coefficients étant nuls (Caswell, 2001).

Ce type d'approche est utile pour décrire une population sans interactions. Cependant, dans le cadre d'interactions proie-prédateur, cette approche est plus complexe car les matrices sont inter-connectées. La complexité de tels modèles fait qu'ils sont peu utilisés pour décrire des systèmes en interactions.

Modèles structurés en temps continu

L'intégration d'une structure en âge dans un modèle en temps continu est plus complexe qu'en temps discret (Hassell, 1978). Lorsque la structure de la population (âge, taille...) est continue, on fait appel aux équations aux dérivées partielles (EDP), basées sur une variable du type $p(x, t)$ représentant le nombre d'individus dans la classe x au temps t (von Foerster, 1959; Caswell, 2001). Le traitement mathématique complexe fait que cette méthode est peu utilisée.

Si la structure est considérée comme une variable discrète, si les classes sont clairement délimitées dans le temps, des équations différentielles à retard peuvent être utilisées.

Les modèles à retard permettent de prendre en compte le délai entre le moment où les facteurs densité-dépendants affectent les processus démographiques et le moment où les conséquences sont effectives sur le taux de croissance des populations.

Les modèles de type Lotka-Volterra prévoient une stabilité locale, et l'incorporation de retard a été un des mécanismes explorés pour expliquer les fluctuations des populations observées. De nombreux auteurs ont introduits une structure d'âge dans le modèle de Lotka-Volterra, en restreignant l'attaque du prédateur à une seul stade la de proie (May, 1974; Murdoch et al., 1987). Les modèles avec retard sont particulièrement intéressants dans les systèmes hôte-parasitoïde en considérant le temps de développement du parasitoïde dans son hôte. En effet, le temps entre l'oviposition et le moment où le parasitoïde adulte émerge peut être relativement long selon les espèces. De manière générale, il est reconnu que l'intégration de délais a des effets déstabilisants sur les dynamiques de populations en interactions (Murdoch et al., 1987).

Modèles à retard

Les équations à retard, différentielles ou aux dérivées partielles, décrivent l'évolution d'une variable en fonction d'une ou plusieurs prises par cette variable dans le passé. L'utilisation d'un retard dans la description d'une dynamique souligne l'importance d'une certaine échelle de temps dans le processus considéré. Souvent, l'apparition d'un retard résulte de l'utilisation d'une structuration, implicite, de la variable considérée, par exemple une structuration en âge.

Un des premiers modèles à retard a été proposé par [Hutchinson \(1948\)](#). Afin de prendre en compte le délai entre le moment où les facteurs densité-dépendants affectent les processus démographiques et le moment où les conséquences sont effectives sur le taux de croissance, il a intégré à l'équation de la croissance logistique de Verhulst un retard :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) \quad (1.2)$$

où r est le taux de croissance de la population, K la capacité de charge ou capacité limite du milieu et τ le délai entre effets et conséquences de la densité-dépendance. Alors que le modèle logistique classique présente un point d'équilibre stable (K), le retard a ici un effet déstabilisant. Les dynamiques du modèle logistique à retard dépendent de la valeur $r\tau$, qui en fonction, permet un point d'équilibre monotonement stable, des oscillations amorties ou un cycle limite stable. Cependant, l'intégration de délais dans des modèles où le point d'équilibre est instable peut être un facteur de stabilité ([Beddington and May, 1975](#); [Murdoch et al., 1987](#)).

1.4.2 Bases de la modélisation en temps continu

Préliminaires

L'évolution en temps continu d'une population (N) peut être modélisée par l'équation différentielle ordinaire :

$$\dot{N} = \frac{dN}{dt} = \text{Naissances} + \text{Immigrations} - \text{Morts} - \text{Emigrations} = f(N) \quad (1.3)$$

avec N une variable représentant la densité d'une population. Ce modèle est dit *déterministe*.

Définition 1. Un équilibre de l'équation 1.3 est un point $N^* \in \mathbb{R}^n$ tel que $f(N^*) = 0$

La dynamique à long terme du système 1.3 est fournie par l'étude de la stabilité de ses équilibres.

Définition 2. Le point d'équilibre N^* de 1.3 est :

- *stable*, si pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\delta = \delta(\epsilon) > 0$ tel que :

$$\|N(0) - N^*\| < \delta \Rightarrow \|N(t) - N^*\| < \epsilon, \forall t \geq 0.$$

- *asymptotiquement stable* s'il est stable et δ peut être choisi tel que :

$$\|N(0) - N^*\| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*.$$

- *globalement asymptotiquement stable* s'il est asymptotiquement stable et :

$$\forall N(0) \in \mathcal{D}, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*.$$

Par ailleurs, le théorème de la méthode indirecte de Lyapunov permet de définir la stabilité d'un équilibre.

Théorème 1. Soit N^* un équilibre du système non linéaire (1.3), où $f : \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}^n$ est continue dérivable, et $\mathcal{D}$ est un voisinage de N^* . Soit la matrice jacobienne

$$J = \left. \frac{\partial f}{\partial N}(N) \right|_{N^*}$$

1. N^* est asymptotiquement stable si $\operatorname{Re}(\lambda_i) < 0$ pour toutes les valeurs propres λ_i de J .
2. N^* est instable si $\operatorname{Re}(\lambda_i) > 0$ pour au moins une valeur propre de J

La matrice jacobienne de $f(N)$ permet ainsi de conclure sur la stabilité locale de ses équilibres et de mener une étude qualitative du système.

Dans le cas des modèles à retard, la stabilité asymptotique locale d'une équation à retard non-linéaire s'obtient par libéralisation et étude de l'équation caractéristique. De façon analogue aux équations différentielles ordinaires, une équation à retard linéaire est asymptotiquement stable si toutes ses valeurs propres sont à parties réelles négatives. Mais contrairement aux équations différentielles ordinaires, l'équation caractéristique d'une équation différentielle à retard est pas un polynôme exponentiel. Il possède donc une infinité de racines.

Modèles de croissance d'une population

Le modèle le plus simple d'évolution d'une population est le modèle *exponentiel* dit malthusien, en référence aux travaux de [Malthus \(1798\)](#). Dans ce modèle, la population est caractérisée par des taux de naissances β et de mortalité δ constants dans le temps et indépendants de la taille de la population :

$$\frac{dN}{dt} = (\beta - \delta)N = r_N N, \quad \beta, \delta > 0 \quad (1.4)$$

où r_N est le taux de croissance de la population.

L'équation 1.4 possède une solution exacte obtenue par intégration :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N \Leftrightarrow N(t) = N(0)e^{r_N t} \quad (1.5)$$

Si $r_N < 0$, la population tend vers l'extinction. Si $r_N > 0$, la population croît de manière exponentielle. $r_N = 0$ est une valeur critique ou valeur de bifurcation. En cette valeur, le modèle change de comportement. Ce changement de comportement est appelé une *bifurcation*.

Dans le modèle exponentiel, les taux de naissance et de mortalité sont constants. [Verhulst \(1838\)](#) introduit dans son modèle logistique la notion de densité-dépendance dans les taux de

1.4. La modélisation des dynamiques proie-prédateur

naissances et de mortalité. Le milieu ne peut supporter qu'une taille maximale de la population qui est appelé *capacité du milieu* ou *capacité de charge*, K_N . Le modèle, dit *logistique*, s'écrit alors :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N} \right) \quad (1.6)$$

Par intégration, on obtient une solution explicite de $N(t)$:

$$N(t) = \frac{N(0)K_N}{N(0) + (K_N - N(0))e^{-r_N t}}$$

Cadre général de la modélisation de deux populations en interaction

La modélisation des systèmes proies-prédateurs consiste en l'expression couplée de deux variables dynamiques, N qui représente la densité de proies et P qui représente celle des prédateurs, les deux variables étant définies en $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$. Le cadre le plus populaire pour la modélisation des interactions entre une proie et son prédateur spécialiste suit la structure suivante :

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= r(N)N - f(N, P)P \\ \frac{dP}{dt} &= \chi f(N, P) - \delta(P)P \end{aligned}$$

où $r(N)$ est le taux de croissance densité-dépendant *per capita* de la proie en l'absence de prédateurs, $\delta(P)$ est le taux de mortalité des prédateurs *per capita*, $f(N, P)$ est la *réponse fonctionnelle* du prédateur, et χ est le taux de conversion des proies consommées en nouveaux prédateurs (Solomon, 1949; Holling, 1959b). Dans les modèles plantes-herbivores, la réponse fonctionnelle correspond à la biomasse de la plante consommée par un herbivore. Les termes de l'équation du prédateur peuvent être regroupés dans ce qu'on appelle la *réponse numérique*. La réponse numérique comprend généralement trois composantes : la croissance des prédateurs, leur reproduction et leur mort (Beddington et al., 1976).

1.4.3 Les réponses fonctionnelles et numériques

Les réponses fonctionnelles

La réponse fonctionnelle la plus simple a été proposée par Lotka (1925) et par Volterra (1926a). Il s'agit d'une relation linéaire avec la densité de la proie ou relation d'action de masse :

$$f(N, P) = aN$$

Autrement dit, la prédation augmente ou diminue proportionnellement avec le taux de rencontre entre le prédateur et la proie. La classification basique des réponses fonctionnelles a été proposée par [Holling \(1959b\)](#), qui en définit trois types, toutes indépendantes de P (Figure 1.16). La formulation des réponses fonctionnelles de Holling se base sur la division du temps du prédateur en deux périodes : la période de recherche de la proie (*search time*) et la période de consommation (*handling time*)

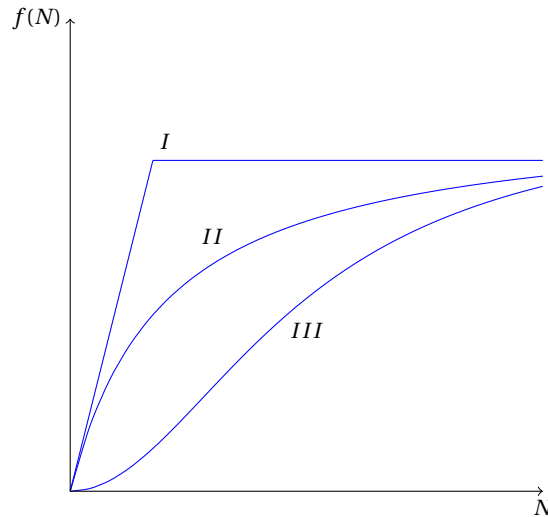


Figure 1.16 – Les réponses fonctionnelles du prédateur en fonction de la densité de proies : Holling de type I, II et III

Holling de type I En se basant sur une relation linéaire avec la densité de la proie, [Holling \(1959b\)](#) suggère que le prédateur recherche aléatoirement ses proies : le temps de recherche est négligeable tandis que le taux de recherche est constant quelque soit la densité de proies. Un niveau de saturation est atteint si le prédateur ne peut plus tuer davantage d'individus :
$$f(N) = \begin{cases} aN & \forall N < \bar{N} \\ a\bar{N} & \forall N \geq \bar{N} \end{cases}$$

Ce type de réponse fonctionnelle, observé par exemple sur des espèces de poissons consommant du saumon rouge ([Ricker, 1941](#)), est peu utilisé.

Holling de type II Plusieurs expériences répertoriées par [Holling \(1959b\)](#) montrent une fonction saturante de forme hyperbolique :

$$f(N) = \frac{aN}{1 + ahN}$$

où a est le taux de recherche du prédateur et h est la période de manipulation (*handling time*). Le taux de prédation est caractérisé par une décélération due au fait que le prédateur est limité par sa capacité à rechercher et à consommer ses proies. Cette réponse fonctionnelle est couramment observée chez un grand nombre de prédateurs, comme les insectes, les acariens, les poissons, etc ([Murdoch, 1973](#)).

La réponse fonctionnelle de Holling de type II peut également être paramétrée autre-

ment :

$$f(N) = \frac{aN}{1 + ahN} = \frac{cN}{d + N}$$

où c est le taux maximal de proies tuées par le prédateur et d est une constante de demi-saturation (densité de proies pour laquelle le taux de prédation est à la moitié de son maximum). On a donc $c = h^{-1}$ et $d = (ah)^{-1}$. Cette forme convient mieux pour la réponse fonctionnelle des herbivores folivores étant donné que la densité de proies n'est pas mesurée en individus mais en masse de feuilles. c correspond donc à la biomasse consommée par un herbivore par unité de temps.

Holling de type III Une expérience menée par [Holling \(1959b\)](#) avec des musaraignes a montré une réponse fonctionnelle de forme sigmoïde :

$$f(N) = \frac{cN^2}{d^2 + N^2}$$

Ce type de réponse fonctionnelle est caractéristique des prédateurs qui nécessitent un temps d'apprentissage avant de consommer leurs proies. Si la densité de la proie est faible, le prédateur doit apprendre à la reconnaître, puis il peut hésiter entre deux proies et enfin la prédation devient saturante lorsque la densité de proie est importante. Cette réponse fonctionnelle est observée également chez le zooplancton ([Morozov, 2010](#)).

Les réponses fonctionnelles de Holling considèrent que le taux de prédation par un prédateur est fonction de la densité de proies seulement. Cependant, il paraît plus réaliste de considérer que les prédateurs interfèrent entre eux. Mis à part les cas de coopération pour la chasse et la préhension des proies, il est probable que les rencontres entre prédateurs produisent de manière générale des interactions antagonistes. Ces interactions peuvent affecter l'efficacité du prédateur dans sa phase de recherche et de capture de la proie, c'est-à-dire, la réponse fonctionnelle du prédateur.

[Beddington et al. \(1975\)](#), puis [DeAngelis et al. \(1975\)](#) indépendamment, proposent une réponse fonctionnelle qui tient compte de la compétition par interférence entre les prédateurs. Ainsi, à la fois le temps de manipulation de la proie et le temps perdu pénalisent la durée de recherche. La forme de cette réponse fonctionnelle est donc :

$$f(N, P) = \frac{aN}{1 + awP + ahN}$$

Liens entre la réponse fonctionnelle et numérique

La plupart des modèles sont caractérisés par un taux de croissance des prédateurs directement proportionnel au nombre de proies tuées, ce qu'on appelle le principe de *conversion de biomasse* ([Ginzburg, 1998](#)). Cependant il n'est pas toujours pris en compte dans tous les modèles ([Ginzburg, 1998](#); [Berryman et al., 1995](#)). L'hypothèse de proportionnalité a longtemps été débattue au sein de la communauté scientifique ([Arditi and Ginzburg, 1989](#); [Berryman et al., 1995](#); [Ginzburg, 1998](#)). Cette hypothèse relève cependant d'une certaine réalité biologique,

notamment lorsque la mortalité des proies n'est pas obligatoire, comme par exemple dans le cas des herbivores « brouteurs » ou des parasites qui ne tuent pas obligatoirement leurs proies. Ainsi le taux de croissance du prédateur ne dépend pas du nombre de proies tuées et ces prédateurs peuvent avoir un effet négatif sur les proies en réduisant notamment leur fécondité (Berryman, 1992).

Leslie (1948) est un des premiers à ne pas respecter le principe de conservation de masse (Tableau 1.8). Il définit ainsi une croissance logistique du prédateur dont la capacité limite est directement proportionnelle à la densité des proies disponibles :

$$\frac{dP}{dt} = r_P P \left(1 - q \frac{P}{N} \right)$$

où r_P est la taux de croissance intrinsèque du prédateur et N/q est la capacité de charge des prédateurs. Le modèle de May a été appliqué notamment aux systèmes proie-prédateur chez les mammifères comme le système lynx du Canada – lièvre d'Amérique (Tyson et al., 2010).

Tableau 1.8 – Exemples de modèles proie-prédateur qui satisfont ou non le principe de conservation de masse

Non	Oui
Leslie (1948)	Lotka (1925), Volterra (1926a)
May (1974)	Holling (1959a)
Tanner (1975)	Rosenzweig and MacArthur (1963)
Berryman (1992)	DeAngelis et al. (1975)
Turchin and Hanski (1997)	Arditi and Ginzburg (1989)

Ce type de modèle est basé sur le ratio $\frac{P}{N}$ entre les prédateurs et les proies. Il permet une isocline nulle du prédateur non verticale ce qui est intuitivement raisonnable étant donné que la densité du prédateur à l'équilibre est dépendante de la densité des proies (Arditi and Ginzburg, 1989). Par ailleurs, ce type de modèle permet de contourner le *paradoxe de l'enrichissement* (un système devient instable lorsque le milieu est enrichi) et aussi le *paradoxe de la lutte biologique* (un équilibre stable avec une faible densité de proies est impossible) (Arditi and Ginzburg, 1989; Arditi and Berryman, 1991).

Une forme de ratio-dépendance apparaît dans la réponse fonctionnelle de Beddington et al. (1975) et DeAngelis et al. (1975). Arditi and Ginzburg (1989) suggère une simplification de son expression dans le cas où les interférences entre prédateurs sont fortes, *i.e.* $awP \gg 1$, ce qui donne une réponse fonctionnelle avec seulement deux paramètres :

$$f(N, P) = \frac{aN}{1 + awP + ahN} \approx \frac{aN}{awP + ahN} = \frac{cN}{dP + N} = \frac{cN/P}{d + N/P}$$

Plusieurs modèles ont ainsi pris en compte la compétition par interférences chez les pré-

dateurs (DeAngelis et al., 1975; Getz, 1991; Akcakaya, 1992; Gutierrez, 1992). Cette réponse fonctionnelle permet de prendre en compte une satiété du prédateur, dont la densité croît avec la densité de proies puis diminue quand cette dernière est élevée en raison d'une compétition par interférence entre prédateurs.

Les processus biologiques qui peuvent produire une telle réponse fonctionnelle des prédateurs sont, par exemple : (1) une chasse groupée du prédateur, (2) des défenses anti-prédation facultatives et coûteuses pour la proie, (3) des interactions sociales densité-dépendantes et chronophages entre les prédateurs, (4) des interactions agressives entre prédateurs lors de la phase de recherche de la proie (diminution de l'efficacité de capture), et (5) un nombre limité de sites de haute qualité où les prédateurs peuvent capturer rapidement leur proie (Abrams and Ginzburg, 2000).

1.4.4 Les modèles historiques utilisés en écologie des populations

Des modèles proie-dépendants aux modèles ratio-dépendants

Le modèle proie-prédateur proie-dépendant classique exhibe non seulement le fameux *paradoxe d'enrichissement* formulé par Hairston et al. (1960) et Rosenzweig (1971) mais aussi le *paradoxe de la lutte biologique* qui a été débattu par Luck (1990) puis Arditi and Berryman (1991).

Le *paradoxe de l'enrichissement* dit que l'enrichissement d'un système proie-prédateur (augmentation de la capacité de charge) conduit à une augmentation dans la densité du prédateur à l'équilibre mais pas de celle de la proie, déstabilisant ainsi l'équilibre positif. Par conséquence, il accroît la possibilité d'une extinction stochastique du prédateur. Seulement, des observations dans la nature ont montré que l'enrichissement d'un système, conduisant à une augmentation de la densité de la proie, ne déstabilise pas un état constant stable et ne permet pas une augmentation de l'amplitude des oscillations de systèmes déjà cycliques (Abrams and Walters, 1996).

Le *paradoxe de la lutte biologique* dit qu'on ne peut pas avoir une densité de proies à l'équilibre faible et stable, ce qui contredit plusieurs exemples de luttes biologiques réussies où la proie est maintenue à de faibles densités par rapport à sa capacité de charge (Arditi and Berryman, 1991). En réalité, ce paradoxe ne serait qu'un pur artefact créé par des hypothèses simplistes quant à la réponse fonctionnelle (Arditi and Berryman, 1991).

L'analyse d'un modèle proie-prédateur ratio-dépendant montre qu'il ne produit ni le paradoxe d'enrichissement ni le paradoxe de la lutte biologique (Hsu et al., 2001). Il permet également une extinction mutuelle comme issue possible d'une interaction proie-prédateur (Jost et al., 1999). Les modèles ratio-dépendants requièrent des densités élevées à la fois de proies et de prédateurs, tandis que les dynamiques les plus intéressantes se situent près de l'origine.

Les modèles proie-dépendants et ratio-dépendants sont des cas extrêmes et limitants ; les modèles proie-dépendants se focalisent entièrement sur la balance énergétique quotidienne des prédateurs, les modèles ratio-dépendants présupposent que les proies sont facilement détectables et que les dynamiques des prédateurs sont gouvernées par une densité-dépendance directe, où les densités de proie déterminent la taille du territoire défendu.

Le tableau 1.9 présente les principaux modèles proie-prédateur en temps continu utilisés et analysés en écologie des populations. Afin de pouvoir comparer entre-eux les modèles présentés dans le tableau 1.9, nous utiliserons les mêmes paramètres :

- r_0 est le taux de croissance intrinsèque de la proie
- k est la capacité de charge de la proie
- c est le taux maximal de proies tuées par un seul prédateur
- a est le taux de recherche du prédateur
- χ est le taux de conversion de proies tuées en nouveaux prédateurs
- d est une constante de demi-saturation
- δ_0 est le taux de mortalité du prédateur en absence de proie
- s_0 est le taux intrinsèque de croissance de population du prédateur
- q est la quantité minimale de proie (nombre ou biomasse) requise pour un prédateur

Le modèle de Lotka-Volterra

L'écologie mathématique est née avec les travaux d'Alfred Lotka et de Vito Volterra dans les années 1920. Ils ont proposé indépendamment et à peu près simultanément le premier modèle mathématique pour tenter de décrire l'interaction entre une population de proies et une population de prédateurs (Lotka, 1925; Volterra, 1926a). Dans leurs premiers travaux, la croissance de la population de la proie était exponentielle ce qui manquait de réalisme biologique. Ainsi, Volterra proposa un modèle dans lequel la proie croît de manière logistique en l'absence de prédateur (Volterra, 1931) :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} = \chi aNP - \delta_0 P \end{cases}$$

La proie (N) suit donc une dynamique de croissance de type logistique et la réponse fonctionnelle des prédateurs (P) est linéaire. La dynamique du prédateur suit le principe de conversion avec une croissance *per capita* directement proportionnelle au nombre de proies consommées. La mortalité du prédateur ne dépend que de sa propre densité.

Le comportement de ce système est qualitativement étudié à travers ses équilibres et leur

Tableau 1.9 – Liste de modèles proie-prédateur historiques en temps continu

Modèles	Réponse fonctionnelle
Modèle de Lotka (1925) $\frac{dN}{dt} = r_0 N - aNP$ $\frac{dP}{dt} = \chi aNP - \delta_0 P$	Holling Type I
Modèle de Volterra (1931) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - aNP$ $\frac{dP}{dt} = \chi aNP - \delta_0 P$	Holling Type I
Modèle de Rosenzweig and MacArthur (1963) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + N}$ $\frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + N} - \delta_0 P$	Holling Type II
Modèle de DeAngelis et al. (1975) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + bP + N}$ $\frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + bP + N} - \delta_0 P$	Ratio-dépendante
Modèle de Leslie (1948) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - aNP$ $\frac{dP}{dt} = s_0 P \left(1 - q \frac{P}{N}\right)$	Holling Type I
Modèle de Tanner (1975) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + N}$ $\frac{dP}{dt} = s_0 P \left(1 - q \frac{P}{N}\right)$	Holling Type I
Modèle d' Arditi and Ginzburg (1989) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{bP + N}$ $\frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{bP + N} - \delta_0 P$	Ratio-dépendante
Modèle de Turchin and Batzli (2001) $\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + N}$ $\frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + N} - \delta_0 P - \frac{s_0 q}{N} P^2$	Holling Type II

stabilité. Le modèle à l'équilibre s'écrit :

$$\begin{cases} r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - aNP = 0 \\ \chi aNP - \delta_0 P = 0 \end{cases}$$

Chapitre 1. Introduction générale

Les isoclines nulles dans le plan (N, P) sont :

$$\begin{aligned}\dot{N} = 0 &\Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_0}{a} \left(1 - \frac{N}{k}\right) \\ \dot{P} = 0 &\Rightarrow P = 0 \text{ ou } N = \frac{\delta_0}{\chi a}\end{aligned}$$

Ce modèle possède trois équilibres :

- E^0 : N et P sont absents
- E^1 : P est absent et N atteint sa capacité limite k
- E^* : N et P coexistent et P atteint un équilibre non nul.

$$\begin{aligned}E^0 &= (0, 0) \\ E^1 &= (k, 0) \\ E^* &= (N^*, P^*) = \left(\frac{\delta_0}{\chi a}, \frac{r_0}{a} \left(1 - \frac{\delta_0}{\chi a k}\right)\right).\end{aligned}$$

Le point d'équilibre E^* a un intérêt biologique si et seulement si $\frac{\delta_0}{\chi a} < k$.

La trajectoire du couple (N, P) du modèle de Volterra est présentée dans la figure 1.18.

Le modèle de Rosenzweig-MacArthur

Le modèle de [Rosenzweig and MacArthur \(1963\)](#) prend en compte la croissance logistique des proies et fait intervenir une satiété des prédateurs avec une réponse fonctionnelle Holling de type II :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + N} \\ \frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + N} - \delta_0 P \end{cases}$$

Les isoclines nulles dans le plan (N, P) sont :

$$\begin{aligned}\dot{N} = 0 &\Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_0}{c} \left(1 - \frac{N}{k}\right) (d + N) \\ \dot{P} = 0 &\Rightarrow P = 0 \text{ ou } N = \frac{\delta_0}{\chi c - \delta_0}\end{aligned}$$

Ce modèle possède trois équilibres :

$$\begin{aligned}E^0 &= (0, 0) \\ E^1 &= (k, 0) \\ E^* &= (N^*, P^*) = \left(\frac{d\delta_0}{\chi c - \delta_0}, \frac{r_0 d \chi}{k} \frac{k(\chi c - \delta_0) - d\delta_0}{(\chi c - \delta_0)^2}\right).\end{aligned}$$

E^* est positif si $\chi c > \delta_0$ et si $k(\chi c - \delta_0) > d\delta_0$, d'où $k > \frac{d\delta_0}{\chi c - \delta_0}$.

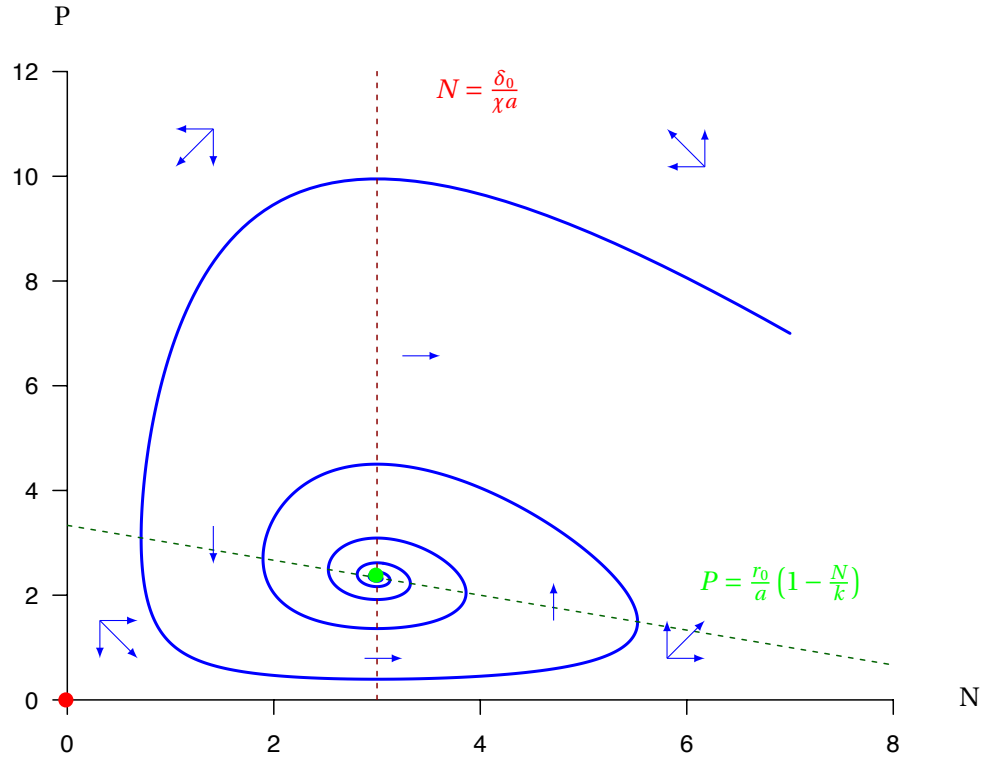


Figure 1.17 – Trajectoires du modèle de Volterra avec croissance logistique de la proie ($r_0 = 2$, $k = 10$, $a = 0.6$, $\chi = 1.66$, $\delta_0 = 3$). Les trajectoires convergent vers E^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles. E^0 est instable (point rouge)

La matrice jacobienne du système s'écrit :

$$J = \begin{bmatrix} r_0 \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - \frac{cdP}{(d+N)^2} & -\frac{cN}{d+N} \\ \frac{\chi cdP}{(d+N)^2} & \frac{\chi cN}{d+N} - \delta_0 \end{bmatrix}$$

À l'équilibre E^0 , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^0} = \begin{bmatrix} r_0 & 0 \\ 0 & -\delta_0 \end{bmatrix}$$

J_{E^0} a pour valeurs propres r_0 et $-\delta_0$. E^0 est un point selle.

À l'équilibre E^1 , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^1} = \begin{bmatrix} -r_0 & -\frac{ck}{d+k} \\ 0 & \frac{\chi ck}{d+k} - \delta_0 \end{bmatrix}$$

J_{E^1} a pour valeurs propres $\lambda_1 = r_0$ et $\lambda_2 = \frac{\chi ck}{d+k} - \delta_0$. L'étude du signe de λ_2 permet de définir une valeur critique de la capacité limite de la proie k^c :

$$\begin{aligned} \lambda_2 = 0 &\Leftrightarrow \frac{\chi ck^c}{d+k^c} - \delta_0 = 0, \\ &\Leftrightarrow k^c = \frac{d\delta_0}{\chi c - \delta_0} \end{aligned}$$

Deux cas se présentent :

- $k < k^c$, les deux valeurs propres sont négatives, d'où E^1 est stable. Le prédateur ne se maintient pas dans le milieu.
- $k > k^c$, λ_1 est négative et λ_2 est positive et donc E^1 est un point selle.

À l'équilibre E^* , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^*} = \begin{bmatrix} \frac{r_0\delta_0}{k\chi c} \frac{k(\chi c - \delta_0) - d(\chi c + \delta_0)}{\chi c - \delta_0} & -\frac{d\delta_0}{\chi} \\ \frac{r_0}{kc} (k(\chi c - \delta_0) - d\delta_0) & 0 \end{bmatrix}$$

Cet équilibre est stable si $tr(J_{E^*}) = \lambda_1 + \lambda_2 < 0$, et si $det(J_{E^*}) = \lambda_1 \lambda_2 > 0$. Ici, $det(J_{E^*}) > 0$.

$$tr(J_{E^*}) < 0 \Leftrightarrow k > d \frac{\chi c + \delta_0}{\chi c - \delta_0}$$

E^* est stable si $k > k^s = d \frac{\chi c + \delta_0}{\chi c - \delta_0}$. Trois cas sont possibles lorsque k augmente :

- $k < k^c$: E^* est biologiquement impossible
- $k^c < k < k^s$: E^* est stable
- $k > k^s$: E^* est un foyer instable qui présente un cycle limite. Plus k est grand, plus l'amplitude du cycle limite est grande.

Le modèle de [Rosenzweig and MacArthur \(1963\)](#) décrit le *paradoxe de l'enrichissement* ([Rosenzweig, 1971](#)). L'enrichissement du milieu peut avoir un impact négatif sur la stabilité d'un écosystème : le système passe d'une situation stable dans un milieu pauvre, à une situation de trajectoires périodiques. Ce changement de stabilité du système induit une bifurcation qui est appelée *bifurcation de Hopf*. Le paramètre r_0 n'affecte pas la stabilité qualitative, mais affecte les aspects quantitatifs des dynamiques : des valeurs basses de r_0

1.4. La modélisation des dynamiques proie-prédateur

produisent des cycles longs de forte amplitude, tandis que des valeurs hautes produisent des oscillations plus courtes et moins extrêmes.

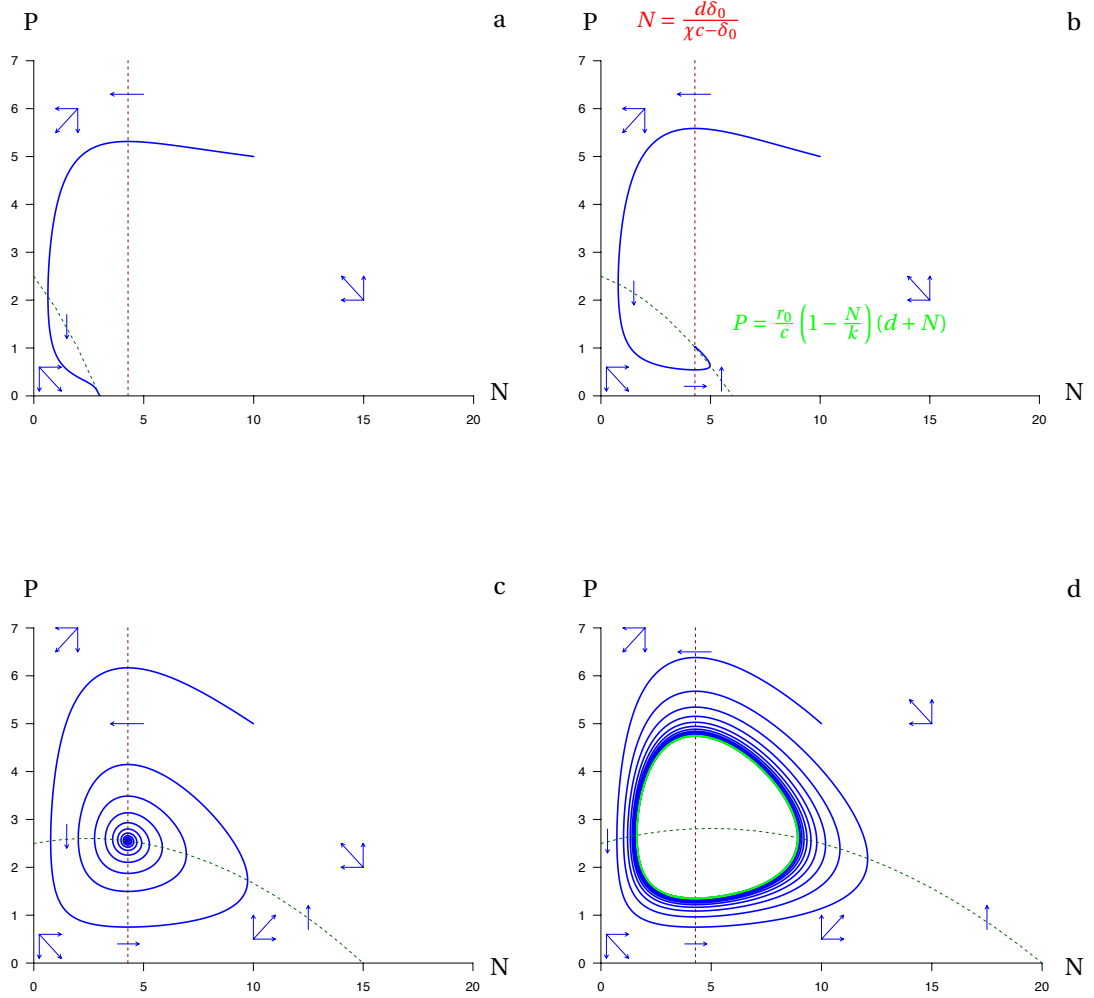


Figure 1.18 – Trajectoires du modèle de Rosenzweig-MacArthur ($r_0 = 5$, $c = 20$, $d = 10$, $\chi = 0.5$, $\delta_0 = 3$). Pour la figure *a*, $k = 3$ et la trajectoire converge vers E^1 . Pour la figure *b*, $k = 6$ et la trajectoire converge lentement vers E^* . Pour la figure *c*, $k = 15$ et la trajectoire converge en oscillant vers E^* . Pour la figure *d*, $k = 20$ et la trajectoire s'éloigne de E^* et converge vers un cycle limite stable.

Modèle de DeAngelis

Le modèle de [DeAngelis et al. \(1975\)](#) prend en compte une réponse fonctionnelle de type hyperbolique avec une interférence mutuelle des prédateurs :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + bP + N} \\ \frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + bP + N} - \delta_0 P \end{cases}$$

Le modèle de DeAngelis est dynamiquement très similaire au modèle de Rosenzweig-MacArthur (il s'en rapproche lorsque $b \rightarrow 0$). L'interférence mutuelle entre les prédateurs réduit l'efficacité de consommation à hautes densités de prédateurs, provoquant ainsi un rétrocontrôle positif sur leur densité. Cela a un effet stabilisant et, de manière générale, les oscillations de ce modèle tendent à être réduites. En posant $d = 0$ dans le modèle de DeAngelis, on obtient le modèle ratio-dépendant analysé par [Arditi and Ginzburg \(1989\)](#).

Les isoclines nulles dans le plan (N, P) sont :

$$\begin{aligned} \dot{N} = 0 &\Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_0(k - N)(d + N)}{ck - rb(k - N)} \\ \dot{P} = 0 &\Rightarrow P = 0 \text{ ou } P = -\frac{d}{b} + \frac{\chi c - \delta_0}{\delta_0 b} N \end{aligned}$$

Ce système possède trois équilibres :

$$\begin{aligned} E^0 &= (0, 0) \\ E^1 &= (k, 0) \\ E^* &= (N^*, P^*) \end{aligned}$$

$$\text{où } N^* = \frac{-k(\chi c - \delta_0 - r_0 b \chi) + \sqrt{\Delta}}{2r_0 b \chi} \text{ avec } \Delta = (\chi c - \delta_0 - r_0 b \chi)^2 k^2 + 4r_0^2 b^2 \chi \delta_0 k > 0$$

$$\text{et } P^* = \frac{(\chi c - \delta_0)N^* - \delta_0 d}{\delta_0 b}$$

La condition d'existence de ce point d'équilibre est que $\chi c > \delta_0$.

La matrice jacobienne du système s'écrit :

$$J = \begin{bmatrix} r_0 \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - \frac{c(d + bP)P}{(d + bP + N)^2} & -\frac{cN(d + N)}{(d + bP + N)^2} \\ \frac{\chi cP(d + bP)}{(d + bP + N)^2} & \frac{\chi cN(d + N)}{(d + bP + N)^2} - \delta_0 \end{bmatrix}$$

À l'équilibre E^0 , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^0} = \begin{bmatrix} r_0 & 0 \\ 0 & -\delta_0 \end{bmatrix}$$

J_{E^0} a pour valeurs propres r_0 et $-\delta_0$. E^0 est un point selle.

À l'équilibre E^1 , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^1} = \begin{bmatrix} -r_0 & -\frac{ck}{d+k} \\ 0 & \frac{\chi ck}{d+k} - \delta_0 \end{bmatrix}$$

J_{E^1} a pour valeurs propres $\lambda_1 = r_0$ et $\lambda_2 = \frac{\chi ck}{d+k} - \delta_0$. L'étude du signe de λ_2 permet de définir une valeur critique de la capacité limite de la proie k^c comme dans le modèle de [Rosenzweig and MacArthur \(1963\)](#).

À l'équilibre E^* , la matrice jacobienne devient :

$$J_{E^*} = \begin{bmatrix} r_0 \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - \frac{\delta_0((\chi c - \delta_0)N - \delta_0 d)(\chi c - \delta_0)}{cbN} & -\frac{\delta_0^2}{c} \left(1 + \frac{d}{N}\right) \\ \frac{\delta_0((\chi c - \delta_0)N - \delta_0 d)(\chi c - \delta_0)}{\chi cbN} & \frac{\delta_0^2(d + N)}{\chi cN} - \delta_0 \end{bmatrix}$$

Modèle de Turchin et Batzli

Le modèle de [Turchin and Batzli \(2001\)](#), appelé « variable territory model », est basé sur un modèle développé par [Bazykin \(1974\)](#), et partage des caractéristiques à la fois des modèles de Rosenzweig-MacArthur et de May. L'équation du prédateur dans le *modèle à territoire variable* ressemble à celle du modèle de Rosenzweig-MacArthur à l'exception de l'addition d'un second terme de mortalité densité-dépendante du prédateur (« terme d'attroupement » selon [Turchin and Batzli \(2001\)](#)) qui est inversement proportionnel à la densité de proies. La capacité de charge du prédateur est directement proportionnelle à la biomasse de proies présentes. L'effet de ce terme d'attroupement est de rendre la croissance du prédateur de type logistique, partageant ainsi des similarités avec le modèle de May. [Turchin \(2003\)](#) remarque que pour $N \gg d$, le modèle à territoire variable devient le modèle de May. Le modèle de Turchin est comparable au modèle de May du fait que la taille du territoire du prédateur change avec la disponibilité en nourriture.

Le modèle de [Turchin and Batzli \(2001\)](#) s'écrit ainsi :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d+N} \\ \frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d+N} - \delta_0 P - \frac{s_0 q}{N} P^2 \end{cases}$$

Ce modèle présente un foyer stable à l'équilibre. Cependant, cet état est difficile à résoudre analytiquement, mais est l'unique solution réelle des équations.

Soit (n, p) cet équilibre, n et p vérifient les deux conditions suivantes :

$$\begin{cases} p = \frac{r_0(d+n)(k-n)}{ck} \\ 0 = -n^3 + n^2 \left(k - 2d - \frac{ck}{r_0 s_0 q} (\chi c - \delta_0) \right) + n \left(2dk - d^2 + \frac{\delta_0 dck}{r_0 s_0 q} \right) + kd^2 \end{cases}$$

Nous utiliserons par la suite pour décrire l'interaction entre *C. janthina* et *R. alceifolius* une forme composite des modèles de [Turchin and Batzli \(2001\)](#) et de [Beddington et al. \(1975\)](#).

1.5 Objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est de mieux connaître les interactions entre l'agent de lutte biologique et sa plante hôte afin d'élaborer un modèle de dynamique « insecte-plante » qui rende compte de l'impact de *C. janthina* sur les populations de *R. alceifolius* sur le long terme en fonction de l'altitude à La Réunion.

L'élaboration d'un modèle de dynamique des populations de *C. janthina* qui rend compte de son impact sur *R. alceifolius* en fonction de l'altitude et des saisons peut permettre d'appréhender sur le long terme l'efficacité de la tenthrède dans le contrôle biologique de *R. alceifolius*. Pour cela, nous avons caractérisé dans un premier temps les traits d'histoire de vie majeurs de l'agent de lutte biologique *C. janthina*, à savoir l'influence de la température sur la durée de développement et la survie de ses stades pré-imaginaux (œuf, larve, nymphe), le comportement d'oviposition des femelles, la fécondité, la consommation foliaire des larves. Les observations et les données recueillies nous ont permis par la suite de construire un modèle et de le paramétrer afin de déterminer les éléments clés explicatifs des variations de l'efficacité de l'agent selon l'altitude à La Réunion.

Le manuscrit de cette thèse s'articule en deux grandes parties correspondant d'une part à quatre chapitres consacrés à l'étude des interactions entre *C. janthina* et *R. alceifolius* ([chapitre 2](#) à [chapitre 5](#)) et d'autre part à deux chapitres consacrés à la modélisation de la dynamique du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* selon l'altitude à La Réunion ([chapitre 6](#) et [chapitre 7](#)).

La tenthrède *Cibdela janthina* fait partie de la famille des Argidae, une famille de symphytes,

comprenant un peu plus de 900 espèces de part le monde. Bien que considérées comme des ravageurs potentiellement importants en agriculture, peu d'espèces de cette famille ont été étudiées dans le cadre d'une lutte biologique contre une espèce végétale envahissante (Regas-Williams and Habeck, 1979; Badenes-Perez and Johnson, 2007). Avant son lâcher en milieu naturel à La Réunion, *C. janthina* a fait l'objet d'observations sur son comportement dans son aire d'origine à Sumatra. Nous présenterons dans le chapitre 2 des éléments d'histoire de vie et de comportement de l'agent dans son nouvel environnement à La Réunion en nous appuyant sur des données et observations obtenues au laboratoire et sur le terrain.

Depuis son lâcher, il a été observé que le niveau de contrôle des massifs de *R. alceifolius* par la population de *C. janthina* diffère selon l'altitude à La Réunion. Ce niveau de contrôle dépend d'interactions « insecte–plante » régulées par des facteurs abiotiques (climat) et biotiques (interactions inter- et intraspécifiques). Nous nous sommes donc intéressés dans le chapitre 3 à préciser l'influence de la température sur la distribution en altitude de *C. janthina* à partir d'études menées au laboratoire sur la survie et la durée de développement des stades pré-imaginaux de l'insecte. Par la suite, dans le chapitre 4, nous apporterons des données quantitatives recueillies sur le terrain sur le degré de succès de cette lutte biologique en fonction de l'altitude sur deux zones géographiques distinctes à La Réunion.

Afin de paramétrer un modèle de dynamique des populations de *C. janthina* et *R. alceifolius*, nous avons étudié dans le chapitre 5 des traits de vie supplémentaires de *C. janthina*, comme la consommation des larves ou encore la fécondité des adultes femelles, puis nous avons précisé en quoi ces traits de vie particuliers et les interactions spécifiques entre les différents stades de l'insecte et sa plante hôte contribuent au succès de la lutte biologique contre *R. alceifolius* à basse altitude.

Enfin, nous avons consacré deux chapitres à la modélisation des dynamiques de l'agent et de sa plante hôte. Le chapitre 6 présente un modèle stochastique de simulation de la probabilité d'établissement annuel et pluriannuel de populations de *C. janthina* en fonction de la taille du lâcher initial, de la stochasticité démographique (chapitre 3 et chapitre 5) et de la variabilité environnementale (chapitre 3) en fonction de l'altitude à La Réunion. Enfin, le chapitre 7 présente l'élaboration d'un modèle déterministe basé sur des équations différentielles ordinaires ou avec retard qui rendent compte des équilibres observés entre *C. janthina* et *R. alceifolius* à trois altitudes présentant des dynamiques différentes. Ce chapitre comprend également un début d'analyse mathématique des modèles à équations différentielles ordinaires et avec retard. Des simulations des modèles avec ou sans retard sont effectuées à partir de valeurs des paramètres de développement de l'insecte obtenues dans le chapitre 3 et de paramètres d'interaction avec sa plante hôte obtenues dans le chapitre 5. Des analyses de sensibilité sont conduites par la suite en utilisant deux méthodes d'étude des sensibilités locales et globales (méthodes FAST et FME) afin de déterminer l'influence des différents paramètres des modèles sur les dynamiques du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* en fonction de l'altitude.

2 Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

2.1 Introduction

The sawfly *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) native to Sumatra was introduced on La Réunion (France, Indian Ocean) in 2007 to control the giant bramble *Rubus alceifolius* (Rosaceae), one of the most invasive plants on this island ([Le Bourgeois et al., 2013](#)).

Before the launch of the biological control program on *R. alceifolius* in La Réunion, this biological control agent was only known by an adult description ([Saini and Thind, 1989](#)). In the pre-release phase, host specificity tests and observations on the life cycle of *C. janthina* were performed.

Host specificity testing is a critical step in a biological control program. Generally, the choice of plants to test is based on a centrifugal phylogenetic approach ([Wapshere, 1974](#)). Considering the biology of the potential biological control agent, adults are usually placed with the plant species in a choice or non-choice oviposition test and the damaging stage (adults and/or larvae) for feeding test. Host specificity tests of *C. janthina* were realized in the native range (Sumatra, Indonesia) and in quarantine in La Réunion (France). The realized host range of *C. janthina* was assessed in Sumatra ([van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009](#)), whereas the fundamental host range, including native, exotic and cultivated plant species of La Réunion, was studied in La Réunion. We thus surveyed the current observed field host range of *C. janthina* in its introduced area of La Réunion and provided some results and predictions of the magnitude of impact on non-target plants.

A common attribute in Hymenoptera is sex determination through arrhenotokous parthenogenesis, in which fertilized eggs develop as females and unfertilized eggs develop as males ([Heimpel and de Boer, 2008](#)). Since arrhenotokous parthenogenesis was detected in *C. janthina* as no mating was achieved in quarantine conditions always leading to a male progeny, a female-biased sex ratio was observed in the fields. Ideally, sex ratios are determined from

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

rearing studies because they can change during the period of adult activity; however, this was not possible as all our attempts to rear *C. janthina* continuously in our laboratory failed. We thus interested in the quantification of this biased sex ratio during an outbreak of *C. janthina* adults in La Réunion.

During the process of host specificity testing and surveys and observations made in Sumatra, no evidence of any adult feeding activity was noticed, excepted drinking activity on rain droplets on the leaves (van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009). However, its is known that adult sawflies including Argidae are nectar and pollen feeders (Jervis and Vilhelmsen, 2000). The lack of observations on the *C. janthina* adults feeding activity in its native range has led to an unexpected situation where outbreaks of adults during the establishment phase were seen feeding on lychees *Litchi chinensis* flowers. Population level consequences of increased weed pollination by introduced hymenoptera are relatively unexplored (Hanley and Goulson, 2003; Stokes et al., 2006). We provided some observations on *C. janthina* adults feeding activity in a context of a natural habitat where both native and exotic plants cohabit.

We also provided some notes and observations on the current natural enemies of *C. janthina* in La Réunion compared to those of its native range. As we did not success in completing the whole life cycle of *C. janthina* in our laboratory conditions, most of the observations described in this study were performed on *C. janthina* stages in natural conditions.

The objectives of our study were to provide some morphological measurements helping therefore practitioners to determine the sex of adults and larval instars in the fields, to assess the current field host range and, more specifically, to improve our knowledge on the habits and behavioral features of this biological control agent and on the Argidae family as well.

2.2 Material and methods

2.2.1 Description of stages

Descriptions of the different stages of *Cibdela janthina* were made using a binocular microscope (Leica). Adults and larvae used for it were coming from the field

The body length and width as well as the length of the anterior wings of adults were measured on 30 females and 30 males using a digital calliper with a precision of 0.01 mm.

The lengths of 30 eggs from genitalia of dissected females, of 30 eggs laid in nerves since one day and of 30 eggs few days before hatching (< 10 days) were measured using a micrometric scale under a binocular microscope (Leica)

The length and width of cocoons were measured from last instar larvae collected in the field that had build their cocoon in plastic containers in the laboratory.

Larval head capsule widths were measured using a large sample of larvae of *C. janthina* collected from a *R. alceifolius* thicket on the south-eastern side of the island (55°34'31" East and 21°19'58" South at 700 m asl) during an outbreak in winter 2010. Larvae were preserved in 70% alcohol and sorted out for measurements of their head capsule width. To avoid bias with the dilatation of the head due to the absorption of alcohol, heads were removed from the body and kept around 10 min at the air. When head bristles were dry, heads were ready to be measured. Larval head capsule widths were measured across the widest part of the head when viewed dorsally using a micrometric scale under an optic binocular microscope (Leica). The precision of the micrometric scale was adapted to the head size to maximize the precision of the measure: 12.5 μm for L1 to L3, 15.0 μm for L4, 17.5 μm for L5, 22.5 μm for L6 and L7. The range of variation of head capsule width (r.v. = max[width] - min[width]) was determined for each instar. A total of 200 larvae per instar was measured.

2.2.2 Life history and habits

Field host range

Informations about the feeding behaviour of larvae and plant species attacked by larvae were also collected during several monitorings of the impact of the biological control agent on *R. alceifolius* populations since the release in 2007 or were provided by farmers and by different stakeholders of this bicontrol program.

Habitat overlapping between a specific plant species and *Cibdela janthina* was qualitatively assessed considering the altitudinal range of both species and habitat overlapping between *Rubus alceifolius* and the plant species.

The adverse indirect effects on a plant species was scored using the qualitative scale for

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

retrospectively assess the magnitude of adverse environmental effects proposed by [Suckling and Sforza \(2014\)](#) in their Table 2.

Adult flight, mating and feeding activity

The sex-ratio and feeding habits of adults *in natura* were studied during an outbreak of adults at the edge of a primary rain forest at 1220m a.s.l. (21°11'58" South and 55°25'56" East). The number of male and female adults and their feeding activity were recorded, as well as the plant species on which they rested, during four slow walks of 15 minutes along three sites distant from each other of approximatively 50 m.

Oviposition

The diel pattern of egg-laying was determined using cohorts of male and female adults released on egg-free potted plants of *R. alceifolius* in insect-proof cages outside near the laboratory. To take into account of the natural sex-ratio, 75 female and 25 male adults were collected in the field near *R. alceifolius* thickets (55°35'53" East and 21°18'40" South at 1075 m a.s.l.) at the end of the afternoon before the day of the experiment, and kept in plastic containers in the laboratory during one night at room temperature. In the morning, the 75 collected females and the 25 collected males were released on a healthy undamaged potted *R. alceifolius* plant grown inside a cylindrical meshscreened field cage (2.5 m in height by 3 m in diameter, Synthetic Industries, Gainesville, GA, USA). Every half an hour from 6:00 h to 18:00 h, the number of females laying eggs or searching for an oviposition site were counted for each leaf of the plant. The experiment consisted in three replicates. The variations of temperatures and solar irradiance for each replicate are presented in [section 2.6](#).

Natural enemies and anti-enemy defenses

Field behaviors details of *C. janthina* habits and cases of predation were based on observations made in La Réunion between 2010 and 2013 during different monitoring surveys or on artificially infested potted plants.

A case of “passive predation” by a sticky plant on *C. janthina* adults was studied in October 2012. Large number of dead adults of *C. janthina* are indeed regularly observed stuck by the hooked hairs of the twigs and the pods of the evergreen *Desmodium intortum* (P. Mill.) Urban (Fabaceae), an exotic ruderal plant that was introduced in La Réunion as a cattle fodder and that often grows near *R. alceifolius* thickets. To assess the “predation potential” of *D. intortum* on *C. janthina* adults, the number of males and females adults trapped on twigs and pods were counted in 16 quadrats of 50 x 50 cm placed on a *D. intortum* plots near a *R. alceifolius* thicket after an outbreak.

2.2.3 Statistical methods

For eggs lengths at three different incubation times, differences in mean lengths were tested for significance by analysis of variance (ANOVA). The comparison of coocon size between males and female was accomplished with the Student's *t*-test.

Generalized additive mixed models (GAMM ([Zuur et al., 2009](#))) were used to investigate the relationship between females activity (ratio between the number of females in oviposition or in oviposition site searching activity and the female population size) and hour of day, temperature, and irradiance. GAMMs employ smoothing functions that allow non-linear relationships to be modelled. Data suggested that *C. janthina* adults activity patterns may vary through hour of day in a non-linear manner. Mixed models allow the inclusion of random effects to account for correlation structure in the data ([Zuur et al., 2009](#)). Such an approach was required here due to the repeat sampling of females. Hour of day, temperature and irradiance were included as non-linear smoothed terms, with the degree of smoothing determined internally during the fitting process ([Zuur et al., 2009](#)). Model fit was assessed by calculating the percentage of deviance explained using modified script. These analyses were performed using 'mgcv' package in R ([R Core Team, 2013](#)). All statistical test and charts were performed with R software ([R Core Team, 2013](#)).

2.3 Results

2.3.1 Description of stages

Adults

The adults are attractive, metallic bluish-black coloured. As the females are bigger than males, distinction between them in the fields is easy (Table 2.1). Anterior wings are dark blue smoky hyaline, while hind wings are clearer. Body is smooth, shining and pubescent. Head, antennae and legs are dark blue to black and antennae filiform.

Table 2.1 – Mean ($\pm$ SE) body length and width and anterior wing length of female and male adults of *Cibdela janthina*

Sex	Length (mm)	Width (mm)	Length of anterior wing (mm)
Female	10.35 $\pm$ 0.09	3.30 $\pm$ 0.04	10.21 $\pm$ 0.10
Male	7.55 $\pm$ 0.16	2.39 $\pm$ 0.04	7.15 $\pm$ 0.12

Eggs

Eggs are ovoid in shape and pale yellow at oviposition. Once deposited, the egg will mature (into an embryo) by which its volume will increase, swelling, thereby, the surrounding tissue. The egg length significantly increased over the incubation time, 1.32 $\pm$ 0.01 mm ($\pm$ SE) at female emergence, 1.42 $\pm$ 0.01 mm one day after oviposition and 1.68 $\pm$ 0.02 mm just before hatching (ANOVA, $F = 494.8$, $df = 2,87$, $P < 0.0001$).

Larvae

The neonate eruciform larvae lack ornamentation and are white at emergence. The cephalic capsule sclerifies in one hour approximately, becoming black. Larvae turn bright green after ingestion of their first meals, becoming quite cryptic due to the matching of its colour to the host plant. Thoracic legs are brown at tips and prolegs are white and non-functional. The body surface is shiny, greyish-white and unpunctuated for the four first instars. At the fifth instar, two black punctuations on the 2nd and the 3rd legs terga on the dorsal side appear. Abdominal segments are adorned with rows of small tubercles that become more conspicuous in the latter instars. Some male larvae turn light blue with the middle terga turning yellow. Female larvae at the last instar vary greatly in color, from greyish to pink or purple, in that, becoming quite aposematic (Fig. 2.1).

The head capsule widths increased linearly with instar ($HCW = 0.295 + 0.37 \times instar$, $R^2 = 0.997$) without overlapping (Table 2.2).

Cocoons

Table 2.2 – Larval head capsule widths of *Cibdela janthina*

Instar	Head capsule widths (mm)		
	Mean $\pm$ SE	Range ¹	Ratio
I	0.675 $\pm$ 0.002	0.138	–
II	0.935 $\pm$ 0.003	0.188	0.72
III	1.235 $\pm$ 0.003	0.213	0.76
IV	1.597 $\pm$ 0.004	0.240	0.77
V	1.875 $\pm$ 0.004	0.263	0.85
VI	2.102 $\pm$ 0.004	0.225	0.89
VII	2.439 $\pm$ 0.004	0.293	0.86

¹ Range of variation = max[width] - min[width].

The cocoons of sawflies are made of silk, or silk with soil, leaves, twigs, frass, etc., incorporated with them. *Cibdela janthina* cocoons are roughly oval with double walls. The outer wall is netted with small irregularly spaced openings on the sides (Fig. 2.1). The inner wall is parchment-like and adhering to the outer wall along a linear attach. Cocoons are light brown in color and their size was significantly bigger for females than for males (Student's *t*-test, *t* = 14.879, *df* = 53, *P* < 0.0001) (Table 2.3).

Table 2.3 – Length and width of *Cibdela janthina* cocoons according to pupa sex

Sex	Cocoon length (mm)	Cocoon width (mm)	Pupa body length (mm)
Female	12.51 $\pm$ 0.32	6.89 $\pm$ 0.23	10.14 $\pm$ 0.29
Male	9.45 $\pm$ 0.26	5.05 $\pm$ 0.19	7.68 $\pm$ 0.28

2.3.2 Life history and habits

Field host range in La Réunion

In La Réunion, since its introduction in 2007, eggs and larvae of *C. janthina* have been observed on its target plant *R. alceifolius* (the only *Rubus* of the subgenus *Malachobatus* in La Réunion), and on three *Rubus* species from the subgenus *Idaeobatus*. There has been only one report of an attack on garden strawberries *Fragaria x ananassa* (Table 2.4).

As the indigenous *Rubus apetalus* Poir. var. *apetalus* and the endemic *Rubus apetalus* Poir. var. *glaber* grow at high altitudes, feeding damages are isolated and most of eggs laid on them does not hatch. Although egg survival seems to be low on the exotic *R. fraxinifolius*, damages may be important often leading to a dieback. The recent introduced exotic *R. idaeus* suffers more damages, however, this plant is not cultivated for commercial purposes in La Réunion.

Adult flight and mating

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

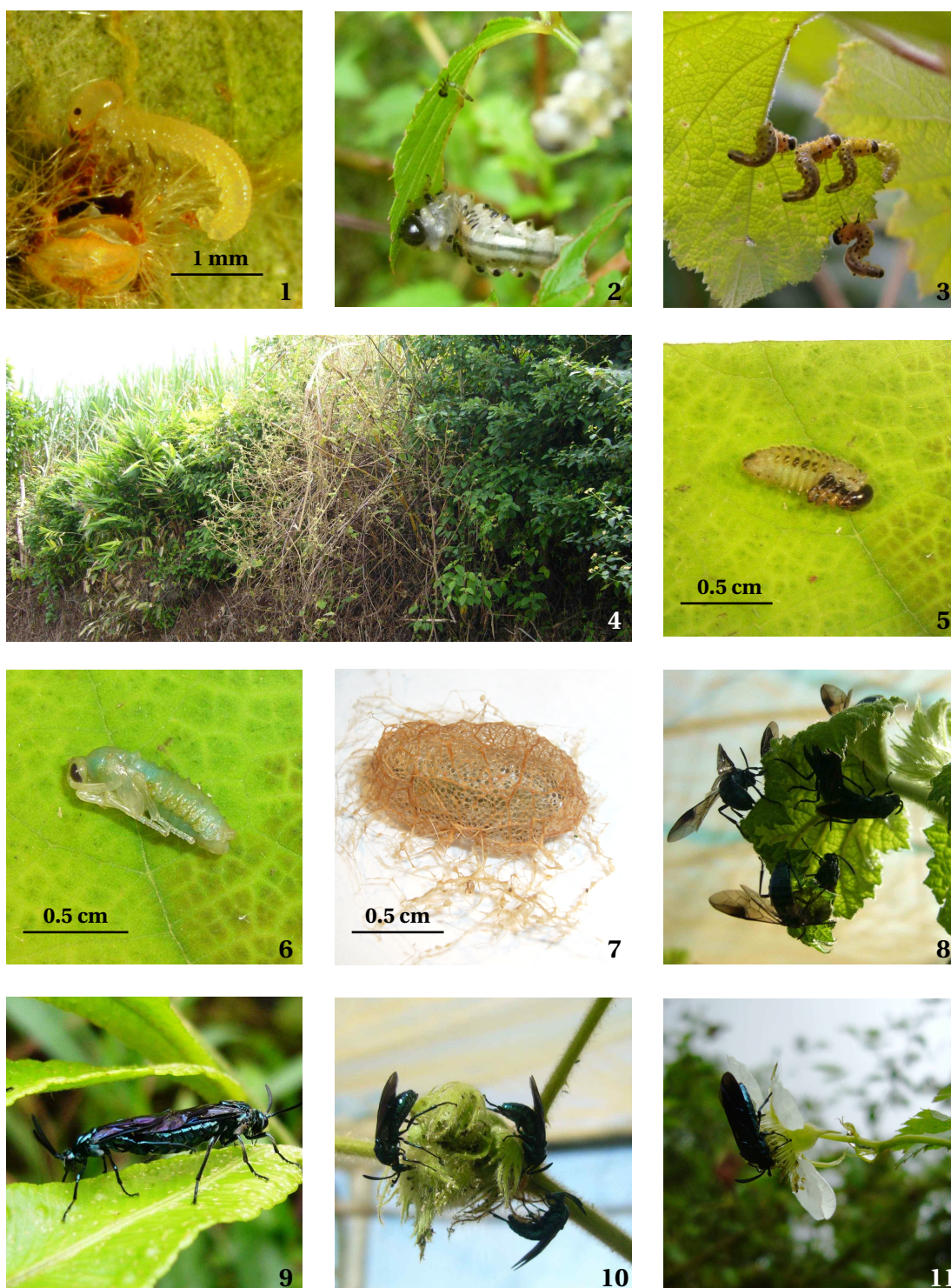


Figure 2.1 – (1) Hatching; (2) Mature and neonate larvae of *Cibdela janthina* on *Rubus fraxinifolius* in La Forêt de Mare Longue at 200 m a.s.l. in May 2010; (3) Mature larvae feeding gregariously on *R. alceifolius* at La Plaine des Palmistes at 1000 m a.s.l. in February 2013; (4) Defoliated *R. alceifolius* thicket; (5) Pre-pupa; (6) Pupa; (7) Cocoon; (8) Females ovipositing at the apex of an *R. alceifolius* stem; (9) Mating on a fern leaf; (10) Females feeding on honeydew produced by aphids; (11) Female feeding on a *R. fraxinifolius* flower.

Table 2.4 – Field host range of *Cibdela janthina* larvae in La Réunion.

Plant species	Status ¹	Larval development ²	Habitat overlapping ³	Adverse impact ⁴
<i>Rubus alceifolius</i> Poir.	I	+	–	–
<i>Rubus apetalus</i> Poir. var. <i>apetalus</i>	N	Unknown	Poor	Minor
<i>Rubus apetalus</i> Poir. var. <i>glaber</i> (Cordem.) F. Friedmann	N	Unknown	Poor	Minor
<i>Rubus idaeus</i> L.	R, C	+	High	Moderate
<i>Rubus fraxinifolius</i> Poir.	I, C, O	+	Moderate	Moderate
<i>Fragaria x ananassa</i> (Weston) Duchesne ex Rozier	C, E	Unknown	High	Minimal

¹Plant status in La Réunion is as follows: C = cultivated in private gardens; E = economic important species; I = invasive exotic; N = native; O = ornamental; R = rare exotic.

²Complete larval development has been observed in the field '+' or is 'Unknown' as no last instar has been observed feeding on the specific plant species.

³Habitat overlapping between a specific plant species and *Cibdela janthina* was qualitatively assessed considering the altitudinal range of both species and habitat overlapping between *Rubus alceifolius* and the plant species.

⁴The adverse indirect effects on a plant species was scored using the scale for retrospectively assessing the magnitude of adverse environmental effects proposed by [Suckling and Sforza \(2014\)](#) in their Table 2 (minimal, minor, moderate, major and massive)

Female adults have shown a good ability to fly and are regularly observed in areas far from areas where their host plant is abundant, for example on the West Coast or in the cirque of Cilaos where *R. alceifolius* is not growing.

Observations in the mornings during peaks of adult flight activity indicated that females were more abundant than males. Sex ratio of adults, based on counts of 1068 adults in three hours during an outbreak in October 2012 at the edge of La Forêt des Makes, was 307 males to 761 females, that is only 29% of males (Table 2.5).

Adults swarm around *R. alceifolius* thickets in large numbers during warm and sunny days, momentarily landing on the upper surface of plants leaves without distinction between their natural host plant and others species. The flight activity is considerably reduced in shaded area. During the cooler periods of the day, or on overcast, rainy days, the adults rest on either the upper or lower leaf surfaces.

Mating occurs on the upper side of leaves of any plant around, mostly after 10 am under the sun, but we also observed matings at twilight or under the rain. Although no competition between males for the access to a female has been observed, matings are often disturbed by adults flying around the couple. The male approaches and grabs the female using its hind pair of legs. Once in copula, the two sexes are joined by their abdominal apices with their heads looking in opposite directions (Fig. 2.1). We did not notice the duration of the mating because of the numerous disturbs, but we noticed that mating duration was more than 10 min.

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

Adult feeding activity

The feeding activity of *C. janthina* adults was mostly observed in females than in males. It consisted in imbibing dew droplets and feeding honeydew secreted by aphids on flower buds but mostly pollen and nectar of plants from many families in La Réunion (Fig. 2.1), as Rosaceae (e.g. the giant bramble *Rubus alceifolius*, the Atherton raspberry *Rubus fraxinifolius*, the West Indian raspberry *Rubus rosifolius*, the peach *Prunus persica*), Anacardiaceae (e.g. the Brazilian pepper *Schinus terebinthifolius*), Sapindaceae (e.g. the lychee *Litchi chinensis*), Asteraceae (e.g. the mistflower *Ageratina riparia*, the Mexican fleabane *Erigeron karvinskianus*), Araceae (e.g. the arum lily *Zantedeschia aethiopica*), Verbenaceae (e.g. the wild sage *Lantana camara*), Hypericaceae (e.g. *Hypericum lanceolatum*), etc. Although we did not quantify the feeding activity, females of *C. janthina* were observed feeding on flowers of different plant species (Table 2.5).

Oviposition

During the search of an oviposition site, the female walked rapidly on the upper or the lower face of the leaf and hit it with her antenna. It pinched all surfaces (leaf surface, leaf edge, veins and even stipules) with its terminal terga and, when an oviposition site is suitable, it placed on the lower face of the leaf, along a nerve, facing the petiole. The female deposited eggs on one of the four young leaves with lamina not completely expanded at the tip of branches of *R. alceifolius*, whereas it oviposited on all available leaves without distinction between leaf position from apex nor leaf size on *R. fraxinifolius*.

The female uses its saw-like ovipositor to incise the main or the adjacent nerves and deposited its eggs side by side in long rows of variable length and number. During the embryonic development, the nerve tissues around the eggs reacted to the incision and the leaf curled up. Females do not need to mate for oviposition to occur but unmated females produce only males.

The first observed flight in the oviposition behaviour experiment in cages occurred at 07:00 h, whereas the sunrise was at 6:20 in March 2013. The egg-laying and searching for an oviposition site activities began between 06:30 and 07:00 h. The peak of female activity is higher at 09:00 h and then decreased and stopped at dusk (Fig. 2.2). On average during a day, 10.4 ± 1.2 % (SD = 10.3%, n=72) of the females population was ovipositing or searching for an oviposition site (Annexe 2.6).

The generalized additive mixed model explained 72.1% of variance in the data. Hour of day was the variable found to the greatest influence on the females activity, whereas activity slightly increased with temperature and irradiance has no significant effect (Table 2.6). Females of *C. janthina* were most active in ovipositing or searching for an oviposition site between 08:30 - 10:30 h. A regular decline in activity was observed in the afternoon until a complete cessation at noon (Fig. 2.3).

Table 2.5 – Female and male adults encountered resting on plants and nectar foraging activity during a three-hours monitoring at the edge of Forêt des Makes, an evergreen forest at 1220 m a.s.l.

Plant species	Family	Status ¹	Invasiveness ²	Females	Males	Feeding ³
<i>Acacia mearnsii</i>	Fabaceae	Ex	5	1	0	–
<i>Ageratina riparia</i>	Asteraceae	Ex	5	112	38	Yes
<i>Aphloia theiformis</i>	Aphloiaceae	In	–	5	1	–
<i>Boehmeria macrophylla</i>	Urticaceae	Cr	1	1	2	No
<i>Boehmeria penduliflora</i>	Urticaceae	Ex	5	9	3	No
<i>Boehmeria stipularis</i>	Urticaceae	En	–	10	3	No
<i>Citrus limon</i>	Rutaceae	Ex	1	1	0	No
<i>Duchesnea indica</i>	Rosaceae	Ex	4	9	2	No
<i>Erigeron karvinskianus</i>	Asteraceae	Ex	5	13	9	Yes
<i>Forgesia racemosa</i>	Escalloniaceae	En	–	3	0	No
Fern species	–	–	–	80	20	–
Graminoids species	Poaceae	–	–	24	11	–
<i>Hedychium gardnerianum</i>	Zingiberaceae	Ex	5	67	28	–
<i>Hypericum lanceolatum</i> subsp. <i>lanceolatum</i>	Hypericaceae	En	–	7	2	No
<i>Hydrangea macrophylla</i>	Hydrangeaceae	Ex	4	3	2	–
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Ex	5	1	0	No
Mosses	–	–	–	0	2	–
<i>Monimia rotundifolia</i>	Monimiaceae	En	–	4	1	–
<i>Persicaria capitata</i>	Polygonaceae	Ex	4	2	3	No
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae	Ex	5	1	1	–
<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	Ex	4	27	9	–
<i>Rubus alceifolius</i>	Rosaceae	Ex	5	235	107	–
<i>Rubus apetalus</i> var. <i>apetalus</i>	Rosaceae	In	–	5	0	–
<i>Solanum mauritianum</i>	Solanaceae	Ex	5	43	20	–
<i>Weinmannia tinctoria</i>	Cunoniaceae	En	–	6	2	–
<i>Zantedeschia aethiopica</i>	Araceae	Ex	4	92	41	Yes

¹ Plant botanical status in La Réunion is as follows: Cr = cryptogenic; In = indigenous; En = Endemic; Ex = exotic

² The invasiveness scale used here ranged from 1 (low invasive) to 5 (highly invasive) and was developed by C. Lavergne ([Conservatoire Botanique National de Mascarin, 2010](#)) specifically for the flora of La Réunion

³ Nectar foraging activity: '–' no flowers, 'No' flowers present but no feeding activity, 'Yes' feeding activity

Table 2.6 – Results from a generalized additive mixed model (GAMM) describing the relationship between the average percentage of females in oviposition activity and hour of day, temperature and irradiance

Explanatory variable ¹	e.d.f. ²	F	P-value
s(Hour of day)	7.46	12.60	<0.0001
s(Temperature)	4.97	3.00	0.012
s(Irradiance)	1.00	0.24	0.627

¹ Smoothed term fitted for the three explanatory variables

² Estimated degrees of freedom for non-linear smoothed terms

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

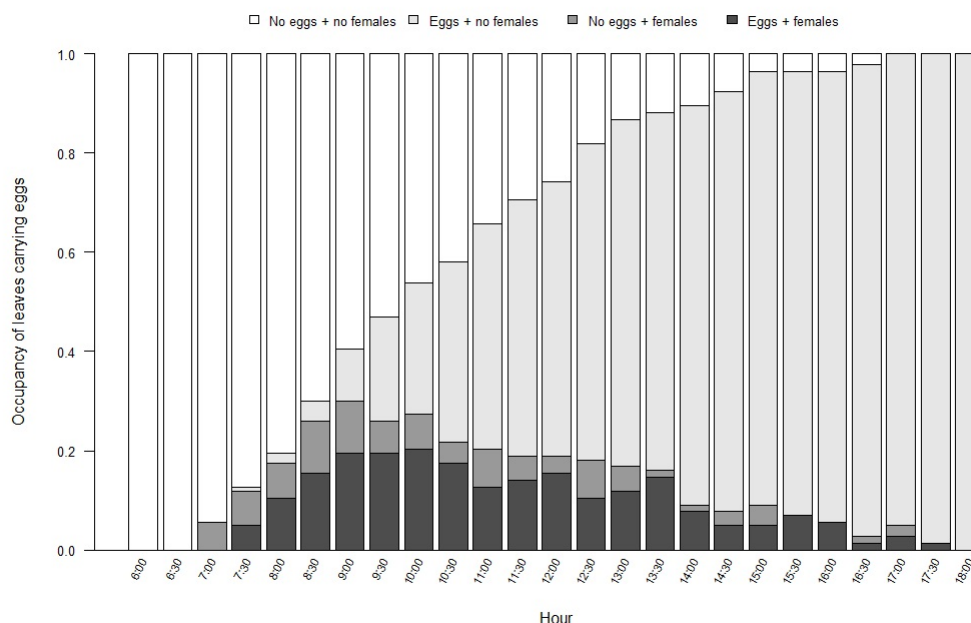


Figure 2.2 – Mean occupancy rate of leaves that have received eggs at the end of the day using three cohorts of 75 *Cibdela janthina* adult females on three potted *Rubus alceifolius* in insect-proof cages during the whole duration of the experiments. White bars indicate the proportion of leaves without eggs nor ovipositing females, yellow ones indicate the proportion of leaves containing eggs without ovipositing females, grey bars indicate the proportion of leaves that receives their first eggs and black bars indicate the proportion of leaves containing eggs and ovipositing females.

Larval behavior

When first observed after hatching, most larvae were either resting or feeding on the trichomes around their egg. Since hatching of the same clutch of eggs is quasi simultaneous, all larvae went to the closer leaf margin and started a feeding site. Neonate larvae feed gregariously. As they grow they move as a group onto new and larger leaves until the third to fourth instar, then they disperse throughout the plant and feed mostly individually.

As the males have on average one less instar than females, they enter in pre-pupae few days before the latter. After reaching the last instar, the larva decreases its consumption rate and discharges its remaining feces one day before pupation.

Pupation and adult emergence

When larval development is complete, the larva drop from a leaf on the ground. The larva constructs first a tough silk cocoon, then inside a thin cocoon inside and turns into a pre-pupa.

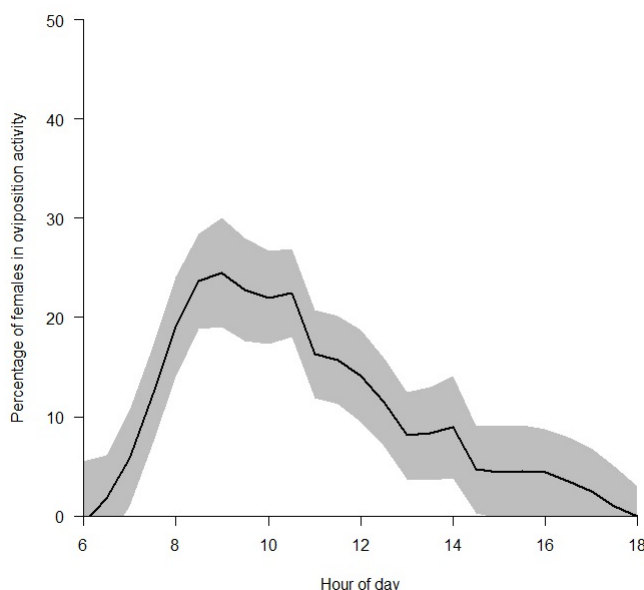


Figure 2.3 – The average percentage of females in oviposition activity as a function of hour of day. Sunrises and sunsets were approximately at 6:20 am and 6:30 pm, respectively. The solid line represents predicted values from a generalized additive mixed model (GAMM), while the shaded region depicts the 95% confidence interval around predictions

The pupa is bright green (Fig. 2.1). When the adult is ready to emerge out of its cocoon, it slits the thin cocoon along the length, and then cut out a hole in the tough cocoon and fly away.

Natural enemies and anti-enemy defenses

Although the initial *C. janthina* population in La Réunion was carefully imported without its main parasitoid, namely *Proterops borneoensis* Szépligeti (Hymenoptera: Braconidae: Ichneutinae), we have observed some natural enemies of larvae and adults during several field surveys. At the beginning of their development, eggs escape predation as they are deeply inserted in leaf nerves. However, as they grow, the nerve split during development, thereby exposing eggs to desiccation and to predators, but we did not observed cases of predation on eggs even by ants.

Curiously we did not observed predation by ants on larvae, however, they were able to destruct cocoons and feed pupae. When touched by ants, larvae swung their body rapidly or dropped down of the leaf. Free-living larvae, particularly the last instars, can also drop off the plant when disturbed. The stimuli eliciting this escape behavior seems to be visual or mechanical (by vibration, touching). On the ground, they curl their body so that the abdomen protects the head. Even neonates larvae stopped feeding when approached by ants on leaves

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

and raised their abdomen. We observed that ants retreated after to have approached larvae without contacting them. We also noticed that ant colonies of *Solenopsis* sp. changed quickly their foraging track to avoid a *C. janthina* larva placed on it after having try to bite it without success.

We observed direct and indirect predation on adults by the African common toad *Amietophrynus gutturalis* Power (Fig. 2.4). However, it is more likely that the main natural enemy of *C. janthina* in La Réunion is an entomopathogenic fungus *Beauveria* sp. (Clavicipitaceae) causing white muscardine disease. This fungus has a great impact on all larval instars, pre-pupae, pupae and adults of both sexes (Fig. 2.4), mainly during the rainy season, making rearings in the laboratory from *C. janthina* populations coming from the fields particularly difficult.



Figure 2.4 – (1) A feces constituted of *Cibdela janthina* adults, likely from a toad; (2) and (3) Adults of *C. janthina* trapped on *Desmodium intortum* twigs and pods; (4), (5) and (6) Adult female, larva and pupa parasitized by *Beauveria* sp., respectively.

The number of adults trapped on *D. intortum* twigs and pods was not significantly different according to individuals sex (Wilcoxon's test, $W=445$, $P=0.39$) with a density of 31.8 ± 6.16 (1 SE) and 26.6 ± 6.32 females and males trapped per *D. intortum* square meter, respectively (Fig. 2.4).

The adults of *C. janthina* adopted a defence mechanism against predators when catch in

spider nets called the death-feigning or thanatosis, a state of immobility assumed by many animals in response to external stimuli. Field observations have shown a high ability of *C. janthina* adults to escape to spider nets, especially in La Réunion to *Nephila inaurata* (Nephilidae). When caught in the spider net, adults of *C. janthina* adopted a death-feigning behavior leading the spider to throw away the living insect even after having bitten it.

Vein-cutting behavior

A vein-cutting behaviour has been observed in larvae from the fourth to the last instar of *C. janthina* feeding on *R. alceifolius* leaves in the fields (Fig. 2.5). This behaviour is present in its native area in Sumatra on *R. alceifolius*, but has not been observed on the exotic *R. fraxinifolius* nor on the indigenous *R. apetalus* var. *apetalus* in La Réunion. When last instar larvae were placed artificially on the edge of a leaf, they began to feed during less than a minute, and then went to the base of the leaf at the insertion between the leaf blade and the petiole, cut the main vein that irrigated the feeding site and went back to it to continue feeding.

During field observations we also observed vein-cutting at a larvae group scale. When a leaf was almost fully consumed by a group of larvae, one larva left the group to reach the next leaf. This larva cut the main veins of one side of the leaf, then immediately reached the former group and all the larvae moved to feed on the part of the next leaf distal to the cuts.



Figure 2.5 – An example of vein-cutting with a L4 larva feeding distal to several nerve cuts near the petiole insertion. Notice also a L3 larva molting into L4

2.4 Discussion

Field host range

Larval monophagy and oligophagy are prevailing feeding strategies of sawflies including Argidae (Pemberton, 2000; Buckingham, 2001; Badenes-Perez and Johnson, 2007; Blank et al., 2010).

The host range of *C. janthina* in its native area, in Sumatra (Indonesia), is strictly limited to *Rubus* species from the subgenus *Malachobatus*: *Rubus alceifolius* Poir., *R. chrysophyllus* Reinw. ex Miq., *R. elongatus* Sm., *R. moluccanus* var. *angulosus* Kalkman, *R. moluccanus* var. *discolor* (Blume) Kalkman, *R. moluccanus* var. *obtusangulus* Miq. and *R. pyrifolius* Sm. (van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009).

Despite, in La Réunion, *C. janthina* adults are able to oviposit eggs on all *Rubus* species and on the cultivated strawberry in the absence of its target weed and in a no-choice oviposition situation, great differences are observed in the field between *Rubus* plants both in *C. janthina* establishment and feeding impact.

Assessing the risk to non-target plants requires analysis of at least two components: the probability of the biological control agent to establish on non-target species and the potential damages inflicted on it. Both the high development and consumption rates of larvae allow a significant impact on *R. alceifolius* and *R. idaeus* in La Réunion. It seems that egg mortality is high in *R. fraxinifolius* as eggs are not deeply inserted in leaves nerves and may be exposed to dessication. However, the only presence of abundant egg masses on all leaves of *R. fraxinifolius* even without larval feeding can cause partial to total stem dieback leading to the death of the plant.

The fact that *C. janthina* oviposits and feeds on non-target plants of the same genus than the target weed is not an isolated case. Among the few sawflies that have been released as biological control agents of weeds, *Priophorus morio* (Hymenoptera: Tenthredinidae), initially released in Hawaii against the prickly Florida blackberry *Rubus argutus* in 1967, caused little damages on two native *Rubus* the Hawai blackberry *R. hawaiiensis* and the 'akala *R. macraei* as well as on its target host *R. argutus* (Pemberton, 2000).

Simberloff and Stiling (1996) noted that a number of biological control introductions had adversely affected non-target native species, but because monitoring of impacts was rarely carried out, the known examples might be the tip of an iceberg. However, more recently, Suckling and Sforza (2014) showed in their review that weed biological control agents have a biosafety track record of >99% of cases avoiding significant non-target impacts on plant populations, despite 76 of the 140 cases of recorded non-target impacts were in the same genus of the target plant. Such a phenomenon, known as spillover (Suckling and Sforza, 2014), occurs generally from initial large insect populations and does not lead to long term impacts on plant population levels.

Louda et al. (2003) reviewed three weed biological control historical cases provided by quantitative data on nontarget effects and pointed some critical patterns: attacks on noneconomic close relative native species in the absence of the target weed (e.g., *Rhinocyllus conicus* (Curculionidae) against the thistle *Carduus nutans* in USA), release into new, geographically disjunct ecosystems where native species are acceptable feeding, ovipositional, and possibly developmental hosts (e.g., *Lariius planus* (Curculionidae) against the thistle *Cirsium arvense* in USA), host specificity tests not sufficient to predict relative use among acceptable hosts in the field (same example as the latter), natural or artificial dispersal of the biocontrol agent between different geographical ecosystems with their own number of native relatives in the flora making the same agent either relatively safe or relatively dangerous (e.g., *Cactoblastis cactorum* (Pyralidae) against *Opuntia* spp. originally introduced in Nevis Island in the Caribbean Islands in 1967 but that had spread in Cuba, then in Florida).

In La Réunion, the indigenous *R. apetalus* var. *apetalus* and the endemic *R. apetalus* var. *glaber* grow from c.a. 1000 up to 2200 m asl whereas survival and development rates of *C. janthina* pre-imaginal stages dramatically drop at this altitude range (Mathieu et al., 2014) being insufficient to control their target weed *R. alceifolius* above 1100 m. Thus, it is likely that *C. janthina* will not have significant adverse effects on these two native *Rubus*. Despite the fact that *R. fraxinifolius* is frequently cultivated in creole gardens and suffer defoliation and dieback from *C. janthina*, it is considered to be an exotic species. *Rubus fraxinifolius* is currently invasive in disturbed and anthropized areas, whereas *R. idaeus* is considered to be potentially invasive (Conservatoire Botanique National de Mascarin, 2010).

Adult flight and mating

Genetic, cytoplasmic, and behavioral factors all contribute to sex determination in the Hymenoptera. These three factors are linked in various ways through arrhenotokous parthenogenesis (arrhenotoky), a dominant and ancestral pattern of sex determination in the Hymenoptera, in which fertilized eggs develop as females and unfertilized eggs develop as males (Heimpel and de Boer, 2008). Arrhenotokous parthenogenetic reproduction is common in Hymenoptera and in Symphyta as well. Virgin females of *C. janthina* were able to lay non-fertilized eggs which produced viable male adults. Arrhenotoky has been confirmed in Tenthredinidae and in other Hymenoptera where females have the capacity of determining the sex of their progeny by means of controlling the fertilization of eggs at oviposition (Craig et al., 1992).

The mating sequence with male flighting around female before mating occurred and the presence of sensilla much longer on male antenna than in female suggested that males may be attracted by virgin females. Matings are also relatively scarce. This suggested that virgin females of *C. janthina* may produce a distance sex pheromone to attract males. Chemicals that act as long distance attractants have been found in sawfly species in the family Diprionidae, Tenthredinidae, Pamphilidae and more recently in Pergidae (Schmidt et al., 2006). However,

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

we need to be careful on the possible existence of a distance sex pheromone in *C. janthina* as we did not directly test this hypothesis and, to our knowledge, that no study has been carried out on sex pheromones in an Argidae species.

The mating behaviour observed in *C. janthina* is typical for most sawflies. The behaviour of males before and during mating is as the behavioral mating process summarized by [Schmidt et al. \(2006\)](#).

Adult feeding activity

Adult sawflies feed on a range of sugar sources, including floral and extrafloral nectar, whereas pollen feeding has been reported for only a few species (e.g., from the families Xyelidae, Argidae, and Tenthredinidae) ([Benson, 1950](#); [Jervis and Vilhelmsen, 2000](#)). [Capinera \(2008\)](#) precised that newly emerged tenthredinids will drink rain or dew droplets, but latter, they can feed on honeydew, but they feed most typically on pollen and nectar, thus helping somewhat in pollination, whereas several species do not feed at all. Adult sawflies have been also observed feeding on plant tissues, such as the argid *Sphacophilus apios* Ross grazing on the leaf pubescence of the larval food plant ([Jervis and Vilhelmsen, 2000](#)). Little is known about the impact of adult food uptake on longevity and fecundity in hymenopteran sawflies ([Benson, 1950](#); [Jervis and Vilhelmsen, 2000](#)).

Floral nectar can be used to fuel several physiological processes in Symphyta: egg production, somatic maintenance and locomotion (mainly flight). Compared with other potential foods, floral nectar is generally low both in proteinaceous materials and in lipids, but is high in carbohydrates. The large lipid demand for egg yolk formation (symphytan eggs are yolk-rich) would be satisfied by the conversion, via the tricarboxylic cycle, of nectar sugars (early on in life, however, the fat body reserves carried over from the larval stage could supply much or all of the demand) ([Jervis and Vilhelmsen, 2000](#)).

Oviposition

Insects display a large number of behavioural, developmental and physiological events which are controlled by endogenous clock-like processes. An array of daily behaviours such as general locomotor activity, flight, mating, oviposition, egg hatch, pupariation and pupal eclosion may be governed by circadian oscillators, whereas various seasonal phenomena such as the onset of diapause, or larval growth rates, by photoperiodic clocks.

The daily activity of *C. janthina* females follows somewhat the one observed in the diprionid *Neodiprion fulviceps* with a peak of activity at around noon ([Tisdale and Wagner, 1991](#)).

Females did not exhibit maternal care for their eggs clusters as *Sericoceros mexicanus* Kirby (Hymenoptera: Argidae) ([Smith and Janzen, 2003](#)) nor display the aggressive actions of females *Themos olfersii* (Klug) (Hymenoptera: Argidae) to protect their eggs ([de Souza Dias, 1975](#)).

Aggregation of eggs laid by different females is commonplace for diprionid sawflies on conifers. However, there is no evidence of a positive response of ovipositing females to stimuli from other females or from eggs, and egg grouping apparently arises as a result of a limited availability of suitable oviposition sites (Codella and Raffa, 1995; Blümke and Anderbrant, 1997). Although few studies have dealt with aggregative oviposition pattern in sawflies, oviposition from a different *C. janthina* female occurs mainly on leaves that have already eggs in a context of a large availability of oviposition sites.

Natural enemies and anti-predator defenses

Active predation on adults and larvae by the exotic and potentially threatening gecko *Phelsuma grandis* Gray (Gekkonidae) native from Madagascar has been recently recorded from dissected stomachs of several individuals in La Réunion (Dervin et al., 2013). The most harmful natural enemy of *C. janthina* in La Réunion is likely to be the entomopathogenic fungus *Beauveria* sp.. However, the strain of this fungus has still to be determined.

In Sumatra, some Salticidae spiders prey on *C. janthina* adults (van Achterberg and Desmier de Chenon, 2009). The spider *Oxyopes quadridentatus* Thorell (Oxyopidae) was reported causing more damage by feeding on the young larvae and the adults. However, van Achterberg and Desmier de Chenon (2009) argued that parasitoids have a greater impact on *C. janthina*. A species of Eulophidae (Chalcidoidea) destroys a large quantity of eggs once a year during the period where there is less rain. The braconid *Proterops borneoensis* (Braconidae) attacks young larvae and is able to reduce the population by more than 90%. In Hainan (China) the cocoons of *C. chinensis* were heavily infected by a *Conura* sp. near *xanthostigma* Dalman (Chalcididae), but this parasitoid has not been found on *C. janthina* in Sumatra.

Sawflies have evolved a wide range of defenses in response to selection from predation (Codella and Raffa, 1993). Such defenses can be categorized as primary, secondary or tertiary, depending on when in the predation sequence (detection, capture or handling) they operate. Neonates to L4 instar of *C. janthina* turned bright green during consumption of leaf, becoming quite cryptic due to the matching of this colour to the host plant and could prevent by this crypsis the detection by predators. Late instars may utilize the opposite strategy and evade attack through aposematism, or advertising their unsuitability to predators using their conspicuous colouration (blue and yellow for L5 males, greyish to pink or purple for L6 females). Petre et al. (2007) found that extracts from several body parts of *Arge pagana* and *A. pullata* proved to be effective as deterrents against ants, paralysing rapidly feeding ants. The oligopeptides, namely the pergidin and the lophyrotomin, responsible for this deterrent effect were recently found in *C. janthina* larvae from La Réunion (Boevé et al., 2014).

As most of sawflies larvae live on leaves of their host plant, typically along the leaf edge where they are exposed to natural enemies, they have developed different defence mechanisms to escape predation during the capture or handling events. Secondary defences in *C. janthina* operate in the larval stage by escape mechanism through the ability to drop from leaves when

Chapitre 2. Life-history and behavior of the introduced biological control agent *Cibdela janthina* in La Réunion

disturbed. This escape behavior is commonly observed in Tenthredinidae and Diprionidae (Heads and Lawton, 1985; Wagner et al., 1986).

Thanatosis as a tertiary defence is typically adopted by *C. janthina* adults when handled by spiders. This mechanism was also observed in some small tenthredinid and other argid adults (Benson, 1950).

Vein-cutting behavior

This behavior consists in clipping or cutting veins, or “trenching” entire leaves before feeding distal to the cuts on leaves, therefore deactivating canal-borne defenses in latex- or resin-bearing plants (Dussourd and Eisner, 1987; Becerra and Venable, 1990; Becerra, 1994, 2003; Dussourd and Denno, 1991, 1994).

Vein-cutting is commonly considered to be an attribute of specialist herbivores and this behavior is believed to be a primary adaptation for countering plant defense systems (Dillon et al., 1983; Tallamy, 1985; Dussourd and Eisner, 1987; Becerra and Venable, 1990). This behaviour occurs commonly in mandibulate herbivores associated with milkweed plants (Apocynaceae), but has been observed in numerous other families of latex or resin-bearing plants (e.g., Anacardiaceae, Apocynaceae, Burseraceae, Moraceae), but also in the plant family Urticaceae, which has no latex (Morley and Toelken, 1983). These insects feeding on Urticaceae used vein-cutting to modify leaves for the purpose of shelter building (Dussourd, 1993). However, vein-cutting has been observed on non-latex-bearing plants and may provide a benefit at any stage of larval development by reducing the turgor pressure in leaves which has to consequences to facilitate cutting of the edge of the leaves and to increase feeding rates of smaller larvae (Dussourd and Eisner, 1987; Dussourd and Denno, 1991; Dussourd, 1993; Elpino-Campos, 2012). As suggested by Clarke and Zalucki (2000), vein-cutting may also be an ancestral trait, which may have arisen for a purpose other than circumventing plant latex systems.

Morphological characteristics such as the hardness and thickness of some plant tissues represent physical characteristics that may limit the performance of larvae (Bernays and Chapman, 1994). These plant characteristics differ among leaves along the branch; older leaves are stiffer and thicker than younger leaves. Foliar hardness can be a limiting factor, since first instars larvae of *C. janthina* feeds almost exclusively on the apical region of the branch and utilize mature tissues with difficulty. This effect is diluted in the final instars due to greater mandible hardness.

Our observations on the late instar supported that *C. janthina* larvae used vein-cutting to reduce turgor pressure. Although vein-cutting has not been observed in the three first instars, probably due to an inadequacy between vein hardness and thickness and their mandibular strength, we suppose that the injuries and the breaking of nerves caused by oviposition may reduce turgor pressure and acted as a vein-cutting-like behaviour. Vein-cutting by late instars

of *C. janthina* may have beneficial effects through extend the range of edible leaves on a plant facilitating consumption by small larvae. To our knowledge, no vein-cutting behaviour has been observed nor described in Argidae.

2.5 Acknowledgments

The authors wish to thank S. Glénac for maintaining *Rubus alceifolius* cultures, A. Franck for its accurate pictures of *Cibdela janthina* stages infected by the entomopathogenic fungus *Beauveria sp.*, Q. Chesnais for having collected data on the diel oviposition patterns. We are also grateful to the students of the Master “Biodiversité et Écosystèmes Tropicaux” of the University of La Réunion for their help in counting adults on the plant species of La Forêt des Makes.

2.6 Appendix A

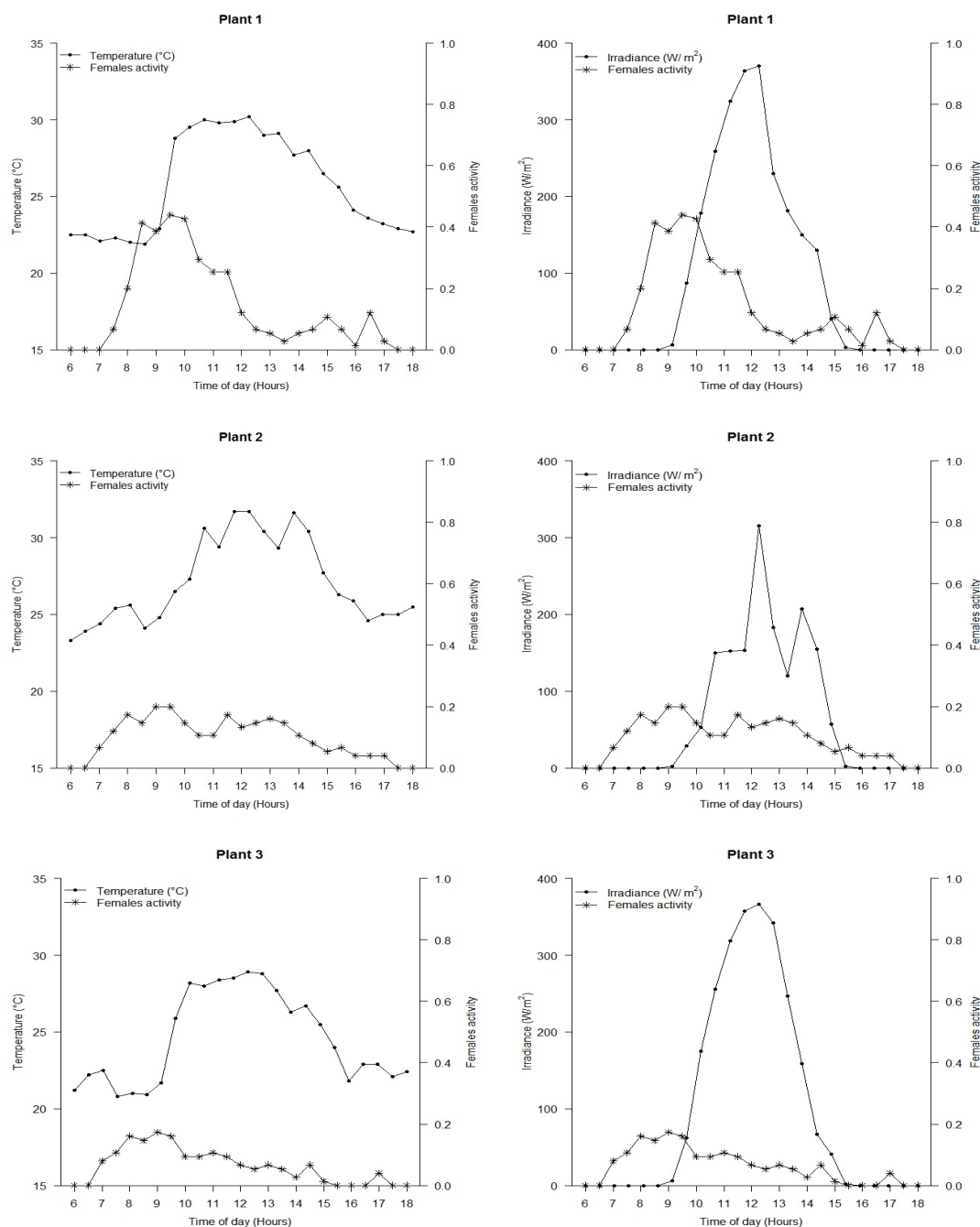


Figure 2.6 – Circadian patterns of both oviposition and searching activities of females (ratio between the number of females in activity and the female population size) on three potted *Rubus alceifolius* in insect-proof cages using for each of them a cohort of 75 *Cibdela janthina* female adults. Temperature and irradiance are means per half an hour.

3 Predicting the altitudinal distribution of *Cibdela janthina* from laboratory controlled experiments

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *BioControl* en 2014:

Mathieu, A., Dumont, Y., Chiroleu, F., Duyck, P.-F., Flores, O., Lebreton, G., Reynaud, B., and Quilici, S. (2014). Predicting the altitudinal distribution of an introduced phytophagous insect against an invasive alien plant from laboratory controlled experiments: case of *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) and *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion. *BioControl*, 59:461–471.

La tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) originaire de Sumatra a été introduite à La Réunion (France, Océan Indien) en 2007 pour lutter contre la vigne marronne *Rubus alceifolius* (Rosaceae), une des plantes les plus envahissantes sur l'île. Nous avons déterminé l'influence de la température sur la durée de développement et la survie des stades pré-imaginaux de *C. janthina* en conditions contrôlées afin de paramétrer un modèle de survie et pour relier la survie prédite avec les schémas de défoliation de la plante hôte à différentes altitudes. Nous avons ajusté le modèle de Régnière aux données sur la survie, combiné au modèle Lactin-2 sur le taux de développement des trois stades pré-imaginaux de *C. janthina*. Ce modèle prédit de manière adéquate la défoliation observée et la limite altitudinale de l'agent de lutte biologique. Nos résultats montrent également que des études sur les contraintes liées à la température sur la biologie d'un agent introduit pour lutter contre une plante envahissante devraient être mises en avant à la fois dans les phases de pré-lâcher et de post-lâcher d'un programme de lutte biologique afin d'évaluer le succès potentiel dudit programme.

Predicting the altitudinal distribution of an introduced phytophagous insect against an invasive alien plant from laboratory controlled experiments: case of *Cibdela janthina* (Hymenoptera:Argidae) and *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion

Alexandre Mathieu · Yves Dumont · Frédéric Chiroleu ·
Pierre-François Duyck · Olivier Flores · Gérard Lebreton ·
Bernard Reynaud · Serge Quilici

Received: 10 September 2013 / Accepted: 20 March 2014 / Published online: 8 April 2014
© International Organization for Biological Control (IOBC) 2014

Abstract The sawfly *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) native to Sumatra was introduced on La Réunion (France, Indian Ocean) in 2007 to control the giant bramble *Rubus alceifolius* (Rosaceae), one of the most invasive plants on this island. We determined the influence of temperature on the development duration and survival of *C. janthina* preimaginal stages in controlled conditions in order to parameterize a survival model and to relate the predicted survival

with observed patterns of defoliation of the host plant at different altitudes. We adjusted the Régnière model to survival data, combined with the Lactin-2 model on development rate of the three preimaginal stages of *C. janthina*. This model adequately predicts the observed defoliation and the altitudinal limit of the biological control agent. Our results also show that studies on temperature-related constraints on the biology of an agent introduced for weed control should be emphasized both in the pre-release and the post-release phases of a biological control program to evaluate the potential success of the control programme.

Handling Editor: John Scott.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10526-014-9574-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

A. Mathieu (✉) · F. Chiroleu · P.-F. Duyck ·
O. Flores · G. Lebreton · B. Reynaud · S. Quilici
CIRAD Pôle de Protection des Plantes, UMR C53
PVBMT CIRAD-Université de la Réunion, 7 Chemin de
l'IRAT, Ligne Paradis, 97410 Saint Pierre, La Réunion,
France
e-mail: alexandre.mathieu@cirad.fr

F. Chiroleu
e-mail: frederic.chiroleu@cirad.fr

P.-F. Duyck
e-mail: pierre-francois.duyck@cirad.fr

O. Flores
e-mail: olivier.flores@cirad.fr

Keywords Biological control · Invasive plant ·
Sawfly · Temperature-related development ·
Altitude · Distribution area

G. Lebreton
e-mail: gerard.lebreton@cirad.fr

B. Reynaud
e-mail: bernard.reynaud@cirad.fr

S. Quilici
e-mail: serge.quilici@cirad.fr

Y. Dumont
CIRAD, UMR AMAP, TA A51/PS2, Boulevard de la
Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France
e-mail: yves.dumont@cirad.fr

Introduction

Biological invasions constitute one of the main threats to biodiversity after habitat destruction and fragmentation (Vitousek et al. 1996). By causing disruptions, invasive alien plants constitute a threat to the original structuration of plant communities in preserved habitats on oceanic islands (Macdonald et al. 1991; Strasberg et al. 2005).

In the Indian Ocean, the Malagasy region, including the Mascarene Islands (La Réunion, Mauritius and Rodrigues), is recognized as a biodiversity hotspot (Myers et al. 2000). In this region, La Réunion (21°06'S; 55°36'E; 2,512 km²), a small French island, is of major interest in terms of conservation, since about 30 % of the indigenous vegetation of the island is still preserved (Strasberg et al. 2005). However, since human settlement during the seventeenth century, this island has experienced a deep and fast transformation of its native ecosystems, mostly due to changes in land-use and biological invasions. Among the invasive alien plants, the giant bramble *Rubus alceifolius* Poir (Rosaceae), introduced in the mid-nineteenth century, is considered to be among the most threatening species of undisturbed native ecosystems on La Réunion (Macdonald et al. 1991).

Native of Southeast Asia, *R. alceifolius* has been also accidentally introduced into other Indian Ocean islands (Madagascar, Mayotte, Mauritius) and in Queensland (Australia). This bramble is a perennial liana-like shrub which can multiply both by sexual and vegetative means (Baret et al. 2003). It currently grows in a wide range of habitats in the island from sea level to 1,700 m a.s.l (Macdonald et al. 1991; Baret et al. 2004). The vegetative multiplication by sprouts and rooting of stem tips occurs in all its distribution area (Amsellem et al. 2001; Baret et al. 2003), whereas flowering and seed production decrease with altitude up to 1,100 m a.s.l (Baret et al. 2004). Both the lack of its associated phytophagous insects on the island and its spread into intact tropical forest have led the authorities to support its control by a biological control agent.

A series of phytophagous insects and pathogens of *Rubus* species were collected between 1997 and 2001 in Southeast Asia, its native area. Among them, the sawfly *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera: Argidae) was selected as a potential biological agent

against *R. alceifolius* after host specificity tests and released a first time on the east coast of La Réunion in October 2007 (van Achterberg and Desmier de Chenon 2009; Le Bourgeois et al. 2013).

Cibdela janthina belongs to the Argidae, a family of sawflies, comprising almost 900 species worldwide. Although gregarious larvae of Argidae may be important defoliators, few species in this family have been considered for biological control of weeds (Regas-Williams and Habeck 1979; Badenes-Perez and Johnson 2007). To our knowledge *C. janthina* is the first insect used as biological control agent against an invasive plant in France.

Cibdela janthina is a multivoltine species and develops throughout the year without diapause. Eggs are laid in batches inside the main veins on the underside of terminal leaves. Larvae feed gregariously on the margins on the underside of leaves. When larval development is achieved, the larva drops on the soil and builds a cocoon in the litter, where the prepupa turns into a pupa. Females do not need to mate for oviposition to occur but unmated females produce only males (van Achterberg and Desmier de Chenon 2009; Le Bourgeois et al. 2013).

Since 2007, larvae of *C. janthina* have successfully defoliated large thickets of *R. alceifolius* in the lowlands, which lead the females to oviposit at higher altitudes where the plant still remains abundant. However, as eggs and larvae are restricted to the plant, they are more dependent on local environmental conditions than adults. Altitudinal limits of insects are mainly explained by thermal-related constraints on survival (Hodkinson 2005). Most studies of temperature-dependent process rates in insects concern insect pests of temperate regions (Hodkinson 2005) or mountainous tropical regions (Duyck et al. 2006; Crespo-Pérez et al. 2013), while few studies have dealt with phytophagous insects used in classical biological control of weeds (Byrne et al. 2002; Dhileepan et al. 2005).

The objectives of our study were to determine the influence of temperature on development duration and survival of *C. janthina* preimaginal stages in laboratory conditions in order to parameterize a survival model and, then, to compare the current effectiveness of the biological control against *R. alceifolius* along an altitudinal gradient with patterns expected from the predicted survival of the insect.

Materials and methods

Field observations of defoliation

The defoliation of *R. alceifolius* thickets was estimated along an altitudinal transect from sea level (21°06'S and 55°73'E) up to 1,570 m a.s.l. (21°17'S and 55°59'E) on the east coast of La Réunion at six different dates: in April and July 2010, January and August 2011 then January and July 2012. The area surveyed was about 70 km² and close to the initial release point of *C. janthina* in 2007 at the altitude of 220 m. The percentage of defoliation of *R. alceifolius* thickets was visually estimated by the same experimenter, using seven defoliation classes: 0, 1–10, 11–25, 26–50, 51–75, 76–99 and 100 %. All twigs were completely defoliated in the 100 % defoliation class. For analyses, the median of percentage ranges was used. The size of the thickets varied from single isolated plants to large monospecific thickets of *R. alceifolius* (>1,000 m²). The number of thickets recorded at each date, defined as different plots along the altitudinal transect, ranged from 260 to 408. To measure the evolution of the defoliation, both in time and in altitude, we made the assumption that the altitude at which the defoliation of thickets was estimated to be 50 % was a good gauge of the effectiveness of *C. janthina*.

Experimental conditions in laboratory

All experiments were conducted with *C. janthina* adult females or eggs collected in *R. alceifolius* thickets in the south-eastern area of La Réunion (55°57'E and 21°33'S). Environmental chambers (Sanyo MLR-350; Sanyo, Osaka, Japan) were used for the experiments. They were programmed with a photoperiod of L:D 12:12 h under five constant temperatures (15, 20, 25, 30 and 35 ± 1 °C). The relative humidity was 80 ± 10 % (checked by a thermo-hygrometer HOB0; Onset, Pocasset, MA, USA). Water dishes were placed inside the chambers to maintain a high relative air humidity. Eggs or neonate larvae until the fourth instar were reared into 4 ml plastic boxes (20 × 20 × 10 mm), and fifth to seventh instars into 108 ml plastic boxes (90 × 60 × 20 mm). Humidity and sterility were maintained with a filter paper placed in rearing boxes and moistened every day with a 2 % solution of benzoic

acid (Nipagin-M), an antifungal solution often used in Hymenoptera or Lepidoptera rearings. Filter papers and rearing boxes were changed or cleaned in accordance with larval growth and feces production.

Development of preimaginal stages

Adult females of *C. janthina* were collected in the field and released on a healthy undamaged potted *R. alceifolius* plants grown inside a cylindrical mesh-screened field cage (2.5 m in height by 3 m in diameter, Synthetic Industries, Gainesville, GA, USA). Leaves with eggs freshly inserted in nerves (<2 h) were isolated and batches of eggs were removed off the leaf but kept in the nerve and moved to 4 ml boxes. The egg survival and development duration were recorded using 50 eggs for each of the five temperatures tested. The number of hatched eggs was recorded twice a day.

To obtain a synchronized cohort of first instar larvae, eggs collected in the field were kept in a 4 l plastic container with moistened paper in an environmental chamber at 15 ± 1 °C during a few days then moved at 25 °C to initiate hatching. After egg hatching, eighty neonate larvae (<2 h old) were transferred into individual rearing boxes for each of the five temperatures tested. Larvae were fed with a piece of fresh healthy expanded leaf collected on potted *R. alceifolius* plant grown in outside insect-proof cages. Leaf pieces were renewed once a day at 15 and 20 °C and twice a day at 25, 30 and 35 °C. Survival and the presence of molts between each instar were recorded twice a day. We defined instar-type of larval development as the number of larval instars occurring before pupation.

A few hours before pupation, larvae stopped feeding and were removed into 108 ml boxes half-filled with loam and pozzolan gravels to allow them to build their cocoon. The pupae that survived from the larval experiment were used to record pupal development and survival. As the prepupa and the pupa are hidden and protected in an opaque cocoon buried in loam, the period for which individuals were in their cocoon was considered as one stage, called “pupal stage” in this study. Observations of pupal development were made daily until adult emergence. Upon emergence, sex of pupae was determined by examining the adult genitalia at the extremity of the abdomen.

Analysis of preimaginal development rates

The relationship between temperature and development rates of eggs, larvae and pupae was described by the degree-day model and by the non-linear Lactin-2 model (Lactin et al. 1995). The degree-day model states that the relationship between development rate $r(T)$ (1/development time in days) versus temperature can be described by a linear equation: $r(T) = a + bT$, where T is rearing temperature, a is the intercept and b is the slope of the linear function. The thermal constant K (i.e. the number of degree-days above the lower threshold required to complete development) was calculated from the linear equation. As the temperature of 25 °C was close to the optimum temperature for development and in a non-linear portion of the curve of development rates against temperature, the linear model was fitted on all development rates at 15 and 20 °C only to avoid unrealistic overestimates of the lower temperature threshold and the thermal constant.

In order to estimate the lower and upper temperature thresholds, and the optimum temperature for development of *C. janthina*, we used the Lactin-2 model (Lactin et al. 1995) defined as follow: $r(T) = e^{\rho T} - e^{\rho T_L - (T_L - T)/\Delta T} + \lambda$, where ρ , T_L , ΔT and λ are parameters to be estimated.

Analysis of preimaginal survival

The survival rates and their variances at each temperature for eggs, larval instars, larval and pupal stages were calculated using the Kaplan–Meier estimator. The stage-specific survival response, $s(T)$, to constant temperature T was modeled using a second-degree polynomial logistic function (Régnière et al. 2012; Crespo-Pérez et al. 2013). Following Régnière et al. (2012), we assume that survival probability is constant throughout a life stage and that cumulative daily survival during development at a given temperature is described by the following relationship: $s(T, t) = \left(1 + e^{a+bT+cT^2}\right)^{-t}$, where a , b , and c are polynomial parameters to be estimated and t is the duration of exposure to temperature T during development. The data on daily cumulative survival of each life stage were fitted using non-linear least squares. Finally, the overall survival rate $s(T)$ at a given temperature T is modeled by the equation:

$s(T) = \left(1 + e^{a+bT+cT^2}\right)^{-1/r(T)}$, where a , b , and c are parameters to be estimated and $r(T)$ is the development rate.

Relationship between survival and altitude

The mean monthly temperatures and the mean monthly maximum and minimum temperatures from 2002 to 2011 were collected from four weather stations at 40, 230, 1,025 and 1,550 m a.s.l along the surveyed altitudinal transect (Supplementary materials Appendix A). As minimum and maximum temperatures in tropical areas are punctual events, both in time and space, and variation of mean temperatures between winter and summer in La Réunion is relatively small (~ 5 °C), we therefore considered that mean temperature was sufficient to investigate altitude-related physiological limitations of *C. janthina* preimaginal stages. The relationship between mean yearly temperature and altitude was better described by a slightly decreasing exponential than by a linear function (Appendix A in supplementary material). The survival probability of eggs and larvae and of all preimaginal stages were thus predicted at different elevations by replacing the temperature by its function of altitude in $s(T)$. Predicted survival probabilities along the altitudinal transect were then compared to the observed pattern of defoliation, which is a good estimator of the presence of *C. janthina* larvae.

Statistical methods

The effects of altitude, season and year of observation, and their interactions on percentage of defoliation of *R. alceifolius* along the altitudinal transect were determined using generalized linear models (GLM) with quasi-binomial error in order to account for overdispersion in the models. We used standard simplification procedures to eliminate non-significant terms from the model. The significance of each term was assessed through the change in deviance between models with and without that term. For each defoliation survey date, the altitude at which defoliation was 50 % was estimated using the calibrated GLM. Its range of variation was estimated using the Delta method.

For larval instars and the pupal stage, differences in mean development durations among instar-types at

various constant temperatures were tested for significance by analysis of variance (ANOVA) followed by a Tukey–Kramer test. The Lactin-2 model and the Régnière model were fitted on observed development and survival rates against temperature, respectively. Parameters and their standards errors (SE) were provided by the ANOVA of the non-linear models. Standard errors of the lower (T_{min}) and upper (T_{max}) temperature thresholds, the optimal temperature for development (T_{opt}), and the thermal constant (K) were estimated using a bootstrap on residuals resampled 1,000 times. All statistical tests, models and charts were performed with R software (R Development Core Team 2012).

Results

Defoliation along an altitudinal transect

The percentage of defoliation was 100 % in lowland and gradually decreased with increasing altitude (GLM with altitude: $F = 4094.7$, $df = 1$, 1948, $P < 0.0001$) (Fig. 1). It slightly increased in altitude during successive years (year: $F = 175.0$, $df = 2$, 1946, $P < 0.0001$; interaction year $\times$ altitude: $F = 41.9$, $df = 2$, 1944, $P < 0.0001$). In 2010 and 2011, the defoliation was higher in altitude during the winter season than during the summer season, but the inverse tendency was

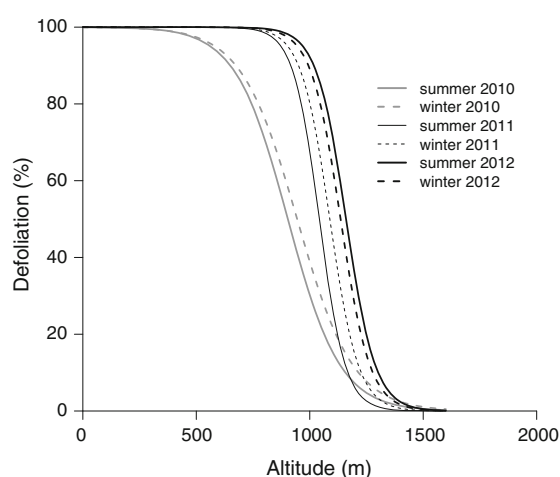


Fig. 1 Fitted curves of defoliation of *Rubus alceifolius* thickets in relation with altitude at two seasons during three years, using a quasi-binomial GLM

observed in 2012 (interaction year $\times$ season: $F = 8.1$, $df = 1$, 1941, $P < 0.0001$) (Fig. 1). The highest site where defoliation was observed was at 1,557 m a.s.l during summer in 2012. The average altitudes ($\pm$ SE) at which plant defoliation was estimated to be 50 % were 902 ± 13 m a.s.l in summer 2010, 944 ± 33 m a.s.l in winter 2010, $1,041 \pm 5$ m a.s.l in summer 2011, $1,088 \pm 6$ m a.s.l in winter 2011, $1,159 \pm 3$ m a.s.l in summer 2012, and $1,136 \pm 5$ m a.s.l in winter 2012.

Preimaginal developmental time

The developmental times of *C. janthina* egg, larval and pupal stages according to temperature and instar-types are shown in Table 1. The number of molts showed that *C. janthina* males develop through five or six instars and females through six or seven instars. The number of instars was significantly higher for females than males (ANOVA, $F = 68.0$, $df = 1$, 115, $P < 0.0001$).

No embryonic development was observed at 30–35 °C. The developmental duration of eggs decreased significantly with increasing temperature from 15 to 25 °C (ANOVA, $F = 990.3$, $df = 1$, 88, $P < 0.0001$). The duration of the larval stage decreased with increasing temperature (ANOVA, $F = 425.2$, $df = 1$, 104, $P < 0.0001$) and was longer for females than for males (ANOVA, $F = 20.9$, $df = 1$, 97, $P < 0.0001$). The duration of pupal stage decreased with increasing temperature (ANOVA, temperature: $F = 482.5$, $df = 1$, 96, $P < 0.0001$) and was shorter for males than for females within a temperature (ANOVA, interaction temperature $\times$ sex: $F = 8.5$, $df = 1$, 96, $P = 0.0044$). Time from egg hatching to adult emergence decreased with increasing temperature (ANOVA, temperature: $F = 443.4$, $df = 1$, 96, $P < 0.0001$) and was significantly shorter for males than for females (ANOVA, sex: $F = 11.9$, $df = 1$, 96, $P < 0.001$), also at given temperature (ANOVA, interaction temperature $\times$ sex: $F = 13.4$, $df = 1$, 96, $P < 0.001$).

In Table 2, we present the parameterization of the linear and Lactin-2 models used to describe the effect of the temperature on the development of *C. janthina* preimaginal stages. The thermal constants K of egg stage, female and male larval stage and pupal stage were 163.2, 241.8, 188.7 and 217.5 DD, respectively. The lower temperature thresholds for development of the preimaginal stages ranged from 9.5 to 11.3 °C and from 10.4 to 11.5 °C according to the linear and the

Table 1 Mean $\pm$ SE developmental time (days) for egg, larval and pupal stages of *Cibdela janthina* according to instar-type at a range of four constant temperatures from 15 to 30 °C, 80 $\pm$ 10 % RH and photoperiod of 12:12 L:D

Temp (°C)	Instar-type	<i>n</i> ^a	Egg	Larva	Pupa
15	VI	15	28.0 $\pm$ 0.1 a	52.8 $\pm$ 0.8 b	57.7 $\pm$ 1.9 a
	VII	3		55.2 $\pm$ 1.5 a	54.7 $\pm$ 3.7 a
20	V	14	15.8 $\pm$ 0.1 b	21.6 $\pm$ 0.3 d	26.7 $\pm$ 0.6 b
	VI	23		25.0 $\pm$ 0.3 c*	24.8 $\pm$ 0.4 b
25	V	12	10.4 $\pm$ 0.1 c	16.0 $\pm$ 0.2 f	16.5 $\pm$ 0.6 c
	VI	45		18.5 $\pm$ 0.1 e*	15.9 $\pm$ 0.2 c
	VII	3		20.6 $\pm$ 0.6 de	15.8 $\pm$ 0.2 c
30	VI	7	–	19.5 $\pm$ 0.2 de	–
	VII	9		21.6 $\pm$ 0.5 d	

^a Number of specimens that reached the pupal stage

Developmental mean times of the same stage (column) followed by the same letter are not significantly different (ANOVA, Tukey–Kramer test, $P < 0.05$). Asterisks denote significant differences in developmental times between sexes at the same temperature and instar-type (t test, $P < 0.05$)

Table 2 Estimated values ($\pm$ SE) of fitted coefficients and measured parameters determined by the degree-day and the Lactin-2 models used to describe the effect of temperature on the development of *Cibdela janthina* egg, larval and pupal stages

Model	Parameters	Egg	Larva	Pupa
Linear	<i>b</i>	0.0061 $\pm$ 0.0000	0.0046 $\pm$ 0.0000	0.0046 $\pm$ 0.0000
	<i>a</i>	−0.0580 $\pm$ 0.0002	−0.0503 $\pm$ 0.0005	−0.0521 $\pm$ 0.0003
	<i>T</i> _{min}	9.5 $\pm$ 0.1	10.9 $\pm$ 0.0	11.3 $\pm$ 0.0
	<i>K</i>	163.2 $\pm$ 0.1	216.2 $\pm$ 9.7	217.5 $\pm$ 0.2
	<i>R</i> ²	0.984	0.896	0.944
	RSS	6.6	7.6	12.8
Lactin-2	ρ	0.0062 $\pm$ 0.0000	0.0060 $\pm$ 0.0012	0.0042 $\pm$ 0.0000
	<i>T</i> _L	33.3472 $\pm$ 0.0219	49.6400 $\pm$ 3.9043	31.9397 $\pm$ 0.4371
	ΔT	1.5282 $\pm$ 0.0106	7.0901 $\pm$ 2.2062	0.7526 $\pm$ 0.1698
	λ	−1.0667 $\pm$ 0.0003	−1.0656 $\pm$ 0.0100	−1.0481 $\pm$ 0.0005
	<i>T</i> _{min}	10.4 $\pm$ 0.0	11.5 $\pm$ 0.0	11.1 $\pm$ 0.1
	<i>T</i> _{opt}	26.2 $\pm$ 0.0	26.3 $\pm$ 0.0	27.6 $\pm$ 0.0
	<i>T</i> _{max}	30.0 $\pm$ 0.0	34.9 $\pm$ 0.0	30.0 $\pm$ 0.0
	<i>R</i> ²	0.995	0.903	0.974
	RSS	10.0	20.8	12.8

SE of coefficients and parameters were calculated by model and obtained by 1,000 resampled bootstraps, respectively

Residual sum of squares (RSS): $\times 10^{-4}$

The coefficients of determination of linear models are adjusted

Lactin-2 models, respectively. The estimated optimal temperatures for development of the preimaginal stages ranged between 26.0 and 27.6 °C. Because there was no successful completion of eggs and pupae development over 30 °C, the development rates at these temperatures were assumed to equal zero (Fig. 2).

Preimaginal survivorship

Survival of egg, larval and pupal stages were significantly affected by temperature (egg: $\chi^2 = 131.8$, $df = 4$, $P < 0.001$; larva: $\chi^2 = 124.4$, $df = 4$, $P < 0.001$; pupa: $\chi^2 = 65.0$, $df = 3$, $P < 0.001$) (Table 3). All eggs died before hatching and no

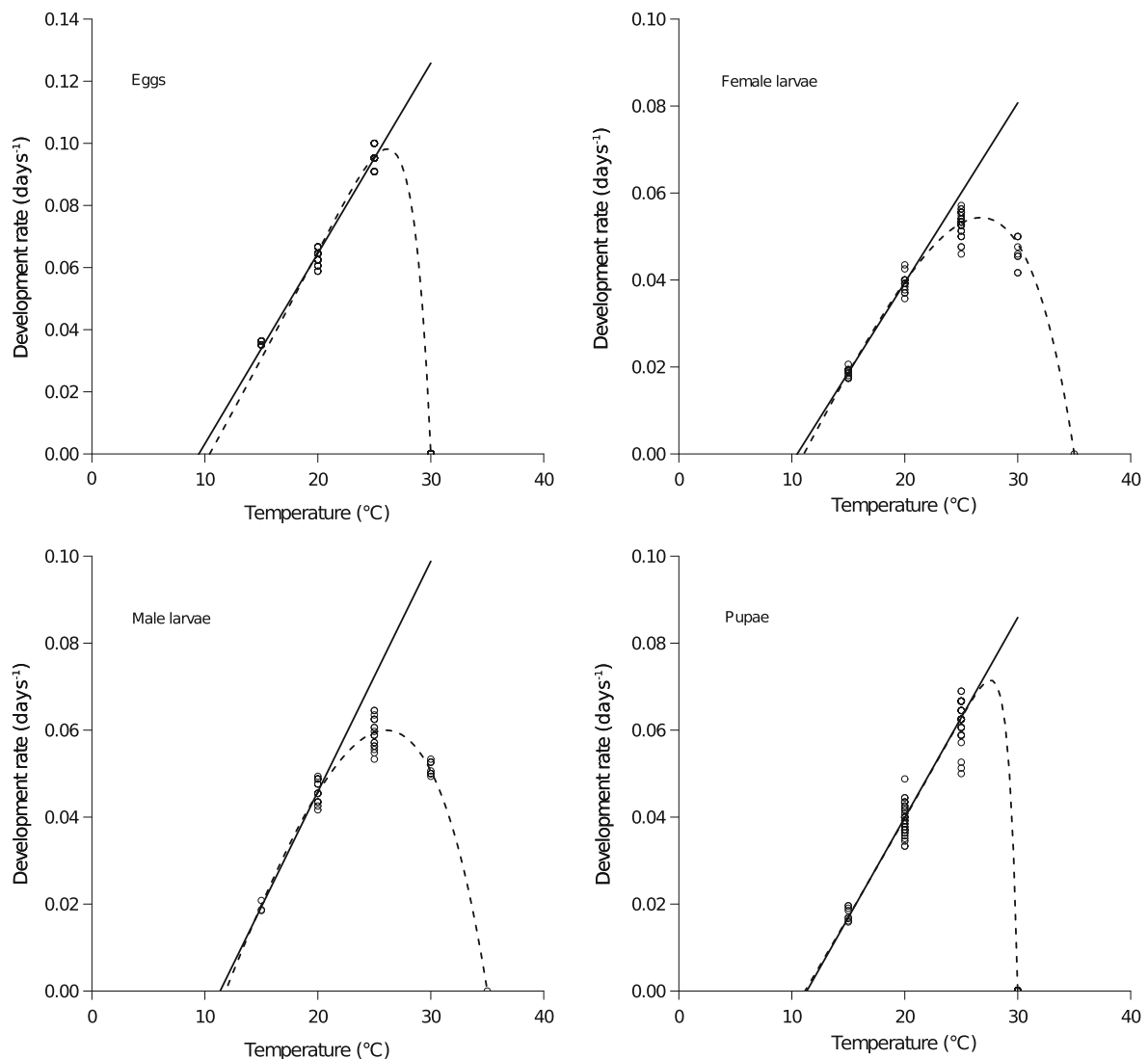


Fig. 2 Linear (solid line) and Lactin-2 (dashed line) fitted models of development rate (1/development duration) for *Cibdela janthina* eggs, female larvae, male larvae and pupae

evidence of development was observed at 30 and 35 °C. Mortality of the 1st larval instar reached 100 % at 35 °C. At this temperature, larvae did not even eat. Survival rates of the larval stage were not different at 15 and 30 °C ($P = 0.86$), being 22.5 and 20.0 %, respectively, whereas survival rates of pupal stage at these temperatures were significantly different with 44.4 and 0.0 % ($P < 0.0001$). At 20 and 25 °C, most pupae developed to the adult stage and the survival rate was above 90 %, whereas no pupae reached the adult stage at 30 °C. For all stages, higher survival rates were observed close to the optimum temperature

for development estimated by the Lactin-2 model. The temperatures at which survival rate was maximal varied between 20 and 25 °C for eggs, larvae and pupae.

Relationship between survival and altitude

The predicted survival rates to larval and pupal stages and to adult emergence slightly increased from sea level to 250 m a.s.l, then decreased with altitude (Fig. 3). The Régnière model predicts survival at altitudes higher than the maximum observed altitude

Table 3 Mean $\pm$ SE survival rates of *Cibdela janthina* egg, larval and pupal stages at five constant temperatures

Stage	Temperature (°C)				
	15	20	25	30	35
Egg	0.260 $\pm$ 0.062	0.800 $\pm$ 0.057	0.740 $\pm$ 0.062	0.000 $\pm$ 0.000	0.000 $\pm$ 0.000
Larva	0.225 $\pm$ 0.047	0.594 $\pm$ 0.059	0.750 $\pm$ 0.048	0.200 $\pm$ 0.045	0.000 $\pm$ 0.000
Pupa	0.444 $\pm$ 0.117	0.902 $\pm$ 0.046	0.917 $\pm$ 0.036	0.000 $\pm$ 0.000	— ^a

^a The survival rate of the pupal stage at 35 °C is not available, as all larvae died at this temperature

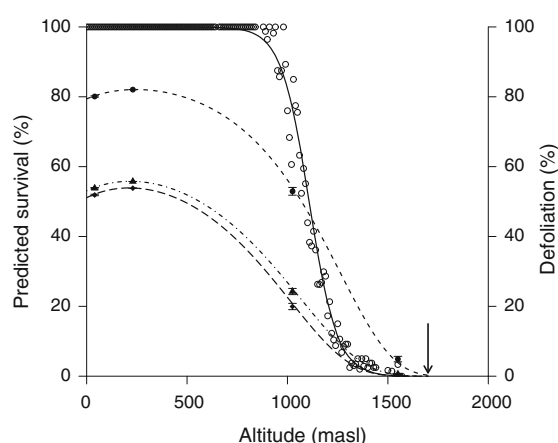


Fig. 3 Predicted survival rates in percentages of eggs (closed circles), eggs and larvae (closed triangles), and the three preimaginal stages of *C. janthina* (closed diamonds) by the Régnière's model near four weather stations located along an altitudinal gradient in La Réunion. Dashed lines represent the predicted survival rates using the relationship between mean yearly temperature and altitude (Appendix A in supplementary material). The solid line represents the fitted curve of the observed defoliation of *Rubus alceifolius* thickets in relation with altitude in 2011 and 2012 (open circles). Arrow represents the maximum observed altitudinal limit of *R. alceifolius* in La Réunion

for defoliation (i.e. 1,557 m a.s.l). Parameter values for Régnière's survival model can be found in Supplementary material (Appendix B in supplementary material).

Discussion

The success of a biological control agent against a weed is commonly regarded as its capacity to reduce economic, social, or environmental impacts of the target organism to a level below which its threat is contained. However, there is little assessment of the

success rate of the agent beyond the establishment phase (McFadyen 1998). Monitoring of the effectiveness of agents in reducing weed populations is often neglected in weed biocontrol programmes (Fowler et al. 2000). Models are often used to predict the impact of biological control agents on key growth parameters of the target weed in the pre-release phase and to make relevant choices in the selection of potential biological control agents (Raghu et al. 2006; Buckley et al. 2003). But this tool has been rarely used in post-release evaluation of the impact on weed population dynamics (Buckley et al. 2005).

In the case of the biological control of *R. alceifolius* by *C. janthina* in La Réunion, no data on the potential impact of the agent on the weed were available before the release. Since the release in 2007, the biannually monitoring of the defoliation allowed us to follow the spread of *C. janthina* and its impact related to altitude. As *R. alceifolius* grows up to 1,700 m a.s.l and only produces seeds below 1,100 m a.s.l (Baret et al. 2003, 2004), our study focused on the prediction of the overlap of altitudinal ranges of the two species. With laboratory experiments on the effect of temperature on survival of the agent, our study allowed comparison between the observed distribution of *C. janthina*, indirectly measured by the observed defoliation of *R. alceifolius* thickets, and its predicted altitudinal limit.

The three-year seasonal monitoring of the defoliation of *R. alceifolius* thickets by *C. janthina* larvae along an altitudinal gradient illustrated the expansion of the insect population and its impact on the weed in altitude until 2012. In 2012, a seasonal equilibrium between the insect and weed populations seems to have been reached. Further surveys to be conducted in summer and winter 2013 will enable us to confirm this altitudinal equilibrium.

Altitudinal limits of insects are mainly explained by temperature-related survival (Hodkinson 2005). As phytophagous biocontrol agents are released from

their natural enemies in the introduced range, they are mostly affected by abiotic factors and particularly by temperature. We thus investigated the influence of constant temperature on both development duration and survival of preimaginal stages of *C. janthina*.

Temperature strongly affects both developmental time and survival of all preimaginal stages of *C. janthina*. It also affects the development duration of larval instars and their number differently according to sex, with a tendency towards an additional instar at extreme temperatures. Adding an instar at these temperatures increases the time spent in the larval stage and thus could contribute to increase the probability for the larva to die during this stage, for instance through a longer exposure to predation and to deleterious temperature (Régnière et al. 2012).

The main objective of our study was to predict the altitudinal range and limits of the biological control agent. We were thus particularly interested in accurately estimating the lower development threshold, as the altitudinal limit should be found in places where temperatures likely approach lethal extremes. Both the linear degree-day and the non-linear Lactin-2 models produced similar estimates of the lower development threshold.

The *C. janthina* populations were still spreading in 2013 and their altitudinal distribution has probably not yet been stabilized all around the island. van Achterberg and Desmier de Chenon (2009) only found *C. janthina* up to 1,100 m a.s.l and *R. alceifolius* up to 1,200 m a.s.l in Sumatra, where it was replaced by other *Rubus* species above. Climate data from the upper zone of distribution of the insect collected during the years 2001–2003 in Sumatra (Parapat geophysical station at 1,061 m a.s.l, mean yearly temperature of 22.8 °C, mean minimum temperature of 18.5 °C and mean maximum temperature of 27.0 °C) showed warmer temperatures than those recorded in La Réunion (Appendix A in supplementary material). Although temperatures are similar or higher in Sumatra, the expected distribution range of *C. janthina* was higher in altitude in La Réunion than in its native range. This difference in altitudinal limits of *C. janthina* between the native (1,100 m a.s.l) and introduced ranges (1,550 m a.s.l) is likely to be explained by the limitation of available food in altitude.

Our study suggests that similar climatic conditions between the native range and the area of introduction do not necessarily involve similar altitudinal

distribution ranges for the biological control agent. Both the great phenotypic plasticity of *R. alceifolius* in La Réunion (Amsellem et al. 2001; Baret et al. 2004) and the absence of natural enemies of *C. janthina* could explain these higher altitudinal limits of the two species in La Réunion.

In 2012, the observed defoliation remained constant in altitude between winter and summer, which may indicate that the altitudinal equilibrium between the biological control agent and its host plant has been reached. However, our model predicted survival at altitudes higher than the maximum altitudes where defoliation occurred. Our study also shows that defoliation monitoring combined with laboratory experiments on the influence of temperature could be a good and quicker gauge of survival probability than field monitoring of survival or abundance of insects which requires substantial investments both in time and human resources. Despite *C. janthina* being able to completely defoliate and kill *R. alceifolius* in the altitudinal range where the weed produces flowers and seeds (i.e. below 1,100 m a.s.l), the bramble still remains a threat on native forests up to 1,700 m a.s.l (Baret et al. 2006).

In a context of global climate change, data on thermal requirements both for development and survival of biological control agents, but weeds also, could be useful to predict changes in distribution range (Bale et al. 2002). A small rise of mean temperatures could indeed cause different situations with negative or positive effects on the fitness of the two species, modifying the biological control agent's effectiveness in controlling the weed and the equilibrium of the system. Furthermore, similar studies on the thermal requirements of biological control agent against weeds could be favoured in a post-release phase both to evaluate the current effectiveness of the control and to improve the response of the system in a context of global warming.

Adding data on the effect of temperature on larval consumption, adult fecundity, plant growth rate and data on migration patterns could help to build a predictive model of the dynamics of the biocontrol system in the altitudinal range of *R. alceifolius* in La Réunion. These models should also provide a useful tool for practitioners in their future decisions on *R. alceifolius* management.

Acknowledgments The authors wish to thank S. Glénac for maintaining *Rubus alceifolius* cultures. We are grateful to John

Scott and two anonymous reviewers for helpful comments that improved the manuscript. This work was funded by CIRAD and the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de La Réunion

References

- Amsellem L, Noyer JL, Hossaert-McKey M (2001) Evidences for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction. *Am J Bot* 88:2243–2251
- Badenes-Perez FR, Johnson MT (2007) Ecology, host specificity and impact of *Atomacera petroa* Smith (Hymenoptera: Argidae) on *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae). *Biol Control* 43:95–101
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biol* 8:1–16
- Baret S, Nicolini E, Le Bourgeois T, Strasberg D (2003) Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirét, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Ann Bot* 91:39–48
- Baret S, Maurice S, Le Bourgeois T, Strasberg D (2004) Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poirét (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecol* 172:265–273
- Baret S, Rouget M, Richardson DM, Lavergne C, Egoh B, Dupont J, Strasberg D (2006) Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Réunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecol* 31:747–758
- Buckley YM, Briese DT, Rees M (2003) Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. I. Using multi-level mixed-effects models for characterizing growth, survival and fecundity in a long-term data set. *J Appl Ecol* 40:494–507
- Buckley YM, Rees M, Sheppard AW, Smyth MJ (2005) Stable coexistence of an invasive plant and biocontrol agent: a parameterized coupled plant-herbivore model. *J Appl Ecol* 42:70–79
- Byrne MJ, Currin S, Hill MP (2002) The influence of climate on the establishment and success of the biocontrol agent *Gratiana spadicæa*, released on *Solanum sisymbriifolium* in South Africa. *Biol Control* 24:128–134
- Crespo-Pérez V, Dangles O, Régnière J, Chuine I (2013) Modeling temperature-dependent survival with small datasets: insights from tropical mountain agricultural pests. *Bull Entomol Res* 103:336–343
- Development Core Team R (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Dhileepan K, Treviño M, Raghu S (2005) Effect of temperature on the survival of *Aconophora compressa* Walker (Hemiptera: Membracidae): implications for weed bio-control. *Aust J Entomol* 44:457–462
- Duyck PF, David P, Quilici S (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *J Anim Ecol* 75:518–526
- Fowler SV, Syrett P, Hill RL (2000) Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. *Austral Ecol* 25:553–562
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol Rev* 80:489–513
- Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R (1995) Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ Entomol* 24:68–75
- Le Bourgeois T, Baret S, Desmier de Chenon R (2013) Biological control of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion Island (Indian Ocean): from investigations on the plant to the release of the biological control agent *Cibdela janthina* (Argidae). Proceedings of the XIII international symposium on biological control of weeds, 11–16 September 2011. Waikoloa, Hilo, USA, pp 153–160
- Macdonald IAW, Thébaud C, Strahm WA, Strasberg D (1991) Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ Conserv* 18:51–61
- McFadyen REC (1998) Biological control of weeds. *Annu Rev Entomol* 43:369–393
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858
- Raghu S, Wilson JR, Dhileepan K (2006) Refining the process of agent selection through understanding plant demography and plant response to herbivory. *Aust J Entomol* 45:308–316
- Regas-Williams KA, Habeck DH (1979) Life history of a poison-ivy sawfly *Arge humeralis* (Beauvois) (Hymenoptera: Argidae). *Fla Entomol* 62:356–363
- Régnière J, Powell J, Bentz B, Nealis V (2012) Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *J Insect Physiol* 58:634–647
- Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, Baret S, Dupont J, Cowling RM (2005) An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodivers Conserv* 14:3015–3032
- van Achterberg C, Desmier de Chenon R (2009) The first report of the biology of *Proterops borneoensis* Szépligeti (Hymenoptera: Braconidae: Ichneutinae), with the description of a new species from China. *J Nat Hist* 43:619–633
- Vitousek PM, d'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *Am Sci* 84:468–478

Alexandre Mathieu is an agronomist. His PhD project focuses on modeling the population dynamics of *Cibdela janthina* and *Rubus alceifolius* in La Réunion.

Dr. Yves Dumont is an applied mathematician. He develops and studies deterministic models in epidemiology, ecology and plant sciences.

Dr. Frédéric Chiroleu is a biostatistician. He is mainly involved in the analyses of plant protection data.

Dr. Pierre-François Duyck studies insect bio-ecology, with particular interest in the study of relationships between invasive and indigenous species.

Dr. Olivier Flores is an ecologist working on diversity patterns, species distributions and population dynamics.

Gérard Lebreton is an engineer involved in studies on the conservation of native ecosystems in La Réunion.

Dr. Bernard Reynaud is an entomologist. He is director of UMR PVBMT and head of Plant Protection Center (3P).

Dr. Serge Quilici is an entomologist working on behavior, ecology and biocontrol of various fruit crop pests, particularly fruit flies.

Supplementary material for:

Predicting the altitudinal distribution of an introduced phytophagous insect against an invasive alien plant from laboratory controlled experiments: case of *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) and *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion

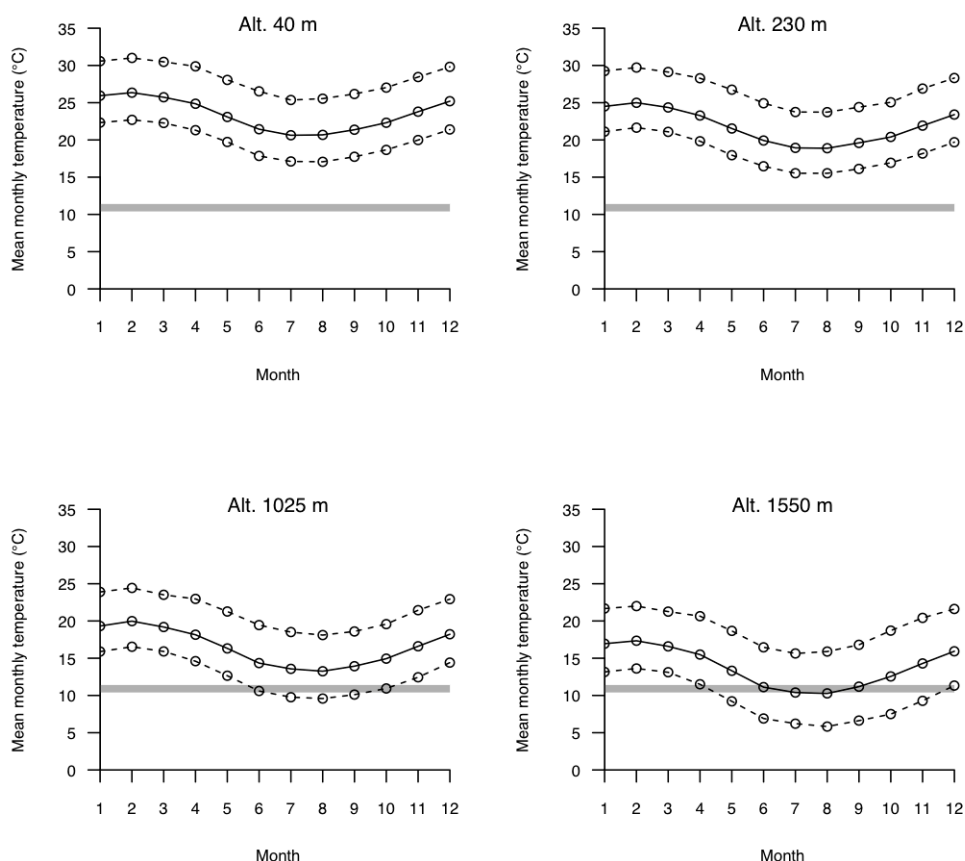
[Appendix A. Mean monthly temperatures and mean monthly maximum and minimum temperatures from 2002 to 2011 along the surveyed altitudinal transect from four weather stations](#)

[Appendix B. Parameter values of Régnière's survival model adjusted to temperature-dependent daily survival data of the three preimaginal stages of *Cibdela janthina*](#)

Appendix A. Mean monthly temperatures and mean monthly maximum and minimum temperatures from 2002 to 2011 along the surveyed altitudinal transect from four weather stations

Monthly variations in mean temperatures (solid line) and mean minimum and maximum temperatures (dashed lines) from 2002 to 2011 from four weather stations, located along the surveyed transect in La Réunion at 40 m asl (Saint-Benoit, Beaufonds, 21°0466' S and 55°7266' E), 230 m asl (Saint-Benoit, Chemin de Ceinture, 21°0519' S and 55°6847' E), 1025 m asl (Plaine des Palmistes, 21°1216' S and 55°6333' E) and 1550 m asl (Plaine des Cafres, 21°1866' S and 55°5766' E). The shaded area in subfigures indicates the range of the lower temperature thresholds for development of all preimaginal stages of *C. janthina*, estimated by the Lactin-2 model. The mean yearly temperatures and the mean yearly minimum and maximum temperatures (in brackets) from 2002 to 2011 at 40, 230, 1025 and 1550 m asl are 23.4 [19.8, 28.2], 21.8 [18.3, 26.7], 16.5 [12.8, 21.2] and 13.8 °C [9.5, 19.1], respectively. Data were provided by Météo-France and CIRAD.

The relationship between mean yearly temperature and altitude is well described by a linear function ($T = 23.45 - 0.0064 * altitude$, $n = 47$, $R^2 = 0.991$) but also better by a slightly decreasing exponential function ($T = 23.73 * \exp(-0.000354 * altitude)$, $n = 47$, $R^2 = 0.996$).



Appendix B. Parameter values of Régnière's survival model adjusted to temperature-dependent daily survival data of the three preimaginal stages of *Cibdela janthina*

	a	b	c	R ²
Egg	10.4921 ± 0.0936	-1.4359 ± 0.0099	0.0350 ± 0.0003	0.99
Larva	0.8128 ± 0.2472	-0.4905 ± 0.0244	0.0124 ± 0.0005	0.94
Pupa	13.1693 ± 2.1289	-1.8370 ± 0.2125	0.0431 ± 0.0047	0.77

4 Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

4.1 Introduction

Les changements principaux observés le long d'un gradient altitudinal sont bien connus, comme potentiellement des changements de températures, de précipitations, de pressions partielles des gaz atmosphériques, de turbulences atmosphériques ou bien de rayonnements (Barry, 1992). Les limites altitudinales des insectes sont principalement expliquées par des contraintes thermiques sur leurs traits de vie (Hodkinson, 2005). Les différences saisonnières peuvent aussi être accentuées, et jouer un rôle important notamment durant la phase de croissance active de l'insecte. La diminution des températures le long d'un gradient altitudinal n'est pas monotone et des micro-climats peuvent se former localement par le biais de courants d'air plus chauds ou plus froids selon la topographie du lieu (Tenow and Nilssen, 1990). De plus, les températures au sein de la végétation ou au sol peuvent également différer significativement de la température de l'air ambiant, ce qui peut avoir des conséquences importantes pour des insectes folivores se développant à des altitudes élevées (Geiger et al., 1995).

La plante hôte est également affectée par ces variations de conditions climatiques le long d'un gradient altitudinal. Une exposition à des pressions partielles plus basses en CO₂, des températures moyennes plus basses, une exposition aux UV plus importante, une période de croissance plus courte ou des sols plus pauvres peuvent affectés la phénologie, la taille, la morphologie, la physiologie ou la configuration spatiale de la plante, avec des conséquences pour la population de l'insecte qui en dépend (Caldwell, 1971; Korner and Diemer, 1987).

Des changements environnementaux s'opèrent sur des distances relativement courtes sur des gradients d'altitude, réduisant ainsi les effets confondants de la dispersion, de la durée du jour et de l'historique biogéographique des interactions plante-insecte (Hodkinson, 2005). Une corrélation négative entre des dégâts occasionnés à une plante par des insectes et l'altitude a été démontré (Nestel et al., 1994; Kelly, 1998; Suzuki, 1998; Alonso, 1999; Miller

Chapitre 4. Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

et al., 2009), mais parfois une tendance inverse a également été montrée (Koptur, 1985; Hagen et al., 2007). Les dégâts occasionnés à une espèce de plante le long de gradients altitudinaux peuvent être influencés à la fois par les dynamiques de populations de l'insecte et par une variation d'un trait de la plante-hôte en réponse à des conditions environnementales variables (Koptur, 1985; Hodkinson, 2005). L'importance de ces dégâts dépendent de l'abondance de l'insecte phytophage et de sa consommation *per capita*, les deux pouvant être affectées par des changements des conditions climatiques et des traits de la plante-hôte avec l'altitude.

La tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) originaire de Sumatra en Indonésie a été introduite à La Réunion (France, Océan Indien) en 2007 pour lutter contre la vigne marronne *Rubus alceifolius* (Rosaceae). Depuis ce lâcher initial, cet agent de lutte biologique a réussi à limiter fortement les densités de sa plante hôte à basse altitude. Cependant, des massifs importants de la plante persistent au-dessus de 1100 m d'altitude environ. A partir de l'étude de l'influence de la température sur la durée de développement et la survie des stades pré-imaginaux de l'agent, Mathieu et al. (2014) ont montré que sa limite altitudinale et la défoliation observée sur les massifs de *R. alceifolius* sont expliquées par la diminution des températures moyennes en altitude. Mathieu et al. (2014) ont comparé pour cela des données de terrain semi-quantitatives sur la défoliation observée sur trois années en été et en hiver australs avec des données sur la survie et les durées de développement obtenues au laboratoire. Les courbes d'évolution de la défoliation en relation avec l'altitude montraient, qu'entre les années 2010 et 2012, les saisons n'ont pas eu d'impact sur la progression de l'insecte en altitude (Mathieu et al., 2014). Cet absence d'effet saisonnier pourrait s'expliquer par la dynamique de l'agent alors en phase de pullulation à cette période du programme proche du lâcher initial. En effet, des pullulations de populations d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante se produisent parfois lors de la phase initiale d'établissement de l'agent (Suckling and Sforza, 2014).

Les objectifs de notre étude sont : (1) de mesurer par des données quantitatives l'évolution de la biomasse végétale aérienne de *Rubus alceifolius* (masses foliaires et caulinaires) et de fournir des données quantitatives sur le nombre de larves et d'œufs le long de deux gradients altitudinaux situés dans des régions climatiques différentes de La Réunion et (2) de mesurer le succès de l'agent selon l'altitude.

4.2 Matériels et méthodes

4.2.1 Périodes et sites d'étude

En avril et juillet 2011, mars et août 2012 et mars 2013, une étude quantitative sur l'abondance des deux premiers stades pré-imaginaux de *Cibdela janthina* et sur la biomasse foliaire et caulinaire de *Rubus alceifolius* a été menée sur deux transects altitudinaux distincts géographiquement à La Réunion et sur les deux grandes périodes climatiques caractéristiques du climat réunionnais. Les transects ont été sélectionnés pour représenter des positions contrastées en terme de précipitations, l'un sur le flanc Est soumis à une forte pluviométrie (3 – 4 m/an) et l'autre sur le flanc Sud soumis à une moindre pluviométrie (0,8 – 1,6 m/an).

Le transect Est s'étendait de 800 à 1556 m d'altitude de La Plaine des Palmistes au col de Bellevue. Le transect Sud s'étendait de 650 à 1482 m d'altitude de Bérive jusqu'à la forêt de Notre-Dame-de-la-Paix (Figure 4.1). Le choix de cinq sites d'échantillonnages échelonnés sur les deux transects a été opéré selon la présence de massifs importants de *R. alceifolius* encore vivants et selon la praticabilité d'accès (Tableau 4.1).

Au cours de cette étude, plusieurs massifs de *R. alceifolius* choisis initialement ont subi des dégâts anthropiques empêchant la prise des mesures. Le massif situé à 881 m sur le transect Sud, en bordure d'un champ de canne à sucre, a été détruit au désherbant chimique entre l'hiver 2011 et l'été 2012. Sur le transect Est, le massif situé à 982 m, en bordure d'un champ en friche, a subi le même traitement entre l'hiver 2012 et l'été 2013 ; tandis que le massif le plus en altitude situé à 1556 m dans une forêt primaire des Hauts a été défriché mécaniquement entre l'été et l'hiver 2012. Les données sur les massifs de *R. alceifolius* de ces trois sites ne sont donc pas disponibles à partir de la période de leur destruction.

Tableau 4.1 – Caractéristiques des sites d'échantillonnage sur les deux transects altitudinaux.

Région	Altitude (m)	Coordonnées GPS	Type de milieu
Est	733	55°39'55" Est et 21°6'28" Sud	Forêt
	982	55°37'46" Est et 21°7'30" Sud	Bordure de champ
	1089	55°36'20" Est et 21°8'14" Sud	Friche
	1306	55°37'31" Est et 21°9'45" Sud	Friche
	1556	55°35'25" Est et 21°9'46" Sud	Forêt
Sud	650	55°32'41" Est et 21°18'42" Sud	Ravine
	881	55°33'22" Est et 21°17'16" Sud	Bordure de champ
	1005	55°33'43" Est et 21°17'1" Sud	Friche
	1301	55°34'54" Est et 21°16'32" Sud	Ravine
	1482	55°35'28" Est et 21°16'22" Sud	Forêt

4.2.2 Échantillonnage

La méthode d'échantillonnage était basée sur une méthode destructive où la biomasse de la plante au-dessus du sol est prélevée avec les larves et les œufs de *C. janthina* présents dessus.

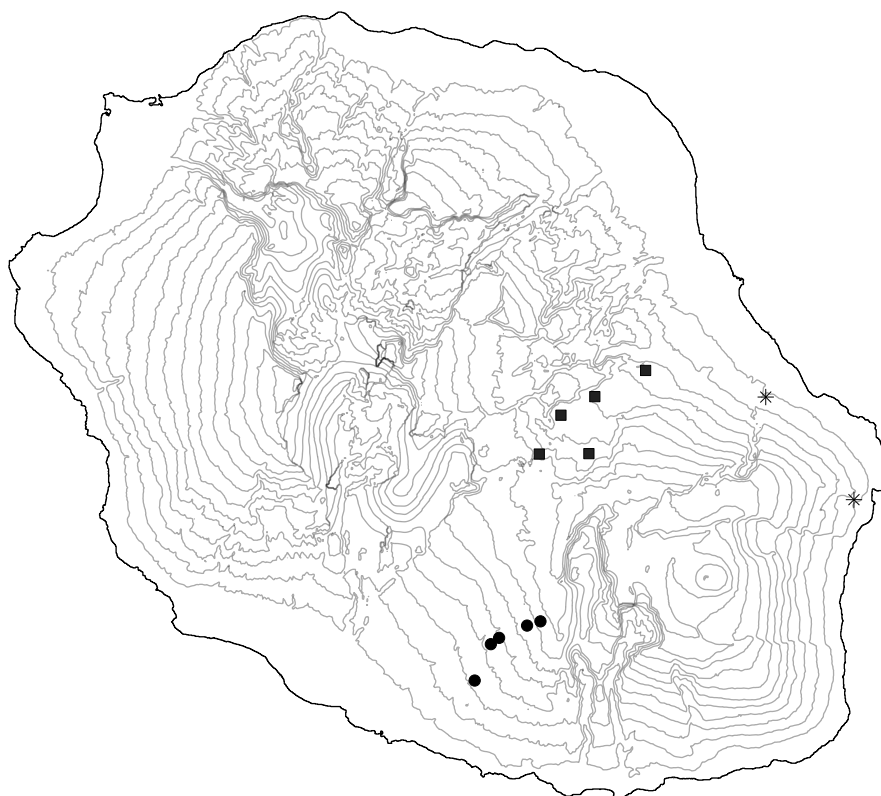


Figure 4.1 – Position géographique des sites d'échantillonnage sur la carte du relief de La Réunion. Les courbes de niveau sont échelonnées tous les 200 m d'altitude. Les cercles et les carrés représentent les sites d'échantillonnage respectivement sur les transects sud et est. Les sites initiaux de lâcher de *Cibdela janthina* sont représentés par les deux étoiles à l'est.

Sur chaque site, le matériel végétal aérien contenu dans cinq quadrats de 0,5 m² (71 × 71 cm) choisis aléatoirement en bordure de massif a été prélevé. Pour chaque quadrat, délimité par un cadre, les tiges ont été coupées au sécateur en prenant soin de ne pas faire tomber les larves présentes sur les feuilles. Les feuilles ont été mises à part. L'ensemble des feuilles et des tiges d'un quadrat a été alors séparé sur place et placé dans des sacs en plastique noir distincts. Les tiges ont été coupées en petits morceaux.

Au laboratoire, les morceaux de tiges ont été mis en étuve ventilée à 80°C pendant au minimum 48 h dans des barquettes en aluminium (20 × 10 × 4 cm). Leur masse sèche a été mesurée ensuite avec une balance à la précision de 0,1 g (Denver Instrument XP-3000).

Les feuilles de chaque quadrat ont été triées au laboratoire en trois catégories : les jeunes feuilles sur lesquelles les femelles de *Cibdela janthina* étaient susceptibles de pondre (soit une longueur de nervure principale inférieure à 5 cm), les feuilles dont la nervure principale était supérieure à 5 cm et les feuilles sénescentes ou mortes. Le nombre de feuilles de ces

trois catégories ainsi que le pourcentage de défoliation estimé visuellement ont été mesurés. L'ensemble des œufs de *C. janthina* insérés dans les nervures des feuilles a été dénombré à l'œil nu après examen de leur face inférieure. Les larves ont été collectées et mises en tubes remplis d'alcool à 70°. Les larves ont été triées par stade larvaire visuellement d'après la largeur de leur capsule céphalique. Les feuilles des trois catégories ont été ensuite placées dans des barquettes en aluminium (20 × 10 × 4 cm) et mises en étuve selon la même méthode que pour les tiges. La masse sèche a été également mesurée avec la même balance.

4.2.3 Analyse des masses foliaires et caulinaires

Les masses foliaires et caulinaires, sur chaque transect et pour chaque année et saison, à une altitude donnée ont été décrites par une fonction de type logistique : $masse = K / (1 + a \times e^{-r \times altitude})$, où K , a et r sont des paramètres à estimer. K est la capacité de charge maximale et $\ln(a)/r$ est l'altitude à laquelle la capacité de charge est diminuée de moitié.

4.2.4 Méthodes statistiques

Les effets de l'altitude, du temps (en mois depuis le premier échantillonnage) et de la saison (hiver / été) et leurs interactions sur la biomasse foliaire et caulinare de *R. alceifolius* le long des deux transects altitudinaux ont été déterminés par des modèles linéaires généralisés avec une erreur normale (GLM). Afin de normaliser les données, les biomasses caulinaires ont été transformées par la racine carrée. Les effets de l'altitude, du temps et de la saison, et leurs interactions sur le pourcentage de défoliation des feuilles ont été déterminés par des GLM avec une erreur quasi-binomiale afin de tenir compte de la surdispersion dans les modèles. Les effets de l'altitude suivant une distribution quadratique, du temps et de la saison ont été déterminés par des GLM avec une erreur de Poisson. Tous les tests statistiques et les graphiques ont été réalisés avec le logiciel R ([R Core Team, 2013](#)).

4.3 Résultats

4.3.1 Variations altitudinales et saisonnières de la masse foliaire et caulinaires de *Rubus alceifolius*

La masse foliaire de *R. alceifolius* a été significativement plus importante sur le transect Sud que sur le transect Est (GLM avec transect : $F = 7,6$, $ddl = 1, 218$, $P = 0,006$). Sur les deux transects, elle a augmenté avec l'altitude et diminué au cours du temps sur la période d'échantillonnage. L'effet saisonnier n'a pas été significatif seul ou pour une altitude donnée (Tableau 4.2).

Tableau 4.2 – Tableau d'analyse de déviance pour le modèle linéaire généralisé (GLM) ajusté aux données sur la biomasse des feuilles et des tiges sur les transect Est et Sud. Les effets significatifs ($P < 0,05$) sont indiqués en gras

Variable	Facteur	d.d.l.	Déviance résiduelle	% de déviance expliquée	F	P
Masse foliaire						
Transect Sud	Altitude	1	286666	60,63	201,1	< 0,001
	Temps	1	247116	5,43	18,0	< 0,001
	Saison	1	245566	0,21	0,7	0,403
	Altitude × Temps	1	228531	2,34	7,8	0,006
	Altitude × Saison	1	228375	0,02	0,1	0,790
	Erreur	104	228400	31,36		
Transect Est	Altitude	1	170577	39,08	147,2	< 0,001
	Temps	1	157495	2,55	9,6	0,002
	Saison	1	155278	0,43	1,6	0,205
	Altitude × Temps	1	143502	2,30	8,6	0,004
	Altitude × Saison	1	141504	0,39	1,5	0,228
	Erreur	104	141504	27,62		
Masse caulinaires						
Transect Sud	Altitude	1	1161	12,2	24,6	< 0,001
	Temps	1	1041	9,1	18,4	< 0,001
	Saison	1	1037	0,3	0,5	0,477
	Altitude × Temps	1	694	26,0	52,6	< 0,001
	Altitude × Saison	1	679	1,1	2,2	0,141
	Erreur	104	679	51,4		
Transect Est	Altitude	1	1114	15,3	32,2	< 0,001
	Temps	1	968	11,1	23,5	< 0,001
	Saison	1	953	1,2	2,5	0,118
	Altitude × Temps	1	648	23,1	48,8	< 0,001
	Altitude × Saison	1	648	0,0	0,0	0,965
	Erreur	104	648	49,3		

Les figures 4.2 et 4.3 montrent une relation de type logistique entre la biomasse foliaire et l'altitude, quelque soit les périodes de prélèvement. La biomasse foliaire a diminué à basse altitude au cours du temps, indépendamment des saisons mais a augmenté également aux hautes altitudes. La masse caulinaires de *R. alceifolius* n'a pas été significativement différente

entre les deux transects (GLM avec transect : $F = 0,5$, $ddl = 1$, 218 , $P = 0,500$). Sur les deux transects, elle a augmenté avec l'altitude et diminué au cours du temps sur la période d'échantillonnage. L'effet saisonnier n'a pas été significatif seul ou pour une altitude donnée (Tableau 4.2). En 2011, la masse de tiges était équivalente quelque soit l'altitude sur le transect Est (GLM avec altitude : $F = 0,4$, $ddl = 1,49$, $P = 0,396$). En été 2012, une diminution de cette biomasse sur le site à 800 m a été observée et s'est accentuée en hiver 2012 et en été 2013. Sur le transect Sud, cette diminution n'a été observée qu'à partir de l'hiver 2012. En été 2013, le massif situé à 650 m d'altitude a été presque totalement consommé par la tenthrède (Figures 4.4 et 4.5).

4.3.2 Variations altitudinales et saisonnières de la défoliation

L'évolution de la défoliation des feuilles intermédiaires (feuilles consommables par les larves) est présentée sur la figure 4.6. La défoliation sur le transect Est a diminué avec l'altitude (GLM avec altitude : $F = 28,7$, $ddl = 1$, 108 , $P < 0,0001$) mais a augmenté au cours du temps (temps : $F = 0,2$, $ddl = 1$, 107 , $P = 0,646$; interaction altitude $\times$ temps : $F = 19,2$, $ddl = 1$, 105 , $P < 0,0001$). La saison n'a pas eu d'influence sur la défoliation (saison : $F = 0,3$, $ddl = 1$, 106 , $P = 0,583$; interaction altitude $\times$ saison : $F = 0,0$, $ddl = 1,104$, $P = 0,969$). Sur le transect Sud, la même tendance a été observée (altitude : $F = 107,5$, $ddl = 1$, 108 , $P < 0,0001$; interaction altitude $\times$ temps : $F = 35,3$, $ddl = 1$, 105 , $P < 0,0001$). Le niveau de défoliation a diminué légèrement au cours du temps (temps : $F = 5,3$, $ddl = 1$, 107 , $P = 0,023$). La saison n'a pas eu d'effet global sur la défoliation (saison : $F = 1,0$, $ddl = 1$, 106 , $P = 0,317$). Les défoliations moyennes sur les transects Sud et Est étaient de $24,6 \pm 2,3\%$ et $22,6 \pm 2,1\%$, respectivement.

Sur le transect Sud, la défoliation des jeunes feuilles était en moyenne de $2,7 \pm 0,7\%$ (1 SE). Elle a diminué légèrement avec l'altitude (altitude : $F = 4,6$, $ddl = 1$, 108 , $P = 0,035$), a augmenté au cours du temps (temps : $F = 17,0$, $ddl = 1$, 107 , $P < 0,0001$) et était plus forte de manière globale en hiver qu'en été (saison : $F = 10,1$, $ddl = 1$, 106 , $P = 0,002$). Cependant l'interaction altitude-temps n'a pas eu d'effet sur la défoliation (interaction altitude $\times$ temps : $F = 0,0$, $ddl = 1$, 105 , $P = 0,880$) et la défoliation était moins importante en hiver qu'en été (interaction altitude $\times$ saison : $F = 6,9$, $ddl = 1$, 104 , $P = 0,010$). Sur le transect Est, la défoliation des jeunes feuilles était en moyenne de $2,3 \pm 0,6\%$ (1 SE). Elle a diminué légèrement avec l'altitude (altitude : $F = 10,4$, $ddl = 1,108$, $P = 0,002$) et au cours du temps mais pas à une altitude donnée (temps : $F = 10,0$, $ddl = 1$, 107 , $P = 0,002$; interaction altitude $\times$ temps : $F = 0,0$, $ddl = 1$, 105 , $P = 0,909$). La saison n'a pas eu d'effet significatif sur la défoliation des jeunes feuilles (saison : $F = 2,8$, $ddl = 1$, 106 , $P = 0,097$; interaction altitude $\times$ saison : $F = 0,1$, $ddl = 1$, 104 , $P = 0,728$).

4.3.3 Variations altitudinales et saisonnières des densités de larves

Sur le transect Est, le nombre de larves sur les quadrats a augmenté avec l'altitude jusqu'à une altitude limite puis diminué au-delà en suivant une distribution quadratique du paramètre

Chapitre 4. Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

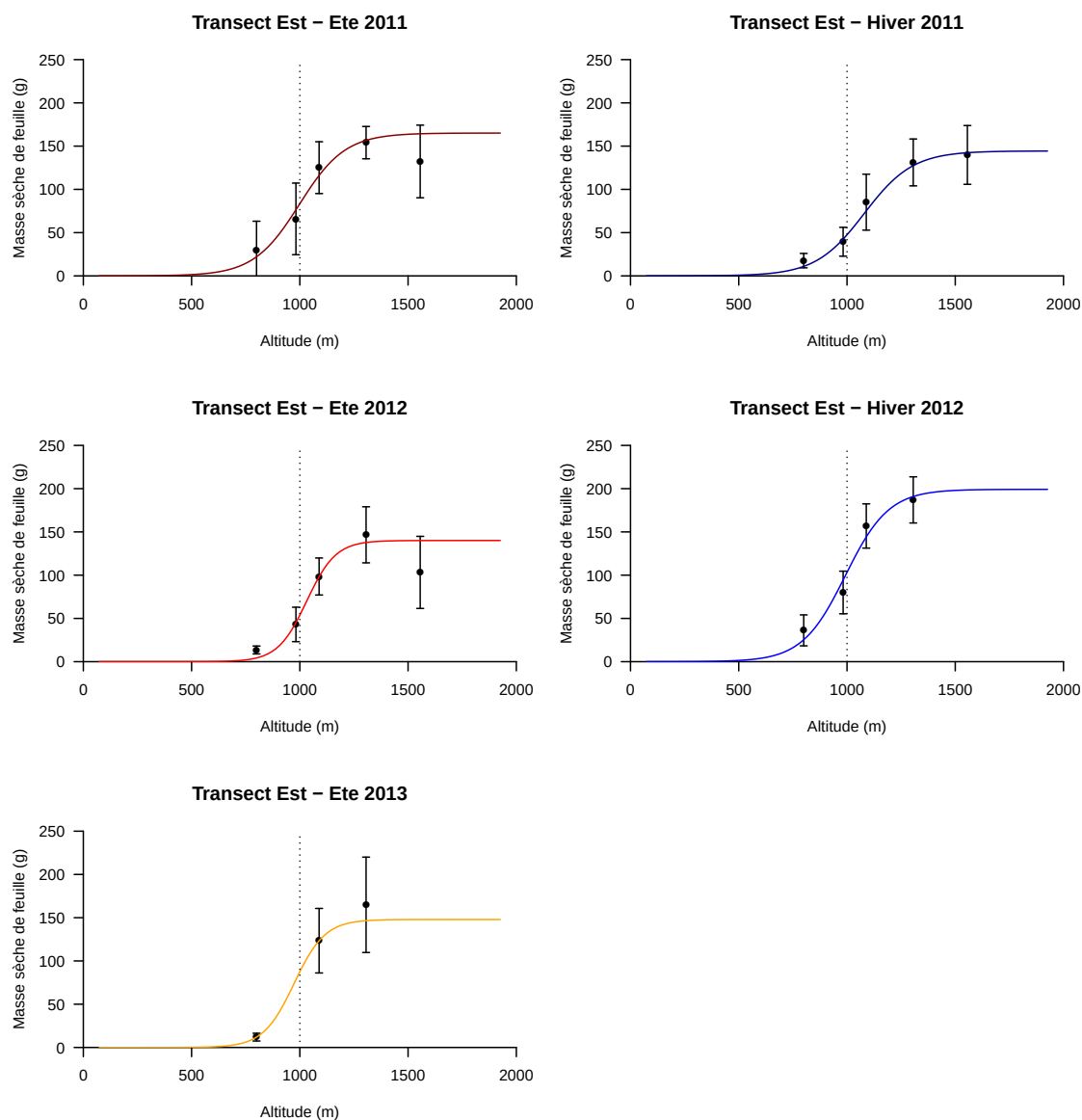


Figure 4.2 – Masse sèche totale moyenne des feuilles (en g) par quadrat sur le transect Est en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. La relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.

altitude (altitude : $F = 8245$, $ddl = 1$, 107 , $P < 0,0001$; interaction altitude $\times$ altitude : $F = 1121$, $ddl = 1$, 108 , $P < 0,0001$) (Figure 4.7). Les effectifs de larves ont été moins importants en hiver qu'en été (saison : $F = 2190$, $ddl = 1$, 106 , $P < 0,0001$).

Sur le transect Sud, la même tendance a été observée. Le nombre de larves sur les quadrats a augmenté avec l'altitude jusqu'à une altitude limite puis diminué au-delà en suivant une distribution quadratique du paramètre altitude (altitude : $F = 2916$, $ddl = 1$, 107 , $P < 0,0001$;

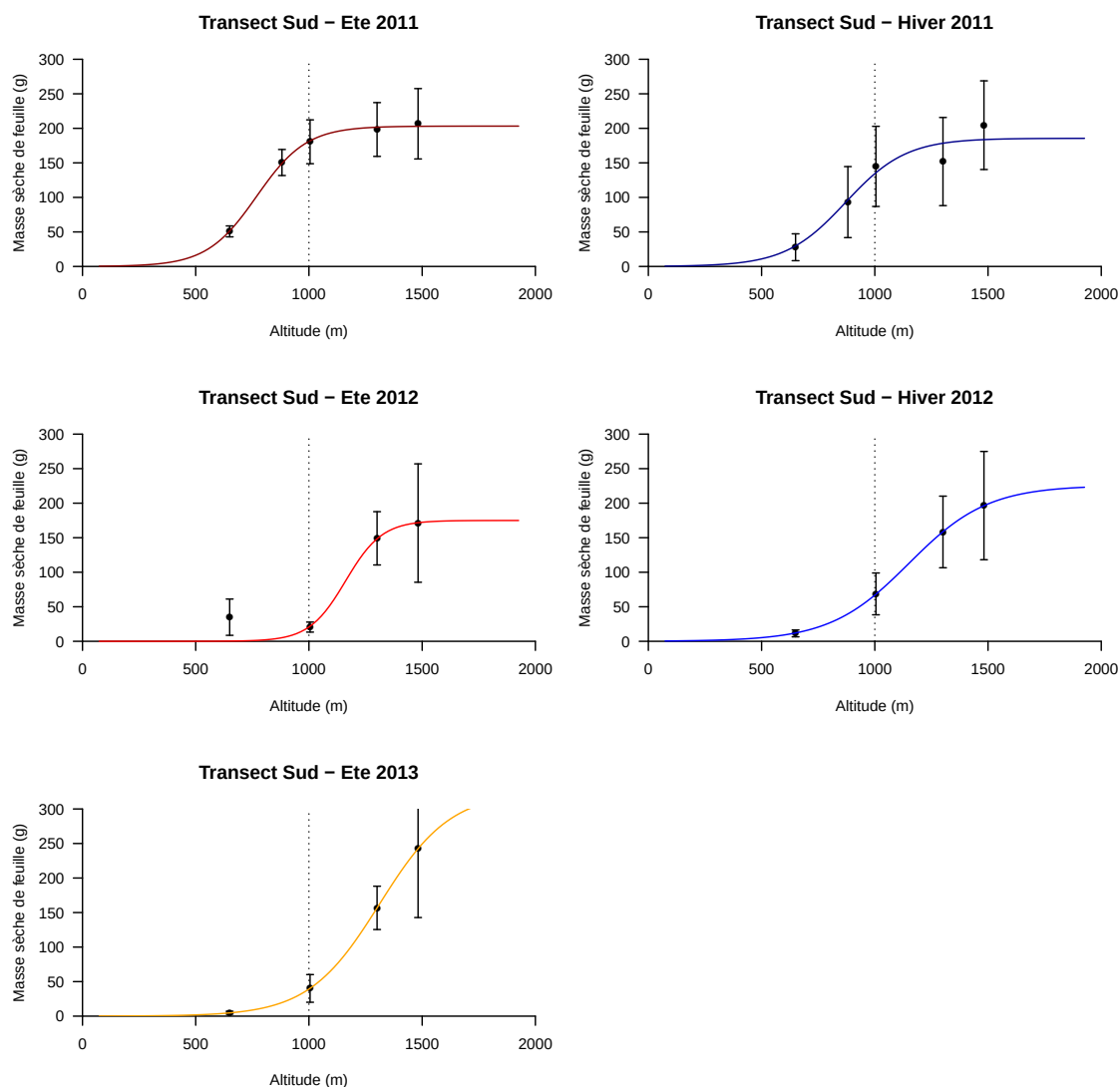


Figure 4.3 – Masse sèche totale moyenne des feuilles (en g) par quadrat sur le transect Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. La relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.

interaction altitude $\times$ altitude : $F = 5190$, $ddl = 1$, 108 , $P < 0,0001$ (Figure 4.7). Les effectifs de larves étaient moins importants en hiver qu'en été (saison : $F = 1304$, $ddl = 1$, 106 , $P < 0,0001$).

Chapitre 4. Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

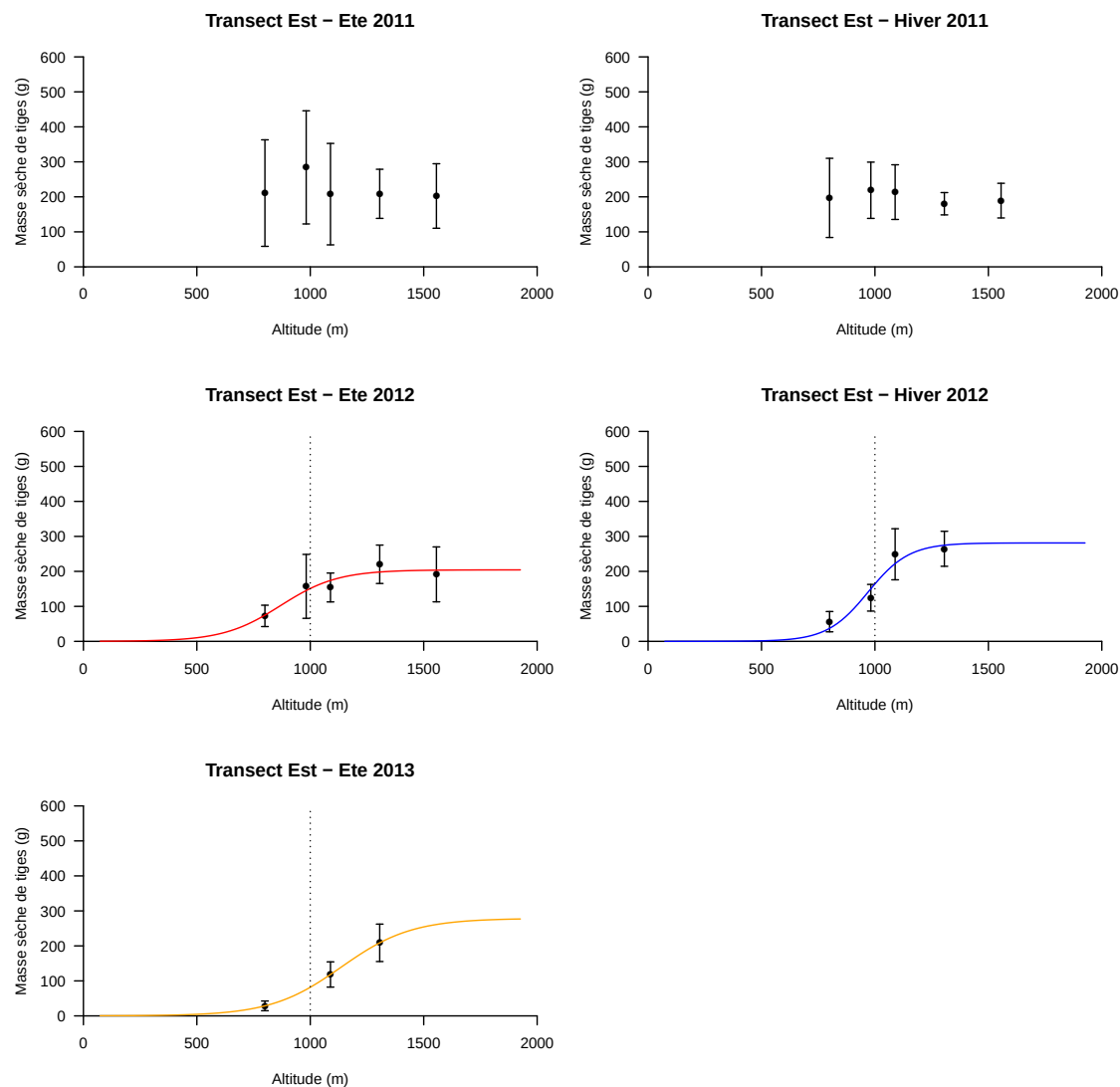


Figure 4.4 – Masse sèche totale moyenne des tiges (en g) par quadrat sur le transect Est en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. Quand elle est significative, la relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.

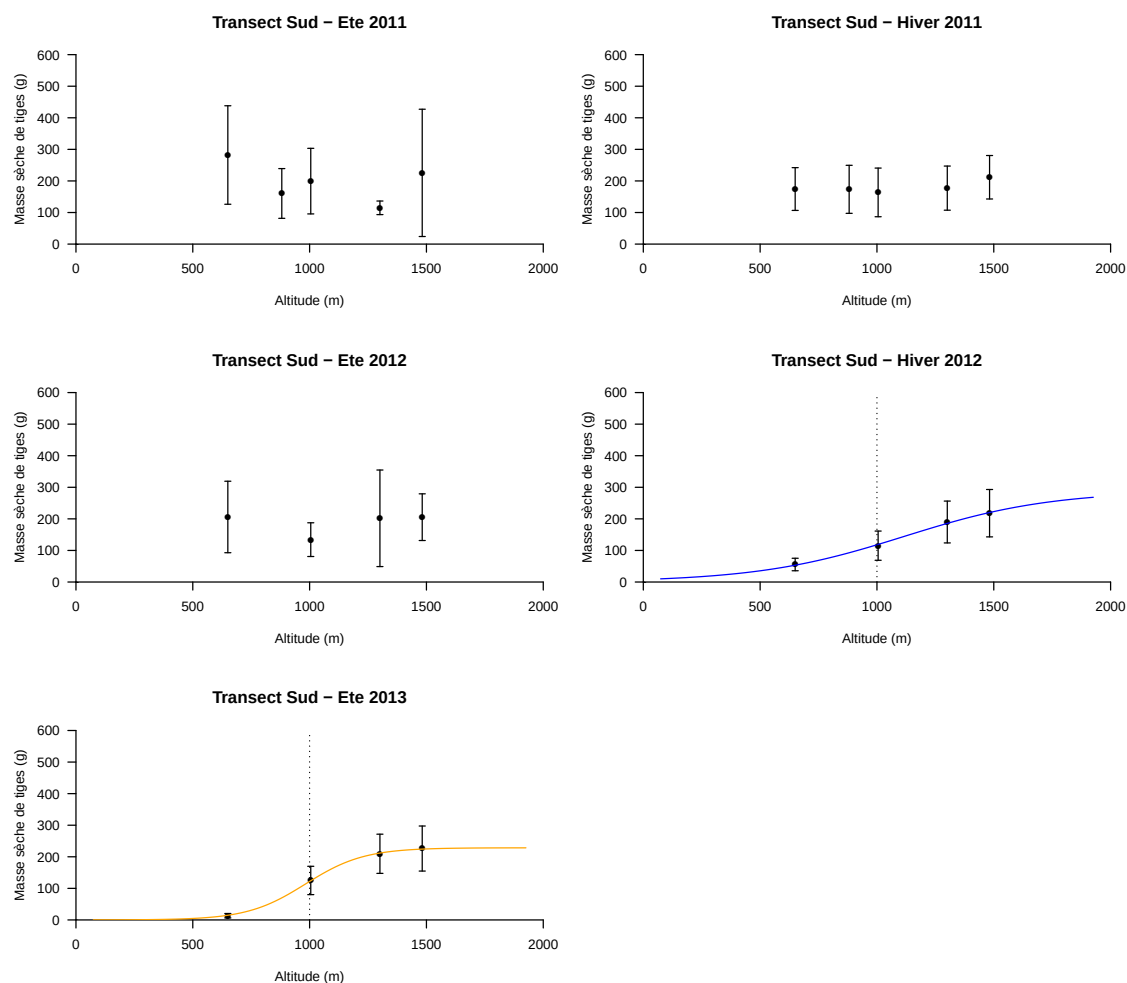


Figure 4.5 – Masse sèche totale moyenne des tiges (en g) par quadrat sur le transect Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison. Quand elle est significative, la relation entre la masse foliaire et l'altitude est représentée par des courbes de type logistique.

Chapitre 4. Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

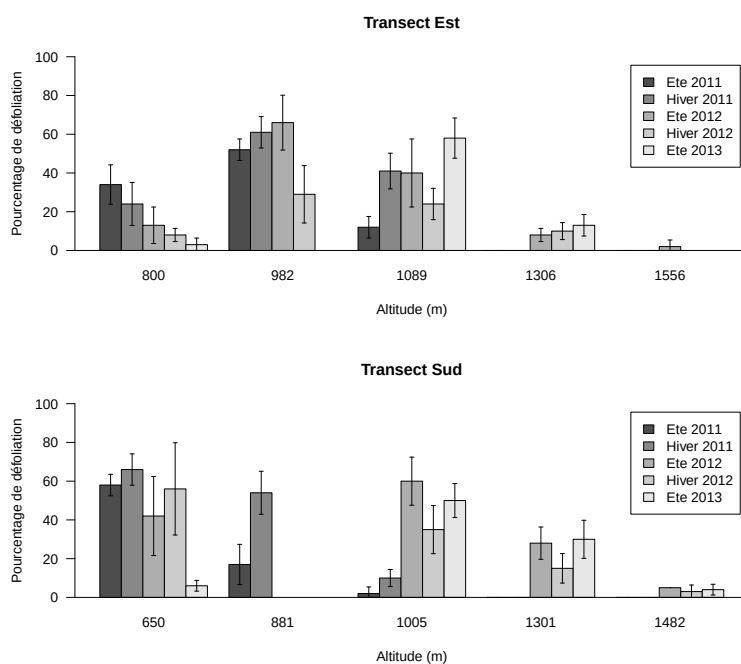


Figure 4.6 – Défoliation des feuilles intermédiaires de *Rubus alceifolius* sur les transects Est et Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison.

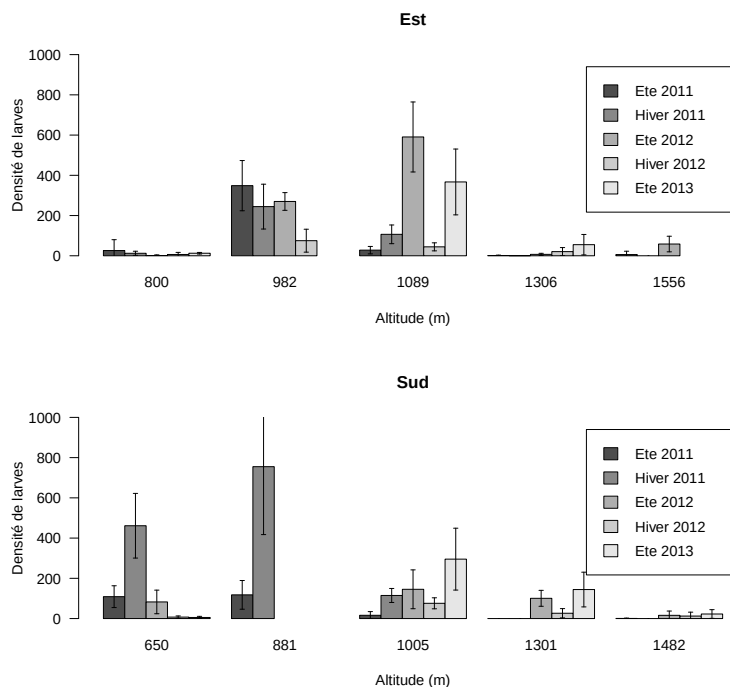


Figure 4.7 – Effectifs de larves de *Cibdela janthina* par quadrat (surface de 0,5 m²) sur les transects Est et Sud en fonction de l'altitude, de l'année et de la saison.

4.4 Discussion

Depuis le lâcher de *C. janthina* à La Réunion en 2007 jusqu'à aujourd'hui, un suivi semestriel de la défoliation des massifs de *R. alceifolius* sur l'ensemble de l'île a permis de suivre la dispersion de l'agent et d'avoir une mesure indirecte de son impact en fonction de l'altitude via l'observation de la défoliation (Mathieu et al., 2014). Notre étude s'est focalisée sur un suivi saisonnier sur deux ans et demi de l'évolution quantitative de la biomasse aérienne de massifs de *R. alceifolius* et de la densité des larves sur ces massifs sur deux gradients altitudinaux distincts géographiquement. Nous avons montré par des mesures quantitatives qu'il y avait bien une corrélation négative entre les dégâts occasionnés à *R. alceifolius* par *C. janthina* et l'altitude, la biomasse de *R. alceifolius* étant proche de 0 aux basses altitudes et proche de la capacité de charge K au-dessus d'environ 1250 m d'altitude quelque soit la saison.

Le suivi saisonnier de l'évolution du système biomasse de *R. alceifolius* – densité de larves de *C. janthina* le long d'un gradient altitudinal a montré l'expansion de la population de l'insecte et son impact sur la plante envahissante dans le Sud avec une diminution de sa biomasse jusqu'en 2013. Cependant, sur le transect Est, où la présence de l'agent était antérieure, nous avons mesuré un recul des dégâts au-dessus de 1000 m d'altitude, ce qui confirme la tendance observée par Mathieu et al. (2014).

Les interactions entre l'agent de lutte biologique et sa plante hôte peuvent déterminer des comportements dynamiques différents en conditions naturelles (Myers, 1987). Certains organismes de lutte ont un effet à peine perceptible sur les dynamiques de leurs hôtes ; dans d'autres interactions, ces agents maintiennent leur hôte à un niveau d'équilibre très bas (Huffaker and Kennett, 1959) ; certains agents et leurs hôtes présentent des oscillations cycliques (Moran and Zimmermann, 1991; Bonsall et al., 2003) ; certaines interactions sont caractérisées par des pullulations épisodiques de la plante hôte pendant lesquelles l'agent de lutte a cessé de limiter l'abondance de son hôte (Schooler et al., 2011).

L'équilibre peut être influencé par la dynamique des populations de l'agent et la réponse de la plante face aux dégâts engendrés. Dans un contexte de gradient altitudinal, ces deux facteurs dépendent de l'historique de la lutte biologique et notamment de l'influence des variations des conditions environnementales abiotiques (température, pluviométrie, humidité) qui sont accentuées par la saisonnalité.

La densité d'insecte en climat tropical est souvent liée à la saisonnalité des précipitations (Wolda, 1978). En général, les populations d'insectes sont réduites pendant les saisons sèches, avec un rebond marqué au début de la saison des pluies suivi par une diminution graduelle jusqu'au début de la saison sèche suivante (Lowmann, 1985; Murali and Sukumar, 1993; Andressen, 2005; Medina and Lopes, 2014). Toutefois, le taux de perturbation du milieu peut avoir des impacts opposés sur l'abondance d'insectes suivant les deux principales saisons en milieu forestier tropical (Hamer et al., 2005).

L'absence manifeste d'influence saisonnière sur le transect Est sur la dynamique du couple

Chapitre 4. Influence de l'altitude sur l'interaction entre *Rubus alceifolius* et *Cibdela janthina*

en altitude sur la période d'observation de notre étude pourrait être due à deux facteurs : l'histoire biogéographique du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* et les réponses de la plante suite aux différents épisodes de défoliation.

Une population de *C. janthina* issue du front de colonisation de l'Est a commencé à s'installer sur la Plaine des Palmistes au début de l'année 2010. A ces altitudes, cette population a trouvé une ressource alimentaire non limitante qui a favorisé son développement. Sur la période de notre étude un an après l'arrivée de *C. janthina*, l'influence de la baisse de température entre l'été et l'hiver sur la survie de sa population a pu être réduite par l'abondance de cette même population, alors dans une phase de pullulation due à son établissement dans un environnement vierge d'agents et par une pression importante d'immigration d'adultes venant des altitudes plus basses.

Le second facteur explicatif est la réponse de la plante suite à une défoliation. Une asynchronie supérieure à une année entre la diminution de la biomasse foliaire suite à plusieurs épisodes de phytophagie et la diminution de la biomasse des tiges due au déclenchement du flétrissement apical a été observée. La défoliation diminue la croissance de l'arbre ou de l'arbuste et augmente le taux de flétrissement apical (Kosola et al., 2001). Elle conduit également à des déclins transitoires de l'allocation du carbone vers les stocks d'amidon dans les racines et les tiges lors de forts épisodes de défoliation. Le flétrissement apical semble être un caractère répandu suite à une défoliation par les tenthrèdes (Bruzzese, 1980; Ciesla, 2002; Blank et al., 2010). La tenthrède *Aproceros leucopoda* (Argidae) peut défolier entièrement les ormes en Europe provoquant ainsi des flétrissements apicaux partiels (Blank et al., 2010). Lors de prospections en Europe d'agents potentiels de lutte biologique contre la ronce *Rubus fruticosus* en Australie, la tenthrède *Hartigia albomaculatus* (Cepidae) a montré une capacité importante de dégâts, conduisant à un dépérissement apical, à une baisse de la reproduction végétative à partir des apex et à une baisse de la production de graines (Bruzzese, 1980). Les dégâts infligés par les insectes phytophages peuvent également stimuler des bourgeons dormants qui produisent de nouvelles tiges ou feuilles juvéniles (Craig, 2010). Notre étude a montré que les feuilles juvéniles, propices à recevoir les pontes de *C. janthina*, sont moins consommées par les larves que les autres feuilles (< 10% des jeunes feuilles).

Notre étude a montré que sur la période d'échantillonnage, la saisonnalité n'a pas eu d'influence sur la progression de l'insecte en altitude. La saisonnalité des insectes se reflète souvent dans la saisonnalité des précipitations dans les forêts tropicales (Wolda, 1978), avec des corrélations positives mais parfois négatives entre l'abondance de l'insecte et l'abondance des précipitations saisonnières. La plupart des insectes présente une augmentation de leur population en début de saison des pluies. Avila-Núñez et al. (2007) ont trouvé que la tenthrède *Aneugmenus merida* (Tenthredinidae) suit un rythme saisonnier au Vénézuéla avec une émergence d'adultes au tout début de la saison des pluies en avril-mai suivi par leur disparition lorsque les précipitations cessent en juillet-août. De même, Dhileepan (2003) montre que les précipitations dans le Queensland en Australie apparaissent être le facteur majeur influençant l'efficacité des agents de lutte biologique *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera : Chrysomelidae).

et *Epiblema strenuana* (Lepidoptera : Tortricidae). Cependant, les précipitations peuvent avoir un impact négatif sur la lutte biologique dans certains cas. [Broughton \(2000\)](#) montre que la punaise *Teleonemia scrupulosa* (Hemiptera : Tingidae) provoque des dégâts plus importants au *Lantana camara* (Verbenaceae) dans les régions sèches et durant la saison sèche, tandis que ses populations sont plus faibles pendant la saison des fortes pluies et aux hautes altitudes.

Par ailleurs, le taux d'humidité joue un rôle important sur la dynamique de certaines tenthrèdes tropicales considérées comme des agents potentiels de lutte biologique. Ainsi, [Badenes-Perez and Johnson \(2007\)](#) ont montré que les densités d'*Atomacera petroa* (Argidae) au Brésil à la même latitude que La Réunion sont fortement influencées par le taux d'humidité relatif de l'air ainsi que la température. De plus, les pupes entrent en diapause à basse température et n'émergent qu'en septembre lorsque les températures remontent. Les influences du taux d'humidité de l'air et des précipitations sur la survie et le développement de *C. janthina* n'ont pas été étudié jusqu'à présent. Cependant, ces facteurs pourraient avoir une certaine importance du fait que tous les stades de l'insecte sont aériens.

En s'intéressant aux effets des saisons sur l'abondance de *C. janthina* et sur les dégâts engendrés aux massifs de *R. alceifolius*, nous avons remarqué que le temps écoulé entre l'arrivée de l'agent de lutte biologique sur un site et son établissement est un facteur important à prendre en compte dans ce type d'étude. En effet, la phase d'établissement de l'agent peut être longue et une phase de pullulation peut masquer les effets étudiés. Par conséquent, [McFadyen \(1998\)](#) suggère que le réel succès d'une lutte biologique contre une plante envahissante ne peut être mesuré qu'au moins 10 ans après l'arrivée de l'agent sur un site donné. Par ailleurs, la collecte de données semestrielles sur un insecte multivotine peut ne pas refléter les variations majeures dans la dynamique du couple insecte-plante. Des relevés plus rapprochés dans le temps, moins chronophages et sur un nombre de sites restreints où le couple *C. janthina*–*R. alceifolius* est à l'équilibre, permettraient de mieux appréhender les effets saisonniers sur la dynamique de leur population.

5 Les clés du succès de *Cibdela jan-thina* dans le contrôle de *Rubus alceifolius*

5.1 Introduction

Le succès d'un agent de lutte biologique peut être évalué par le niveau de réduction de l'équilibre de la densité de population de la plante cible en dessous de celui avant lâcher (Beddington et al., 1978) : $q = N^*/K$, où N^* est la densité de la plante suite à la lutte biologique et K est sa densité avant le lâcher.

Le « Silwood International Project on the Biological Control of Weeds », un projet collaboratif à l'initiative de M. H. Julien en 1992, a analysé le succès ou l'échec de la plupart des projets de lutte biologique contre des plantes invasives à l'époque et a tenté de tirer des conclusions sur les attributs de l'agent et de sa plante cible qui conduisent au succès d'un programme de lutte biologique.

Le meilleur prédicteur de succès d'un agent de lutte biologique est sans aucun doute son succès dans un autre programme de lutte biologique ailleurs (Peschken and McClay, 1995; Julien and Griffiths, 1998). Julien and Griffiths (1998) ont synthétisé plusieurs exemples de transfert d'agents de lutte efficaces d'un endroit à un autre. La caractéristique la plus directement observable est la différence de succès selon la famille de l'agent de lutte biologique. Crawley (1989c) a montré ainsi que les agents les plus efficaces dans le succès d'une lutte biologique sont les charançons (Coleoptera : Curculionidae) et les chrysomèles (Coleoptera : Chrysomelidae).

Le « Silwood project » a permis de mettre en avant des caractéristiques de la biologie d'un agent qui prédisaient sa capacité à s'établir et plus largement son succès. Ces caractéristiques principales incluaient une petite taille, un voltinisme élevé, une fécondité élevée, une durée de vie élevée des adultes et une bonne capacité de dispersion et de localisation de la plante hôte (Crawley, 1989c).

Le questionnaire transmis lors du Silwood Project abordait différents traits des agents : sa taille, ses habitudes de consommation, sa reproduction, son sex-ratio, sa fécondité, son temps de génération, sa longévité, sa dispersion et sa spécificité d'hôte.

Les caractéristiques des plantes qui les rendaient plus aptes à la lutte biologique incluaient l'uniformité génétique (Crawley, 1989c; Goolsby et al., 2006), le défaut d'organes pérennes et la sensibilité aux infections secondaires. Les caractéristiques de la plante qui rendaient le contrôle moins efficace incluaient la présence de rhizomes (mais voir Chaboudez and Sheppard, 1995), des forts pouvoirs de recroissance (mais voir Chaboudez and Sheppard, 1995) et une faible qualité nutritive pour l'agent (Crawley, 1989c).

Le succès d'une lutte biologique dépend surtout de l'impact des populations de l'agent sur les populations de sa plante cible. L'agent doit être physiologiquement capable de survivre et de se reproduire dans son nouvel environnement. Les conditions climatiques, températures, taux d'humidité, précipitations, doivent être optimales pour l'agent (McClay and Balciunas, 2005). Dans le cas de précipitations dommageables pour l'agent relâché, d'autres souches plus tolérantes à ces conditions peuvent être introduites (Hill et al., 1993).

Le succès peut également être favorisé par des stratégies de lâchers appropriées (Grevstad et al., 2013), par la mise en place de synergies avec d'autres méthodes de lutte (Buckley et al., 2004) ou par l'augmentation de la compétition entre la plante cible et les plantes présentes dans le milieu (Fowler and Griffin, 1995). Enfin, la force et l'importance d'une adaptation locale favorisant le succès sont influencées par l'étendue de la gamme d'hôte, le temps de génération relatif, les taux de migrations relatifs de l'agent et de la plante cible ainsi que par la structure des méta-populations des deux protagonistes (Hufbauer and Roderick, 2005).

Le succès peut aussi être dépendant du degré de prédation sur l'agent de lutte biologique dans l'aire d'introduction, connu sous le nom de « enemy release hypothesis » (Keane and Crawley, 2002) qui stipule qu'en dehors de son aire d'origine, une espèce exotique bénéficie du manque de ses ennemis naturels. Cependant, Price (2000) a montré que la régulation « top-down » de l'agent par des ennemis naturels était moins forte que la régulation « bottom-up » opérée par les systèmes de défense de la plante cible.

En résumé, un établissement réussi d'agents de lutte biologique est une fonction d'un certain nombre de facteurs biotiques, abiotiques et procéduraux. L'identification de ces facteurs peut permettre d'améliorer l'efficacité d'un programme de lutte biologique (Figure 5.1).

Depuis le lâcher de *Cibdela janthina* en 2007, ses larves ont défolié avec succès des massifs de *Rubus alceifolius* à basse altitude (Mathieu et al., 2014). Cependant, des repousses issues des souches de *R. alceifolius* ont été observées à basse altitude et la production de graines en altitude se maintient là où la population de *C. janthina* ne peut s'établir durablement.

Les objectifs de cette étude sont de : (1) caractériser morphologiquement les feuilles des axes végétatifs et florifères de *R. alceifolius* afin de préciser les relations entre la masse sèche,

Facteurs biotiques	Facteurs abiotiques	Facteurs procéduraux
Communauté de plantes densité d'hôte, succession Interactions prédation, parasitisme, compétition Organisme de lutte synchronisation, physiologie, fécondité, comportement, diversité génétique, émigration	Climat température, précipitations Caractéristiques du site sol, pente, aspect, ombre, humidité Latitude saisons, longueur du jour Perturbation feu, inondation, etc.	Avant lâcher sélection du site, source de la colonie, méthode de collecte, expédition, sex ratio, etc. Lâcher méthode, mauvais agent ou mauvais hôte, timing, stade de vie, documentation, etc. Après lâcher gestion du site, détection de l'agent, vandalisme Personnel formation, expérience, continuité, priorisation, suivi

Figure 5.1 – Facteurs affectant le succès d'une lutte biologique. D'après [Coombs et al. \(2004\)](#)

la surface et des paramètres plus facilement mesurables dans une optique de prise de mesures non-destructives de la plante comme la longueur de la nervure principale de la feuille (feuille palmatilobée) pour des études sur la consommation des larves de *C. janthina*, (2) mesurer les taux de consommation foliaire des différents stades larvaires de *C. janthina* au laboratoire en conditions contrôlées et sur plants entiers *in natura* de *R. alceifolius*, (3) mesurer à court terme les effets de la défoliation par une cohorte de larves sur la croissance foliaire et caulinare de *R. alceifolius*, (4) déterminer les sites de préférence des pontes des femelles sur des plants entiers vierges de l'agent de lutte biologique, (5) déterminer le type de réponse fonctionnelle des larves dans l'optique d'une modélisation des dynamiques du couple *C. janthina*–*R. alceifolius*, (6) mesurer les fécondités potentielles et réalisées des femelles de *C. janthina* à partir de leur émergence, (7) déterminer les relations entre la taille, la masse et la durée de vie des femelles de *C. janthina* et leur fécondité potentielle.

Les données obtenues sur les taux de consommation des différents stades larvaires, la consommation totale au cours de tout le stade larvaire, le type de réponse fonctionnelle des larves, le choix des sites de pontes par les femelles et la fécondité réalisée nous permettront de préciser des paramètres nécessaires à l'élaboration d'un modèle de dynamique des populations de *C. janthina* et de *R. alceifolius* en interactions.

5.2 Matériels et méthodes

5.2.1 Acquisition de données morphométriques sur les feuilles de *Rubus alceifolius*

Des mesures morphométriques sur les feuilles de *Rubus alceifolius* ont été effectuées au préalable afin d'établir des relations numériques entre différents paramètres mesurables sur la feuille (masse sèche, masse fraîche, surface et longueur de la nervure principale). Ces relations sont nécessaires pour effectuer des mesures indirectes de la masse foliaire. Ces relations peuvent nous permettre notamment d'estimer la masse sèche des feuilles d'un plant entier de *R. alceifolius* par une mesure indirecte non destructive de la nervure principale de ses feuilles au cours d'une défoliation. La caractérisation morphométrique des feuilles des axes végétatifs et florifères de *R. alceifolius* a été réalisée à partir de 20 axes de chaque type. Ces axes ont été prélevés en matinée sur des massifs où aucun stade de *Cibdela janthina* n'était présent, puis gardé en vase rempli d'eau jusqu'au laboratoire. Toutes les mesures morphométriques ont été effectuées en fin de matinée au laboratoire.

Pour chaque nœud d'un axe, la longueur de la nervure principale et l'épaisseur du limbe ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique (0,1 mm de précision), la surface foliaire à l'aide d'un planimètre portatif (Li-3000 A, Licor, Nebraska, USA ; 1 mm² de précision), et la clarté des feuilles (L^*) à l'aide d'un colorimètre (Minolta CR-300, Minolta Co., Osaka, Japan).

Les masses fraîches puis sèches des feuilles, après séchage en étuve pendant 48 h à 60°C, ont été mesurées à l'aide d'une balance à la précision de 0,1 mg (Sartorius AG, Göttingen). La longueur des inter-nœuds a été mesurée à l'aide du pied à coulisse.

Les relations entre la surface et la masse sèche d'une feuille d'axe végétatif et florifère et la longueur de sa nervure principale ont été modélisées par des équations polynômiales du type : $y = a \times x^b$, où y sont la surface (en m²) ou la masse sèche (en g), x est la longueur de la nervure principale (en m), et a et b sont des paramètres à estimer pour chacune des variables. Les relations entre la masse sèche et la surface et la masse fraîche d'une feuille d'axe végétatif et florifère ont été modélisées par une équation de type linéaire : $y = a \times x$ où a est un paramètre à estimer.

5.2.2 Activité nycthémerale d'oviposition et préférence de sites de ponte

L'activité nycthémerale de ponte a été déterminé à l'aide de cohortes d'adultes mâle et femelle relâchés sur des plants sains en pots de *R. alceifolius* dans des cages « insect-proof » (2,5 m de hauteur pour 3 m de diamètre, Synthetic Industries, Gainesville, GA, USA). Afin de respecter un sex-ratio de *C. janthina* proche de celui observé dans la nature, 75 adultes femelle et 25 adultes mâle ont été collectés sur des massifs de *R. alceifolius* (55°35'53" Est et 21°18'40" Sud à 1075 m d'altitude) en fin d'après-midi de la veille du lâcher. Les adultes sont

maintenus au laboratoire dans des cages d'élevage pendant une nuit à la température de la pièce. Le matin, les 75 femelles et les 25 mâles sont relâchés dans les cages contenant les plants en pots. Toutes les demi-heures de 6 h 00 à 18 h 00, le nombre de femelles en train de pondre et celles cherchant un site de ponte ainsi que le nombre d'œufs pondus sont comptés sur chaque feuille du plant. La longueur de la nervure principale et la position le long des branches de chaque feuille depuis l'apex sont mesurées la veille du lâcher. A la fin de la journée, les adultes sont retirés de la cage et libérés à l'extérieur. L'activité nyctémérale de ponte a été étudiée à partir de trois cohortes d'adultes différentes, chacune sur un plant de *R. alceifolius* sain et vierge de stades de *C. janthina*.

5.2.3 Consommation foliaire et comportement d'alimentation

Consommation foliaire en conditions de laboratoire

L'expérimentation sur la consommation foliaire a été conduite à partir d'œufs de *C. janthina* collectés sur des massifs de *R. alceifolius* au sud-est de La Réunion (55°64'98'' Est et 21°37'18'' Sud à 76 m d'altitude). Les conditions expérimentales au laboratoire sont les mêmes que celles décrites par [Mathieu et al. \(2014\)](#), à l'exception que la consommation foliaire a été mesurée à une température constante de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ et non à cinq températures différentes comme dans [Mathieu et al. \(2014\)](#).

La consommation foliaire quotidienne du premier stade larvaire a été mesurée à partir d'une cohorte de jeunes larves (écloses depuis moins de 2h). Comme ces larves sont très sensibles à la manipulation, nous avons mesuré la consommation de l'ensemble de la cohorte. Pour les stades larvaires suivants, les larves ont été séparées et élevées individuellement. Chaque larve a été nourrie de manière non-limitante avec un morceau de feuille fraîche collectée sur des *R. alceifolius* plantés en pot en serre. Les conditions d'élevage en boîte sont les mêmes que celles décrites par ([Mathieu et al., 2014](#)). Les morceaux de feuille étaient renouvelés une fois par jour. Les restes non consommés et le nouveau morceau de feuille fraîche ont été pesés à l'aide d'une balance avec une précision de 0,1 mg (Sartorius AG Göttingen). La survie larvaire et la présence d'une mue entre chaque stade ont été relevées deux fois par jour. Les observations du développement pupal ont été menées une fois par jour le matin. Afin de déterminer la consommation en fonction du sexe des individus, à l'émergence, le sexe des adultes a été déterminé par l'examen de l'extrémité de l'abdomen qui permet la distinction des sexes. Cependant, comme les larves au premier stade larvaire ont été élevées en groupe, aucune distinction de consommation en fonction du sexe n'a pu être faite pour ce stade. Les durées de développement des stades larvaires, leur consommation totale ainsi que leur consommation quotidienne ont été mesurées.

Les consommations cumulées pour les deux sexes ont été reliées à la durée de développement larvaire par une fonction logistique polynômiale : $y = \frac{at}{1+e^{b+ct}}$, où a , b , c sont des paramètres à estimer et t est l'âge de la larve à partir de l'éclosion. La durée de développement requise pour atteindre la moitié de la consommation est égale à $-b/c$.

Comportement de consommation sur des plants en pots

L'éclosion des œufs pondus par les femelles de l'expérimentation sur le cycle nycthéral de ponte a été suivie quotidiennement. Suite à l'éclosion, le nombre de larves ainsi que leur stade larvaire ont été comptés quotidiennement jusqu'à la pupaison. La consommation larvaire peut être estimée à partir de la mesure de la longueur de la nervure principale, celle-ci était corrélée à la masse sèche de la feuille. Ainsi, la longueur de la nervure principale des feuilles attaquées ainsi qu'une estimation visuelle du pourcentage de défoliation de ces feuilles (par pas de 5%) ont également été mesurés quotidiennement. La longueur de la nervure principale des feuilles non endommagées n'a été mesurée qu'une fois par semaine. Les feuilles existantes ainsi que les nouvelles feuilles apparaissant durant toute la durée de l'expérimentation sont identifiées individuellement par un code précis. La combinaison entre la longueur de la nervure principale et la défoliation estimée nous permet de calculer la masse sèche consommée des feuilles en utilisant les relations trouvées grâce à la caractérisation morphométrique des feuilles. La consommation relative de chaque stade larvaire a ainsi été estimée. La taille des groupes de larves sur chaque feuille ainsi que le pourcentage de feuilles sur la plante occupée par au moins une larve ont été déterminés.

Les taux de consommation relatifs de chaque stade larvaire (τ) (exprimés en g/g/jour/larve) ont été modélisés par des modèles non-linéaires selon deux réponses fonctionnelles, une réponse fonctionnelle du type Holling II, $\tau = \frac{c}{d+M}$ et une réponse fonctionnelle ratio-dépendante, $\tau = \frac{c}{aL+M}$, où τ est le taux de consommation relatif, c est le taux maximal de consommation d'un stade larvaire, d est une constante de demi-saturation et a est un paramètre de compétition entre les larves. Les paramètres c , d et a sont estimés par les modèles.

La longueur cumulée des branches de chaque plant a été mesurée avec une règle deux à trois fois pendant trente jours environ avant le lâcher des 75 femelles et des 25 mâles, puis chaque semaine suivante durant le développement larvaire et deux à trois fois pendant les vingt jours suivant l'entrée en nymphose. La surface foliaire de chaque plant a été mesurée les mêmes jours en utilisant la relation entre la longueur de la nervure principale et la surface foliaire ainsi qu'à partir des défoliations observées sur chaque feuille.

5.2.4 Stratégies de reproduction

Lorsque le développement larvaire est complété, les larves de *C. janthina* se laissaient tomber sur le sol des cages « insect-proof » et étaient placées individuellement dans des boîtes d'élevage au laboratoire suivant le protocole utilisé par [Mathieu et al. \(2014\)](#). A l'émergence des adultes, les femelles étaient placées individuellement dans des cages aux parois grillagées (30 cm) à l'extérieur du laboratoire en conditions semi-naturelles. La masse des femelles nouvellement émergées est mesurée à l'aide d'une balance à la précision de 0.1 mg (Sartorius AG Göttingen). La longueur d'une des deux ailes antérieures est mesurée à l'aide d'un pied à coulisse électronique à leur mort. Dix huit femelles sont placées individuellement dans les cages et dix huit autres avec chacune deux mâles. Des extrémités de branches de *R. alceifolius*

contenant les 4 premières feuilles depuis l'apex sont placées dans une bouteille d'eau puis l'ensemble est placé dans les cages. Une solution de miel dilué est aussi fourni aux femelles pour leur alimentation. Les branches étaient renouvelées quotidiennement et le nombre d'œufs pondus relevé jusqu'à la mort de la femelle.

Les genitalia de quarante femelles ont été disséqués à leur émergence pour mesurer la charge initial d'œufs. Les femelles encagées sont également disséquées à leur mort afin de compter le nombre d'œufs restant. La fécondité réalisée (nombre d'œufs pondus), la durée de vie de la femelle, et la fécondité potentielle (nombre d'œufs pondus et restants après la mort) sont mesurées.

Les données sur la fécondité potentielle étaient biaisées à droite et ont donc été transformées logarithmiquement avant analyse.

5.2.5 Effet de la température sur le taux intrinsèque de croissance naturelle

Le taux intrinsèque de croissance naturelle de *C. janthina*, r , a été calculé selon la méthode développée par Birch (1948) à partir du taux de reproduction net, R_0 et du temps moyen de génération, T . D'après Birch (1948), l'expression du taux de reproduction net est : $R_0 = \int_0^\infty l_x m_x dx$, où l_x est la probabilité de survie d'une femelle à l'âge x et m_x est le nombre de descendants femelles produit par unité de temps par une femelle d'âge x . Afin de faciliter le calcul de R_0 , on assume qu'une femelle adulte pond tous ses œufs dès son émergence en une seule journée. Ainsi, $R_0 \approx S_\tau \times f$, où S_τ est la survie de l'ensemble des stades pré-imaginaux de la ponte à l'émergence des femelles et f est la fécondité réalisée d'une femelle adulte. La relation entre le nombre d'individus et le temps pour une population à croissance exponentielle est donnée par : $N_t = N_0 e^{rt}$, où T est la durée moyenne d'une génération, et ainsi : $R_0 = e^{rT}$. Le taux intrinsèque de croissance naturelle de *C. janthina* est donné par : $r = \frac{\log(R_0)}{T}$. En assumant que la fécondité réalisée ne dépend pas de la température et que la survie et la durée de développement des stades pré-imaginaux en dépendent, r a été calculé en fonction des températures moyennes quotidiennes estimées en altitude (Mathieu et al., 2014). La survie et la durée de développement de chaque stade pré-imaginal ont été calculé à partir des modèles de Regnière et de Lactin, respectivement (Mathieu et al., 2014)

5.2.6 Méthodes statistiques

Les effets du type d'axe (florifère ou végétatif) et la position de la feuille à partir de l'apex sur la surface, la clarté, l'épaisseur et la longueur de l'inter-noeud de chaque feuille ont été déterminés par des modèles linéaires généralisés (GLM) avec un erreur gaussienne. Les effets du type d'axe et de la position de la feuille sur son pourcentage en eau ont été déterminés par un GLM avec une erreur quasi-binomiale afin de tenir compte de la surdispersion dans le modèle.

Les différences dans les teneurs en eau moyennes, les clartés, les épaisseurs du limbe des

Chapitre 5. Les clés du succès de *Cibdela janthina* dans le contrôle de *Rubus alceifolius*

feuilles et les longueurs des inter-nœuds sur les axes végétatifs selon la position de la feuille ont été testées par une analyse de variance (ANOVA) suivie par un test *post hoc* de Tukey HSD ($P < 0,05$).

Les effets de la longueur de la feuille et du rang de l'œuf dans lors d'une ponte sur la durée totale d'une ponte ont été déterminés par une analyse de variance (ANOVA). L'effet de la surface d'une feuille sur le nombre d'œufs pondus dessus a été déterminé par un GLM avec une erreur quasi-poissonnienne afin de tenir compte de la surdispersion dans le modèle.

Les différences de taux de consommation selon le stade larvaire et le sexe de la larve ont été testé par une ANOVA suivi d'un test de Tukey HSD ($P < 0,05$).

Les GLM ont été utilisés pour tester les relations entre la masse d'une femelle adulte et la longueur d'une de ses ailes antérieures, sa durée de vie et sa fécondité potentielle ; entre la fécondité potentielle et la durée totale des stades pré-imaginaux et du stade imaginal, et la fécondité réalisée. Les différences entre les fécondités réalisées selon la présence ou l'absence de mâles ont été testés à l'aide d'un test de Wilcoxon ($P < 0,05$).

Le taux de croissance des feuilles situées à l'apex des branches des plants de *R. alceifolius* en pots selon la position de la feuille et la présence ou non d'œufs a été déterminé par un GLM avec une erreur gaussienne.

Toutes les analyses statistiques et les graphiques ont été réalisés avec le logiciel R ([R Core Team, 2013](#)). Les courbes sur les consommations foliaires et les réponses fonctionnelles ont été modélisées et réalisées à partir de la fonction *nls* de R ([Baty et al., 2014](#)).

5.3 Résultats

5.3.1 Acquisition de données morphométriques sur les feuilles de *Rubus alceifolius*

Les axes végétatifs et florifères portent $10,0 \pm 0,6$ feuilles (min = 5 ; max = 18) et $9,1 \pm 0,6$ feuilles (min = 6 ; max = 17), respectivement. Il n'y a pas de différence significative dans le nombre de feuilles entre les deux types d'axes (t -test : $t = 1,053$; $ddl = 37,67$; $P = 0,299$).

La surface foliaire est fortement corrélée avec la longueur de la nervure centrale ainsi qu'avec la masse sèche de la feuille pour les deux types d'axes (Figure 5.2). La surface foliaire augmente le long de l'axe à partir de l'apex (GLM avec position : $F = 378,9$; $ddl = 1,372$; $P < 0,0001$) et est significativement plus petite pour les feuilles des axes florifères (axe : $F = 29,4$; $ddl = 1,371$; $P < 0,0001$).

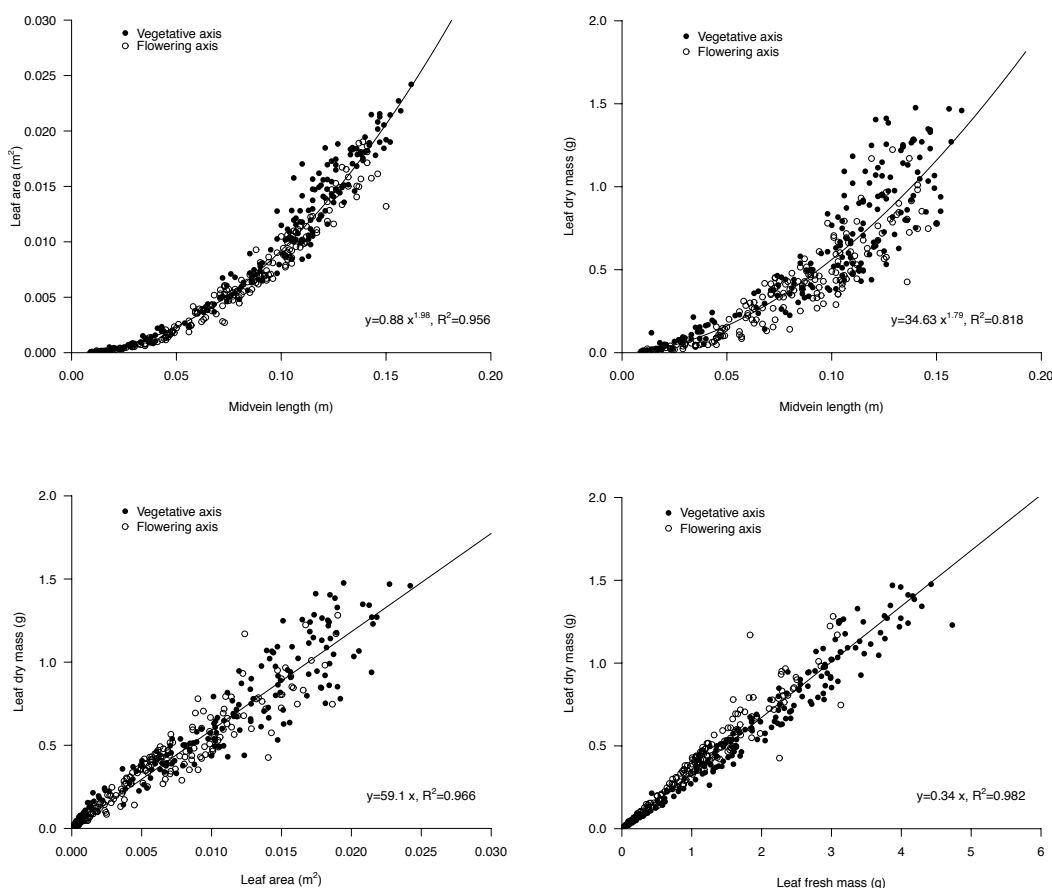


Figure 5.2 – Relations entre la surface des feuilles de *Rubus alceifolius* (m^2) et la longueur de la nervure principale (m), et entre la masse sèche (g) et la longueur de la nervure principale (m), la surface foliaire, et la masse fraîche (g) pour les axes végétatifs et florifères.

La proportion d'eau est plus élevée dans les feuilles des axes végétatifs par rapport à celles des axes florifères (axe : $F = 345,2$; $ddl = 1,291$; $P < 0,0001$) et diminue significativement le long de l'axe à partir de l'apex pour les deux types d'axes (position : $F = 176,36$; $ddl = 1,290$; $P < 0,0001$) (Figure 5.3). La proportion moyenne d'eau dans les feuilles des axes végétatifs et florifères est de $69,2 \pm 0,3\%$ (SE, $n = 159$) et $63,1 \pm 0,2\%$ (SE, $n = 133$), respectivement. La clarté des feuilles diminue significativement avec la position de la feuille le long des deux types d'axes (position : $F = 131,1$; $ddl = 1,313$; $P < 0,0001$) mais n'est pas significativement différente entre les deux types d'axes (axe : $F = 2,6$; $ddl = 1,312$; $P = 0,108$) (Figure 5.3). La clarté des feuilles des axes végétatifs et florifères est de $44,2 \pm 0,6$ (SE, $n = 155$) et $46,1 \pm 0,6$ (SE, $n = 155$), respectivement. L'épaisseur du limbe diminue avec la position de la feuille le long de l'axe végétatif (position : $F = 38,85$; $ddl = 1,150$; $P < 0,0001$) mais pas le long de l'axe florifère (axe : $F = 0,02$; $ddl = 1,147$; $P = 0,890$) (Figure 5.3). L'épaisseur du limbe est significativement plus importante pour les feuilles des axes végétatifs (axe : $F = 2486$, $ddl = 1,299$, $P < 0,0001$). La longueur des inter-nœuds augmente significativement avec la position de la feuille (position : $F = 232,4$; $ddl = 1,323$; $P < 0,0001$) et est plus grande pour les axes végétatifs par rapport aux axes florifères (axe : $F = 46,7$; $ddl = 1,322$; $P < 0,0001$) (Figure 5.3).

5.3.2 Activité nycthémérale d'oviposition

Une femelle pond des paquets de $5,9 \pm 0,8$ (1 SE) œufs (min = 2 ; max = 12 ; $n = 17$). La durée de la phase d'oviposition est de $15,4 \pm 2,7$ min (1 SE) et s'étalait de 2,5 à 44,1 minutes. Cette durée n'est pas corrélée avec la taille de la feuille (ANOVA, $F = 1,721$; $ddl = 1,16$; $P = 0,209$). La durée de ponte d'un seul œuf est de $2,6 \pm 0,1$ minutes (1 SE) (min = 0,6 min ; max = 7.6 min ; $n = 100$). Cette durée ne varie pas pendant toute la phase de ponte (ANOVA, $F = 3,3$; $ddl = 1,99$; $P = 0,072$).

Le nombre d'œufs pondus suit une fonction quadratique concave par rapport à la surface de la feuille (Figure 5.4). Il augmente avec la longueur de la nervure principale (GLM avec taille : $F = 954,0$; $ddl = 1,140$; $P < 0,0001$), et diminue lorsque la surface foliaire diminue jusqu'à un seuil de 13 cm^2 (surface : $F = 410,1$; $ddl = 1,139$; $P < 0,0001$). Tous les œufs sont pondus sur les quatre premières feuilles à l'apex des axes végétatifs. Aucun œuf n'est pondu sur les axes florifères.

5.3.3 Consommation foliaire et comportement d'alimentation

Consommation foliaire en conditions de laboratoire

Le taux de consommation augmente avec le stade larvaire (ANOVA, stade larvaire : $F = 378,3$; $ddl = 1,414$; $P < 0,0001$) et est plus élevé pour les femelles que pour les mâles au sein d'un même stade larvaire (ANOVA, interaction stade larvaire $\times$ sexe : $F = 16,33$; $ddl = 1,414$; $P < 0,0001$). La consommation de masse fraîche de feuilles est de $0,626 \pm 0,036$ g (1 SE, $n = 12$) pour les larves mâles et $1,604 \pm 0,036$ g (1 SE, $n = 15$) pour les larves femelles (Figure 5.5). La

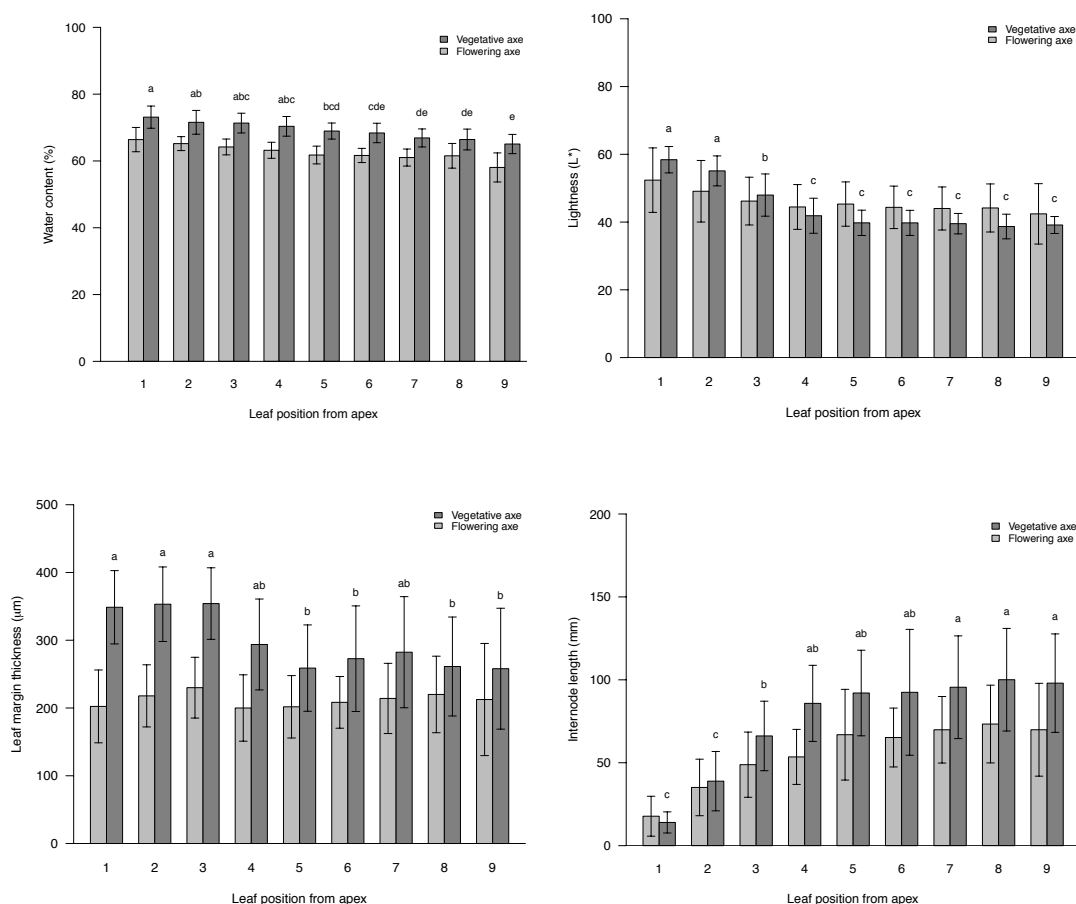


Figure 5.3 – Proportion d'eau (%), clarté (L*), épaisseur du limbe (μm) des feuilles de *Rubus alceifolius* et longueur des inter-nœuds (mm) selon la position de la feuille le long des axes végétatifs et florifères. Les moyennes des mesures pour les feuilles des axes végétatifs qui ne partagent pas la même lettre sont significativement différentes au test HSD de *Tukey-Kramer* à 5%.

consommation cumulée pour les deux sexes est bien décrite par une fonction logistique polynômiale (Table 5.2), tout comme la consommation de chaque stade larvaire (Figure 5.5).

La consommation du dernier stade larvaire constitue approximativement 64,7% et 55,9% de la consommation totale en masse pendant tout le stade larvaire des larves femelles et mâles, respectivement (Table 5.1).

Comportement de consommation sur des plants en pots

Les taux de consommation relatifs (g/g/jour/larve) des larves de *Cibdela janthina* selon la densité de larves d'un même stade et la masse sèche de la feuille occupée sont présentés dans

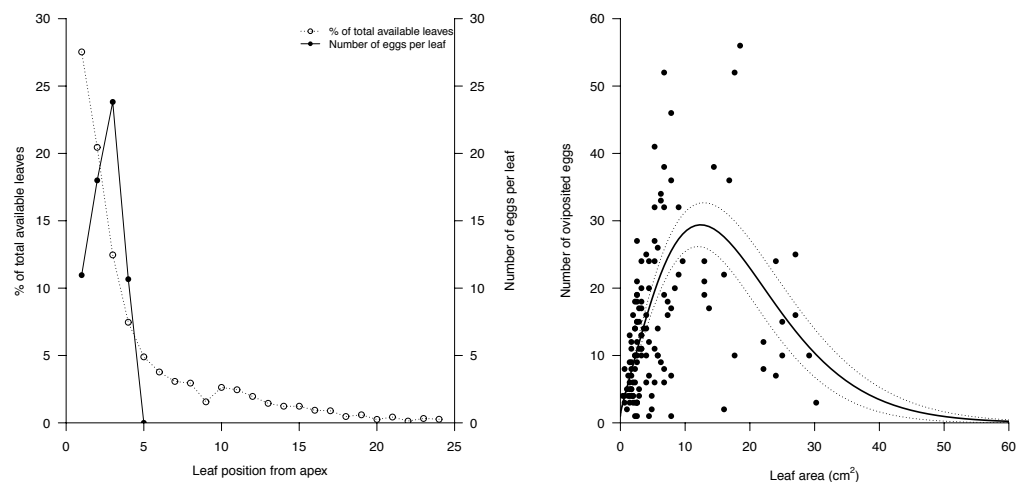


Figure 5.4 – Nombre moyen d’œufs pondus par feuille de *R. alceifolius* et pourcentage de feuilles en fonction de la position de la feuille sur les axes végétatifs (à gauche) ; Nombre d’œufs pondus sur les feuilles des axes végétatifs en fonction de la surface foliaire des feuilles.

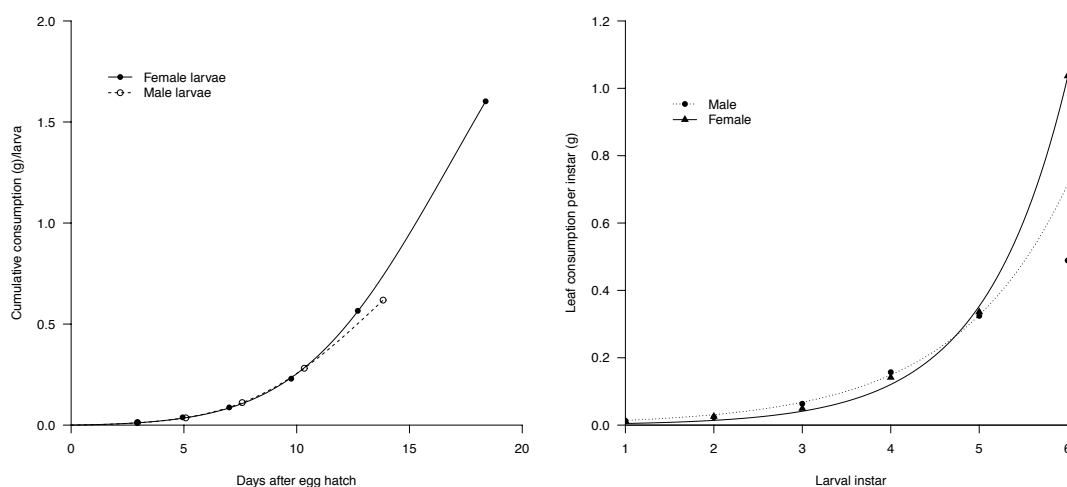


Figure 5.5 – Consommation cumulée de masse fraîche de feuille (g) par larve de *Cibdela janthina* depuis l’éclosion et consommation foliaire par stade larvaire en condition de laboratoire à 25°C selon le sexe de la larve.

la figure 5.6. Le taux de consommation relatif (g/g/jour/larve) du stade L1 diminue avec la masse de la feuille (GLM avec masse, $F = 172,6$; $ddl = 1,378$; $P < 0,0001$), et avec la densité de larves (densité : $F = 42,3$; $ddl = 1,377$; $P < 0,0001$), mais l’interaction entre les deux n’est pas significative (interaction masse $\times$ densité : $F = 1,2$; $ddl = 1,376$; $P = 0,266$). Le taux de consommation relatif du stade L2 diminue avec la masse de la feuille (masse : $F = 68,9$; ddl

Tableau 5.1 – Durée de développement en jours (Moyenne $\pm$ SE), consommation totale (g), consommation quotidienne (g/jour), maximum de consommation quotidienne estimée et % de consommation totale de feuilles de *Rubus alceifolius* des larves de *Cibdela janthina* selon leur sexe à une température de 25°C, 80 $\pm$ 10 % d'humidité relative et une photopériode de 12 :12 L:D

Stade	n	Sexe ¹	Durée ²	Consommation ²	Conso. quotidienne ²	Conso. quotid. estimée	% de conso. totale
1	17	U	2,94 $\pm$ 0,06 bc	0,013 $\pm$ 0,001 e	0,004 $\pm$ 0,000 d	–	0,8 %
2	10	F	2,00 $\pm$ 0,00 e	0,026 $\pm$ 0,001 e	0,013 $\pm$ 0,000 d	0,013 $\pm$ 0,000	1,6 %
	7	M	2,14 $\pm$ 0,14 de	0,023 $\pm$ 0,002 e	0,011 $\pm$ 0,001 d	0,012 $\pm$ 0,000	4,0 %
3	15	F	2,07 $\pm$ 0,07 e	0,049 $\pm$ 0,004 de	0,024 $\pm$ 0,002 d	0,026 $\pm$ 0,000	3,1 %
	12	M	2,50 $\pm$ 0,15 cde	0,063 $\pm$ 0,009 cde	0,026 $\pm$ 0,002 d	0,024 $\pm$ 0,000	10,9 %
4	20	F	2,75 $\pm$ 0,10 cd	0,142 $\pm$ 0,008 cd	0,051 $\pm$ 0,002 cd	0,052 $\pm$ 0,000	8,8 %
	12	M	2,75 $\pm$ 0,13 cd	0,157 $\pm$ 0,014 c	0,057 $\pm$ 0,003 cd	0,052 $\pm$ 0,001	27,1 %
5	21	F	2,95 $\pm$ 0,08 bc	0,336 $\pm$ 0,019 b	0,114 $\pm$ 0,006 b	0,120 $\pm$ 0,001	21,0 %
	12	M	3,50 $\pm$ 0,26 b	0,324 $\pm$ 0,032 b	0,093 $\pm$ 0,008 bc	0,105 $\pm$ 0,001	55,9 %
6	21	F	5,67 $\pm$ 0,13 a	1,037 $\pm$ 0,038 a	0,183 $\pm$ 0,009 a	0,237 $\pm$ 0,001	64,7 %
	2	M	5,00 $\pm$ 0,00 a	0,489 $\pm$ 0,023 b	0,098 $\pm$ 0,021 bc	0,125 $\pm$ 0,005	–

¹ La détermination du sexe est la suivante : U indéterminée, F femelle et M mâle

² Les durées moyennes de développement, les consommations moyennes par stade larvaire et les consommations quotidiennes moyennes suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, test de Tukey-Kramer, $P < 0,05$)

Tableau 5.2 – Valeurs des paramètres du modèle de consommation cumulée ajusté à la durée de développement.

Sexe	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
Femelle	0,1120 $\pm$ 0,0010	4,1879 $\pm$ 0,0313	–0,2962 $\pm$ 0,0037
Mâle	0,0625 $\pm$ 0,0006	3,7358 $\pm$ 0,0229	–0,3364 $\pm$ 0,0040

= 1,59 ; $P < 0,0001$), avec la densité de larves (densité : $F = 6,7$; $ddl = 1,58$; $P = 0,0122$), mais l'interaction entre les deux n'est pas significative (interaction masse $\times$ densité : $F = 0,8$; $ddl = 1,57$; $P = 0,375$). Le taux de consommation relatif du stade L3 diminue avec la masse de la feuille (masse : $F = 46,9$; $ddl = 1,58$; $P < 0,0001$), mais pas avec la densité de larves (densité : $F = 2,5$; $ddl = 1,57$; $P = 0,1202$), et l'interaction entre les deux n'est pas significative (interaction masse $\times$ densité : $F = 0,0$; $df = 1,56$; $P = 0,996$). Le taux de consommation relatif du stade L4 diminue avec la masse de la feuille (masse : $F = 18,7$; $ddl = 1,35$; $P = 0,00013$), mais pas avec la densité de larves (densité : $F = 1,2$; $ddl = 1,34$; $P = 0,2738$), et l'interaction entre les deux n'est pas significative (interaction masse $\times$ densité : $F = 2,7$; $ddl = 1,33$; $P = 0,1084$). Le taux de consommation relatif du stade L5 diminue avec la masse de la feuille (masse : $F = 21,3$; $ddl =$

Chapitre 5. Les clés du succès de *Cibdela janthina* dans le contrôle de *Rubus alceifolius*

1,11 ; $P = 0,00126$), mais pas avec la densité de larves (densité : $F = 2,6$; $ddl = 1,10$; $P = 0,1422$), et l'interaction entre les deux n'est pas significative (interaction masse $\times$ densité : $F = 0,8$; $ddl = 1,9$; $P = 0,3927$). Le taux de consommation relatif du stade L6 n'a pu être déterminé car seuls deux groupes avec plus de deux larves ont été observés durant l'expérimentation.

Le tableau 5.3 présente les valeurs estimées des paramètres des modèles de réponses fonctionnelles de type Holling II et ratio-dépendant appliqués aux taux de consommation relatifs des cinq premiers stades larvaires de *C. janthina*.

Tableau 5.3 – Valeurs estimées ($\pm$ SE) des coefficients ajustés des réponses fonctionnelles déterminés par les modèles de Holling type II et ratio-dépendants utilisés pour décrire les taux de consommation relatifs des stades larvaires de *Cibdela janthina* sur des plants en pot de *Rubus alceifolius*. Les paramètres c , d et a représentent le taux de consommation (g/jour), la constante de demi-saturation (g) et la compétition pour l'accès à la ressource (g/larve).

Stade	Type	c	d	a	AIC	R^2
1	Holling 2	$0,0030 \pm 0,0000$	$0,0716 \pm 0,0009$		-2121	0,302
	Ratio-dépendant	$0,0026 \pm 0,0000$		$0,0134 \pm 0,0001$	-2138	0,335
2	Holling 2	$0,0056 \pm 0,0001$	$0,0499 \pm 0,0025$		-343	0,666
	Ratio-dépendant	$0,0042 \pm 0,0001$		$0,0023 \pm 0,0003$	-341	0,665
3	Holling 2	$0,0127 \pm 0,0003$	$0,0783 \pm 0,0034$		-239	0,568
	Ratio-dépendant	$0,0075 \pm 0,0001$		$0,0042 \pm 0,0002$	-229	0,478
4	Holling 2	$0,0356 \pm 0,0022$	$0,2258 \pm 0,0206$		-112	0,340
	Ratio-dépendant	$0,0222 \pm 0,0011$		$0,0256 \pm 0,0024$	-98	0,010
5	Holling 2	$0,0277 \pm 0,0030$	$0,0541 \pm 0,0095$		-22	0,646
	Ratio-dépendant	$0,0289 \pm 0,0021$		$0,0226 \pm 0,0027$	-28	0,782

L'évolution de la densité des larves sur chaque feuille des trois plants de *R. alceifolius* ainsi que le pourcentage de feuilles occupées par au moins une larve sont présentés dans la figure 5.7. A partir des stades L3 et L4, soit environ 10 jours après l'éclosion (phase c du développement larvaire sur la figure), les larves tendent à se disperser jusqu'à la fin du développement larvaire et l'entrée en nymphose.

5.3.4 Stratégies de reproduction

À l'émergence, une femelle adulte pèse $62,9 \pm 1,5$ mg (1 SE, $n = 85$). Il n'y a pas de corrélation entre la masse d'une femelle et la longueur de ses ailes antérieures (ANOVA, $F = 1,377$; $ddl = 1,25$; $P = 0,253$). La durée de vie d'une femelle adulte est de $6,5 \pm 0,5$ jours ($n=37$). La masse et la durée de vie ne sont pas corrélées (ANOVA, $F = 0,82$; $ddl = 1,35$; $P = 0,371$). La charge en œufs à l'émergence est de $51,5 \pm 1,9$ œufs par femelle (1 SE, $n=45$). La fécondité potentielle est corrélée positivement avec la masse corporelle (fécondité potentielle = $-19,95 + 1,25 \times$ masse à l'émergence, $R^2 = 0,363$, $n = 85$). La fécondité potentielle est de $71,0 \pm 5,9$ œufs (SE,

$n=37$). La fécondité réalisée est de $36,7 \pm 6,7$ œufs (1 ET, $n=37$, min = 0, max = 141, médiane = 28). Il n'y a pas de différence dans la fécondité réalisée entre les groupes de femelles avec ou sans mâles en présence (Wilcoxon, $W = 154,5$; $P = 0,6233$), ainsi que dans la fécondité potentielle (Wilcoxon, $W = 144,5$; $P = 0,4294$). La fécondité potentielle n'est pas corrélée avec la durée des stades pré-imaginaux (ANOVA, $F = 1,561$; $ddl = 1,85$; $P = 0,215$). Cependant, elle augmente avec la durée de vie de l'adulte (ANOVA, $F = 10,8$; $ddl = 1,35$; $P = 0,00232$; $FP = 33,3 + 5,8 \times DV$, $R^2 = 0,214$) suggérant que les femelles saturent ou produisent des œufs additionnels. La fécondité réalisée est inférieure à la fécondité potentielle ($FR = -34,7 + 0,99 \times FP$, $R^2 = 0,776$, $n = 37$). Le nombre de jours d'oviposition durant la vie des femelles est de $2,9 \pm 0,4$. Une femelle pond pendant $39,0 \pm 4,0$ % de sa vie.

5.3.5 Effet de la température en altitude sur le taux intrinsèque de croissance naturelle

Le taux intrinsèque maximal de croissance naturelle de *Cibdela janthina* est de $0,0489 \pm 0,0005$ j^{-1} (1 ET). La zone de transition du signe de r se situe entre 1190 et 1330 m d'altitude environ. À 1250 m d'altitude environ, le taux intrinsèque moyen de croissance naturelle r est nul (Figure 5.8).

5.3.6 Effets de la phytophagie à court et moyen terme sur la croissance de la plante

La figure 5.9 présente l'évolution sur une génération de *C. janthina* de la longueur cumulée des tiges et de la surface foliaire de trois plants de *R. alceifolius*. Le taux de croissance des quatre premières feuilles situées l'apex de branches de *Rubus alceifolius* diminuait avec la position de la feuille (la position 1 équivaut à la première feuille à l'apex) (GLM avec position : $F = 224,6$; $ddl = 1,380$; $P < 0,0001$) et n'est pas affecté par la présence des œufs (présence/absence d'œufs : $F = 0,9$; $ddl = 1,380$; $P = 0,353$).

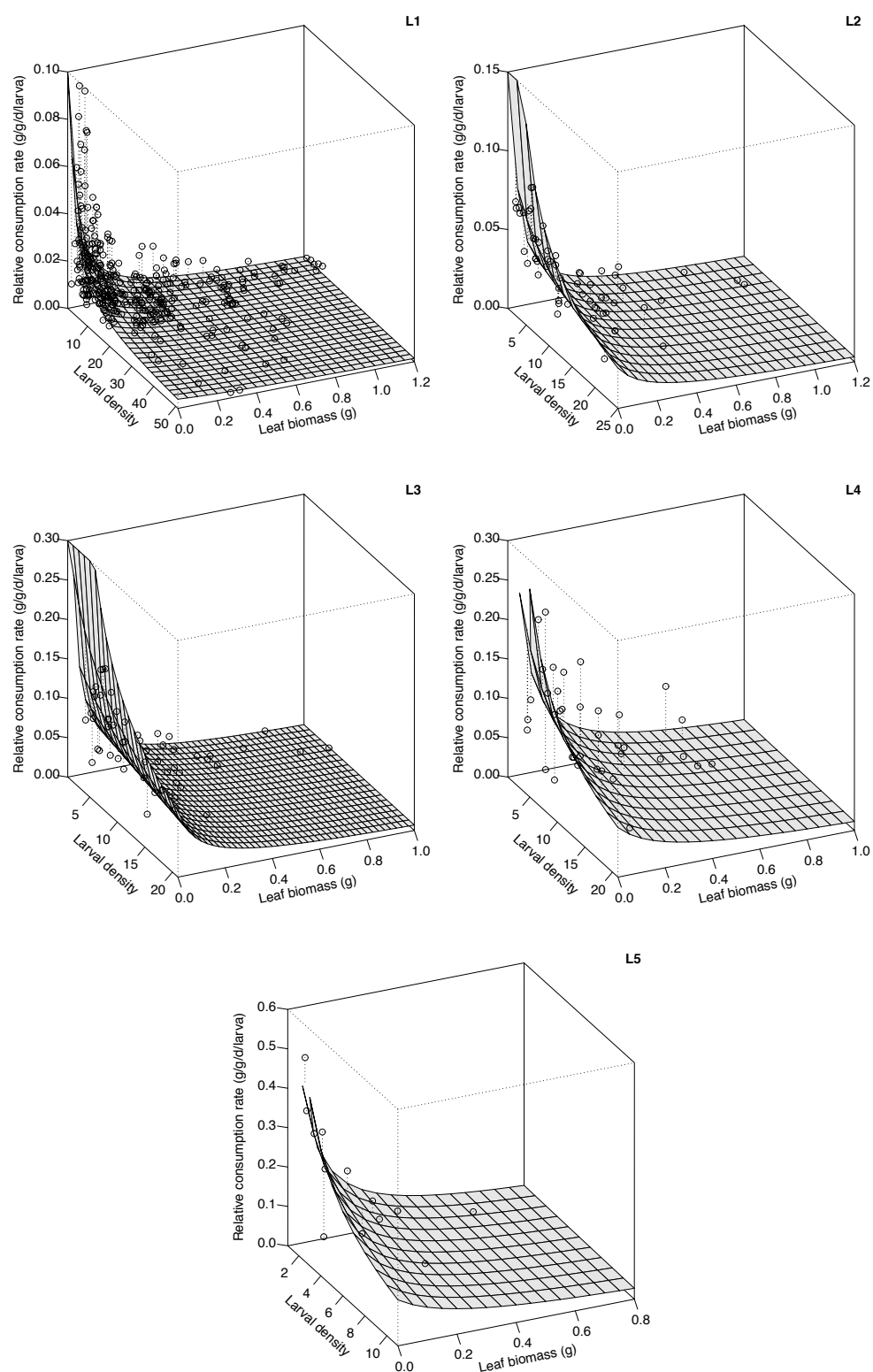


Figure 5.6 – Taux de consommation relatif (g/g/jour/larve) des larves de *Cibdela janthina* selon la densité de larves d'un même stade et la masse sèche de la feuille occupée modélisé par une relation de type ratio-dépendante.

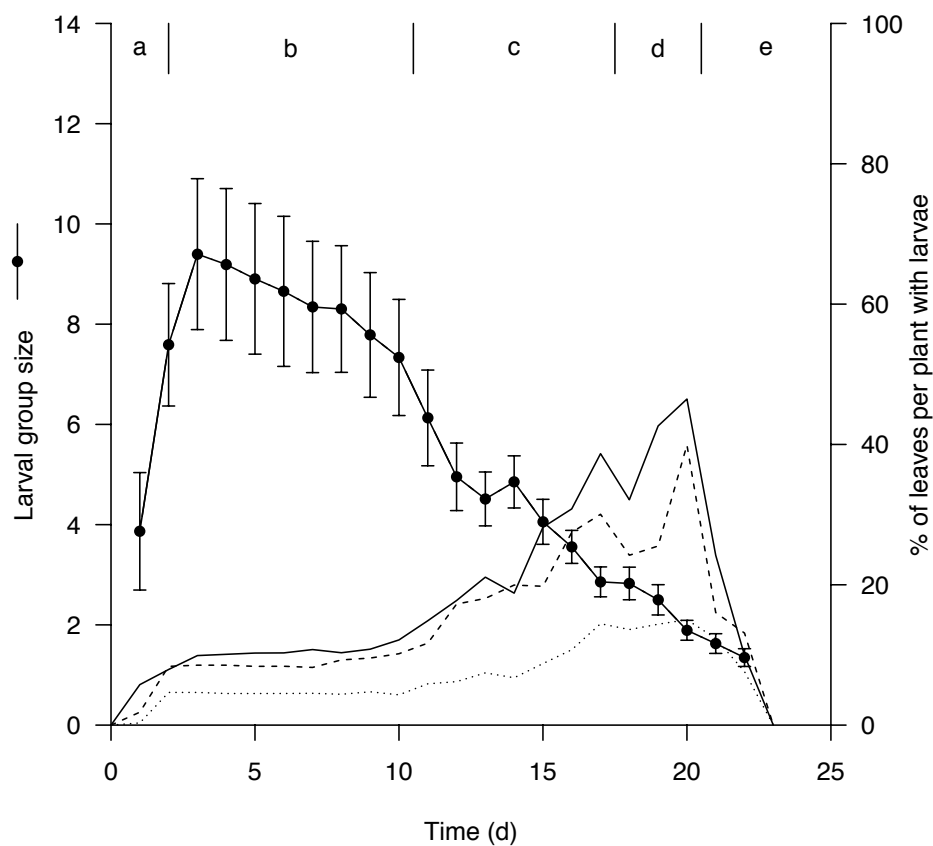


Figure 5.7 – Évolution moyenne (± 2 erreurs type) du nombre de larves de *Cibdela janthina* par groupe au cours du développement larvaire (jours) sur les feuilles d'un plant de *Rubus alceifolius* (cercles noirs) et pourcentage de feuilles occupées par au moins une larve sur les trois plants suivis (trait fin, en tirets et en pointillés). Les lettres indiquent différentes phases du développement larvaire : (a) éclosion ; (b) stades 1 à 3 ; (c) stades 4 à 5 ; (d) entrée en nymphose des larves mâles et (e) entrée en nymphose des larves femelles.

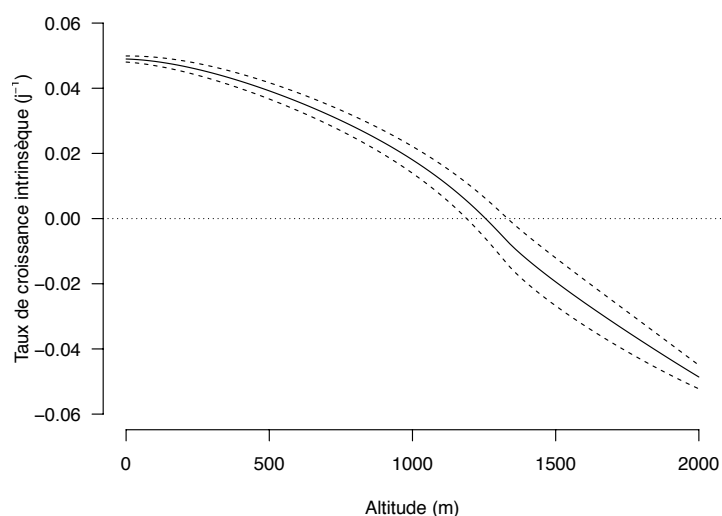


Figure 5.8 – Taux de croissance intrinsèque moyen de *Cibdela janthina* en fonction de l'altitude. Les tirets représentent l'intervalle de confiance à 95% pour une altitude donnée.

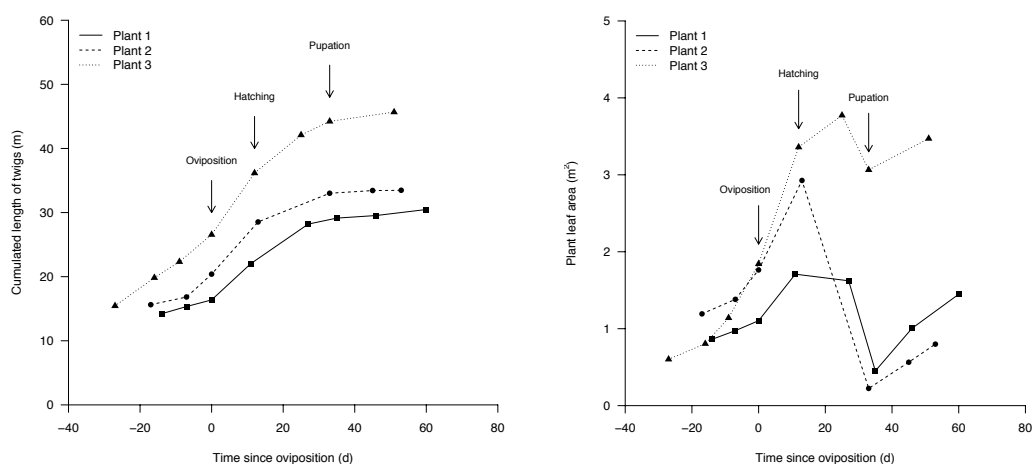


Figure 5.9 – Longueur cumulée des branches (m) et surface foliaire (m²) des trois plants inoculés de *Rubus alceifolius* avant et après la ponte de femelles de *Cibdela janthina*. Les flèches au-dessus des courbes représentent les événements d'oviposition par les adultes femelles, d'éclosion des œufs et d'entrée en nymphose des larves.

5.4 Discussion

Les objectifs de cette étude étaient de mesurer des paramètres démographiques et de comportement de l'agent nécessaires à l'élaboration d'un modèle de dynamique des populations de *C. janthina* en interactions avec *R. alceifolius*. Un pré-requis du succès d'une lutte biologique, outre un niveau de consommation élevé de la plante, est que l'agent atteigne de fortes densités de populations (Gassmann, 1996). La survie, le taux de développement et la fécondité sont des éléments essentiels de la démographie de l'insecte (Crawley, 1986). Le taux intrinsèque d'accroissement exprime la fitness de l'insecte qui est un élément clé dans la détermination de l'efficience potentielle d'agents de lutte biologique. La corrélation entre le taux de consommation, la taille et le taux intrinsèque d'accroissement implique que la quantité de dégâts par individu n'est pas si importante, mais que c'est plutôt la quantité totale des dégâts, exprimée par la réponse démographique de l'agent, qui l'est (Gassmann, 1996). Par ailleurs, la capacité de dispersion ou un comportement grégaire peuvent être des éléments importants dans le succès d'une lutte biologique Lawton (1985), notamment par la formation d'un front de colonisation (Kovalev, 1989).

La connaissance des paramètres démographiques d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante est une étape cruciale dans la phase post-lâcher d'un programme de lutte biologique. Ces paramètres interviennent tout au long du développement de l'insecte et peuvent être influencés par des comportements spécifiques de chaque stade. Si l'influence de la température sur la survie et le taux de développement des stades pré-imaginaux de *C. janthina* a été étudiée précédemment (Mathieu et al., 2014), notre étude a permis d'apporter des éléments nouveaux aux traits de vie de *C. janthina* concernant le choix des sites de ponte, la densité de ponte, la durée d'oviposition au cours de la vie de l'adulte femelle, les fécondités potentielles et réalisées, les taux de consommation des différents stades larvaires selon le sexe, le taux de grégarisme des cohortes larvaires. Par ailleurs, l'étude de la réponse fonctionnelle a mis en évidence un comportement de dispersion des larves et de choix de sites de ponte par les femelles.

L'évolution du taux de consommation des deux sexes est exponentielle au cours du développement larvaire. A notre connaissance, aucune étude n'a porté sur la quantification de la consommation foliaire d'une Argidae. Adachi (1983) l'estime chez *Arge nigrinidosa* de manière indirecte par la mesure de la quantité de fèces produite par les larves des deux sexes et obtient également une courbe de type exponentielle. La consommation de l'Argidae *Atomacera petroa* pressentie comme agent potentiel contre *Miconia calvescens* n'a été étudiée que du point de vue de la surface foliaire consommée (Badenes-Perez and Johnson, 2007). Nous avons montré que les larves femelles de *C. janthina* consomment plus de deux fois la quantité de masse foliaire consommée par les mâles. Bien que cette quantité soit importante, elle reste très inférieure par rapport à la consommation de certains lépidoptères, comme *Erinnyis ello* (Barrigossi et al., 2002). Le sex ratio biaisé en faveur des femelles contribue indirectement à une augmentation du pouvoir de consommation d'une population de larves de *C. janthina*.

La forte défoliation d'un massif de *R. alceifolius* par des cohortes larvaires de *C. janthina* ne s'explique que par le fort gréganisme de cette espèce, notamment lors de la ponte des femelles. Nous avons montré que celles-ci pondent spécifiquement sur les quatre premières feuilles à l'apex des tiges ce qui augmente la densité d'œufs et par la suite, les densités de groupes larvaires. De plus, après une forte défoliation, nous avons observé un développement de nouveaux bourgeons axillaires, offrant ainsi un plus grand nombre de sites de ponte pour les femelles émergentes.

Un autre facteur potentiel de l'efficacité de *C. janthina* est sa fécondité relativement importante, proche de celle de l'Argidae *Digelasinus diversipes* (Boraschi et al., 2005). De plus, nous avons montré que les femelles de *C. janthina* pondent la majorité de leurs œufs dans les trois jours suivants leur émergence et n'ont pas besoin de s'accoupler. La synergie entre une consommation individuelle importante, une fécondité élevée, une phase de ponte rapide et probablement grégaire ainsi qu'une parthénogénèse arrhénotokoque chez *C. janthina* est un facteur important de la compréhension de son efficacité de défoliation des massifs de *R. alceifolius*.

Nous avons étudié un certain type de réponse fonctionnelle différent de la réponse fonctionnelle au sens populationnel. En effet, l'unité de base de notre réponse fonctionnelle est la feuille et non la masse foliaire sur une certaine surface (m^2 par exemple). Cependant, nous avons montré que le terme de compétition b reste relativement faible et que les larves se dispersent facilement lorsque la compétition apparente devient trop forte. Bien qu'aucune donnée ne soit disponible sur la migration larvaire au sein d'un massif de *R. alceifolius*, nous pouvons supposer qu'elle peut être importante lors des derniers stades larvaires.

Notre étude a permis d'apporter des éléments de réponse sur l'efficacité de l'agent de lutte biologique *C. janthina*, de par les valeurs élevées de sa consommation foliaire et de sa fécondité et son comportement grégaire. Les valeurs des paramètres de consommation et de fécondité seront nécessaires dans l'élaboration d'un modèle de dynamique des populations de l'insecte et de sa plante hôte.

6 Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

6.1 Introduction

L'établissement des agents de lutte biologique au champ est une étape majeure dans tout programme de lutte biologique. Les acteurs du programme font face à un dilemme lors de la phase de lâcher : doivent-ils faire un nombre limité de lâchers massifs ou bien un grand nombre de petits lâchers ([Memmott et al., 1996](#)) ?

En se basant sur des expériences de lâchers antérieurs, certains auteurs ont soutenu que des lâchers d'individus en nombre insuffisant sont la cause principale d'échecs à l'établissement ([Hopper and Roush, 1993](#)). Par exemple, [Beirne \(1985\)](#) rapporte que 60% des lâchers de 800 individus ou plus conduisent à un établissement de la population mais que seulement 15% des lâchers plus limités y parviennent.

L'agent de lutte biologique *Cibdela janthina* contre la vigne marronne *Rubus alceifolius* a été relâché en 2007 en deux points sur la côte Est de La Réunion. Une population initiale d'adultes a été élevée sous tunnel en extérieur puis les tunnels ont été ouverts lorsque ces populations avaient entièrement défolié leur plante-hôte. Depuis ce lâcher unique de plusieurs milliers d'adultes de *C. janthina*, aucun nouveau lâcher n'a été effectué. En se basant sur des expérimentations au laboratoire pour estimer l'influence de la température sur les durées de développement et les taux de survie des stades pré-imaginaux de l'agent, [Mathieu et al. \(2014\)](#) ont montré une forte corrélation entre la survie totale et la limite altitudinale de l'insecte, observée par une forte baisse des dégâts occasionnés aux massifs de *R. alceifolius* au-dessus de 1150 m environ. Cependant, cette étude ne prenait pas en compte d'autres aspects démographiques comme la fécondité de l'agent, nécessaires au calcul du taux de croissance d'une population.

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

Le succès de l'établissement d'agents de lutte biologique est dépendant de facteurs qui font encourir aux petites populations un risque d'extinction. Parmi ces facteurs, les principaux sont la stochasticité démographique, la variabilité environnementale et les effets Allee ([Grevstad, 1999](#); [Shea and Possingham, 2000](#); [Boukal and Berec, 2002](#); [Dennis, 2002](#)). Les taux d'émigration et les capacités de mouvements sont également un facteur du succès d'établissement mais avec parfois des effets antagonistes ([Jonsen et al., 2007](#)).

La stochasticité démographique est la variabilité intrinsèque du taux de croissance de la population qui se manifeste par des variations du sex-ratio, de la fécondité ainsi que des taux de mortalité. La deuxième forme de stochasticité résulte des variations temporelles des conditions environnementales défavorables à *C. janthina* au-dessus de sa limite altitudinale ([Mathieu et al., 2014](#)). Cette variabilité environnementale affecte la survie moyenne et/ou la fécondité et peut amener une population à son extinction ([Leigh Jr, 1981](#)). Un troisième facteur potentiel important est l'effet Allee qui est défini comme une réduction du taux de croissance de la population à de faibles densités ([Hopper and Roush, 1993](#)). Un effet Allee survient lorsque le bénéfice d'une interaction sociale décline à de faibles densités ([Allee, 1931](#); [Taylor and Hastings, 2005](#)). Dans ce chapitre, cet effet ne sera pas étudié car la parthénogénèse arrhénotoke de *C. janthina* serait susceptible de compenser un effet Allee ([Boukal and Berec, 2002](#)).

La relation entre la taille initiale d'un lâcher d'agents de lutte biologique et la probabilité que cet agent s'établisse est un facteur prépondérant dans l'élaboration d'une stratégie de lâchers qui maximise l'installation durable. Les objectifs de cette étude sont de : (1) modéliser de manière stochastique les influences combinées de la stochasticité démographique et de la variabilité environnementale sur la dynamique et l'évolution du taux d'extinction d'une population d'adultes de *C. janthina* en altitude en conditions de ressource alimentaire non limitante, (2) déterminer l'influence de la période d'arrivée d'une population sur son taux d'extinction à l'altitude limite de développement de *C. janthina*, et (3) déterminer l'influence de la stochasticité démographique sur le pourcentage de succès d'une population de *C. janthina*.

6.2 Matériels et méthodes

6.2.1 Simulation de la dynamique d'adultes selon l'altitude et succès d'établissement à température constante

Le modèle simule une population d'adultes de *C. janthina* qui se reproduit sexuellement et dont les générations ne se chevauchent pas. A chaque génération, le modèle simule de manière stochastique le nombre de femelles et de mâles qui émergent de la génération précédente en fonction d'une altitude donnée à La Réunion. La ressource alimentaire des larves et la disponibilité en sites de ponte pour les femelles sont considérées comme non limitantes.

Ce modèle prend en compte, pour une altitude donnée, une stochasticité démographique qui est incorporée au niveau du sex-ratio, biaisé en faveur des femelles chez *C. janthina*, de la fécondité réalisée et du taux de survie de chaque stade pré-imaginal. Alors qu'en moyenne une population a un sex-ratio relativement constant, celui-ci peut dévier de cette moyenne dans le cas de petites populations. Le ratio de mâles sur femelles est de 1 :2 (voir [chapitre 2](#)) et on supposera que le nombre de femelles suit une loi binomiale de probabilité 2/3.

Chaque femelle est supposée pondre, approximativement selon une loi normale de moyenne 35 œufs avec un écart-type de 18, arrondie à l'unité près (voir [chapitre 5](#)). Le nombre d'œufs pondus à chaque génération est la somme des œufs pondus par chaque femelle.

Le taux de survie de chaque stade est calculé pour une température donnée à partir de leur taux de développement. La relation entre la température et les taux de développement des œufs, des larves et des pupes est décrite par le modèle degré-jour. Dans le modèle degré-jour, la relation entre le taux de développement $r(T)$ (1/durée de développement en jours) du stade i de l'insecte et la température T est décrite par l'équation linéaire : $r(T) = \alpha_i + \beta_i T$, où T est la température quotidienne moyenne de l'air, α_i est l'ordonnée à l'origine et β_i est la pente pour le stade i . La réponse de survie spécifique, $s(T)$, à température constante est modélisée par une fonction logistique polynomiale du second degré ([Régnière et al., 2012](#)). La probabilité de survie cumulée durant le développement pour un stade donnée est décrite par la relation suivante : $S(t, T) = (1 + e^{a_i + b_i T + c_i T^2})^{-t}$, où a_i , b_i , c_i sont des paramètres polynomiaux pour le stade i , t est la durée d'exposition à la température T durant le développement. Le taux de survie total pour chaque stade dépend de la température et du taux de développement température-dépendant, donné par la relation : $S(T) = (1 + e^{a_i + b_i T + c_i T^2})^{-1/r(T)}$, où $r(T)$ est le taux de développement du stade i , à la température T , calculé à partir du modèle degré-jour. La stochasticité démographique au niveau des taux de survie est produite par la variabilité des valeurs des paramètres des fonctions de taux de développement et de survie de chaque stade (Tableau 6.1). Les paramètres des taux de développement et des taux de survie sont supposés suivre une loi normale selon les paramètres présentés dans le tableau.

La température moyenne annuelle pour une altitude est donnée par l'équation : $T(altitude) = d - e \times altitude$, où d est la température moyenne annuelle au niveau de la mer à La Réunion et e est le nombre de degrés moyens perdus par mètre. La variabilité environnementale ou

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

Tableau 6.1 – Paramètres des fonctions utilisées dans le modèle stochastique. Moyennes $\pm$ écarts-types.

Fonction	Modèle	Stade	Symbole	Valeur	Source [†]
Sex-ratio	♂ / ♀	adulte	ξ	0.5	(1)
Taux de développement	Degré-jour	œuf	α_E	$-0,0580 \pm 0,0002$	(2)
			β_E	$0,0061 \pm 0,0000$	(2)
			K	$163,2 \pm 0,1$	(2)
			T_{min}	$9,5 \pm 0,1$	(2)
		larve	α_L	$-0,0503 \pm 0,0005$	(2)
			β_L	$0,0046 \pm 0,0000$	(2)
			K	$216,2 \pm 9,7$	(2)
			T_{min}	$10,9 \pm 0,0$	(2)
		pupe	α_P	$-0,0521 \pm 0,0003$	(2)
			β_P	$0,0046 \pm 0,0000$	(2)
			K	$217,5 \pm 0,2$	(2)
			T_{min}	$11,3 \pm 0,0$	(2)
Taux de survie	Régnière	œuf	a_E	$10,4921 \pm 0,0936$	(2)
			b_E	$-1,4359 \pm 0,0099$	(2)
			c_E	$0,0350 \pm 0,0003$	(2)
		larve	a_L	$0,8128 \pm 0,2472$	(2)
			b_L	$-0,4905 \pm 0,0244$	(2)
			c_L	$0,0124 \pm 0,0005$	(2)
		pupe	a_P	$13,1693 \pm 2,1289$	(2)
			b_P	$-1,8370 \pm 0,2125$	(2)
			c_P	$0,0431 \pm 0,0047$	(2)
Fécondité		adulte	f_A	35 ± 18	(3)
Température			a	$3,0081 \pm 0,0227$	(2)
			b	$0,0172 \pm 0,0000$	(2)
			c	$0,8369 \pm 0,0075$	(2)
			d	$23,5764 \pm 0,0270$	(2)
			e	$0,0064 \pm 0,0000$	(2)

[†] : La référence (1) correspond au [chapitre 2](#), la (2) au [chapitre 3](#) et la (3) au [chapitre 5](#)

stochasticité environnementale est la variance du taux de croissance lié aux variations aléatoires de l'environnement. Dans ce modèle, elle est introduite via la variation de température en fonction de l'altitude où a lieu le lâcher.

Le succès d'établissement d'une population d'adultes en fonction de la taille initiale du lâcher et de l'altitude a été simulé avec le modèle à température constante selon l'altitude. 1000 lâchers sont simulés pour chaque altitude variant entre 1000 et 1500 m par pas de 25 m, pour chaque taille de lâcher initial entre 10 et 1000 par pas de 10. Nous calculons alors le pourcentage d'établissement de la population de *C. janthina* au bout de un et trois ans. Nous considérons qu'une année ou trois années correspondent à un calendrier plausible pour des lâchers d'insectes par des gestionnaires de terrain pour qu'ils aient une vision à court et moyen terme sur le possible établissement de la population lâchée. Une population est assumée comme établie si sa taille est supérieure à 1000 individus au bout de la période étudiée.

Le diagramme schématique de ce modèle de simulation stochastique est présenté dans la figure 6.1.

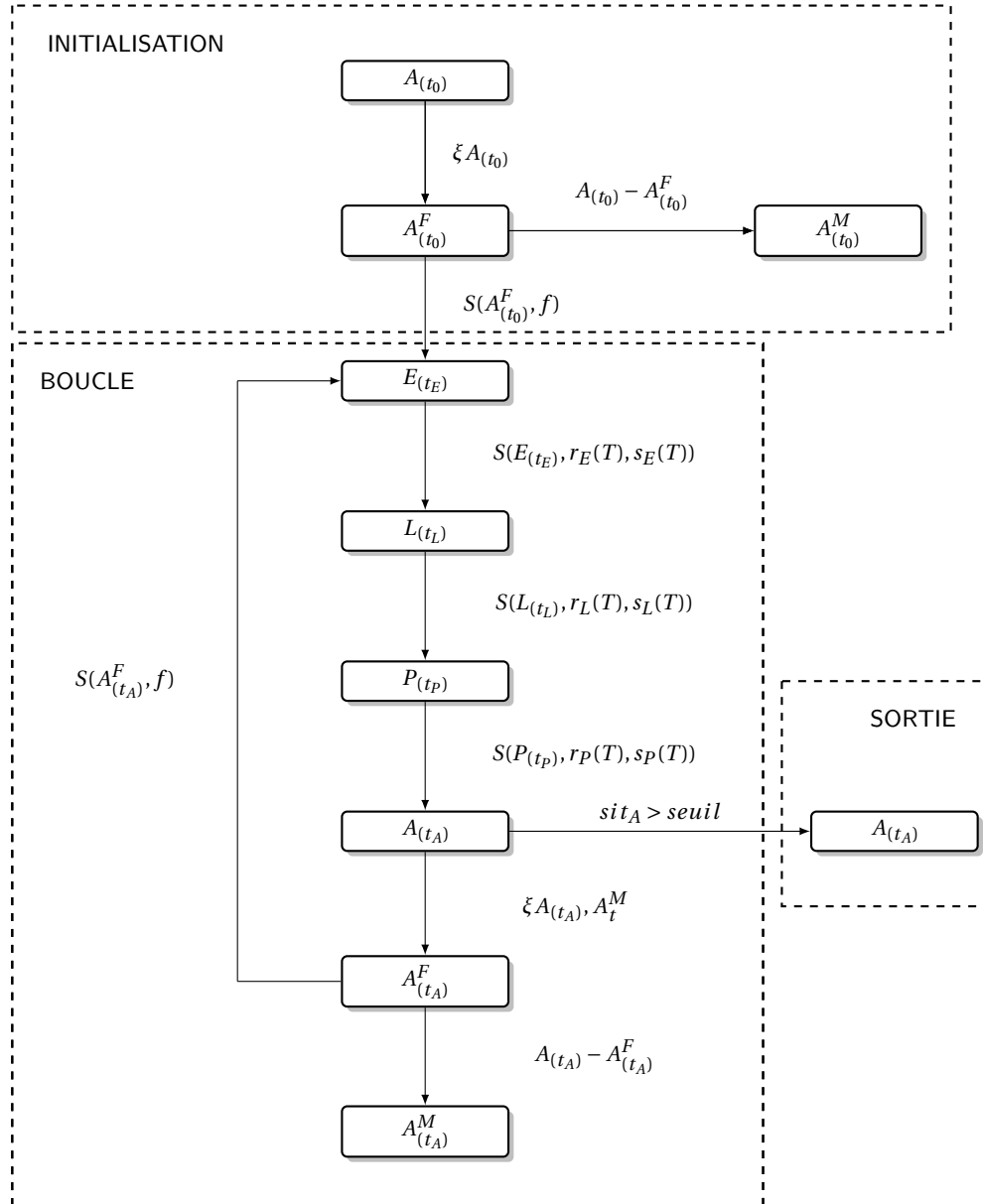


Figure 6.1 – Diagramme schématique du modèle de simulation stochastique. A_{t_0} correspond au nombre d'adultes lâchés initialement. La fonction S est une fonction de passage d'un stade à l'autre. A , A^F , A^M , E , L et P représentent les effectifs des adultes sans distinction de leur sexe, des adultes femelles, des adultes mâles, des œufs, des larves et des pupes, respectivement. t_E , t_L , t_P , t_A sont les durées cumulées température-dépendantes des différents stades depuis la ponte, cumulées génération après génération. ξ , f , r , et s représentent le sex-ratio, la fécondité, le taux de développement et le taux de survie des stades pré-imaginaux, respectivement. r et s sont dépendants de la température moyenne annuelle T . *seuil* est la durée fixée de la simulation en années.

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

De plus, nous simulons l'évolution de la dynamique d'une population de 50 adultes de *C. janthina* aux altitudes de 1325, 1350 et 1375 m sur une durée de 10 ans, durée comparable à celle définie dans le [chapitre 7](#). La température est considérée dans ce modèle comme constante pour chaque altitude. Pour chaque altitude, 1000 lâchers sont simulés.

6.2.2 Simulation de la dynamique d'adultes selon l'altitude à température variable au cours du temps

Afin de prendre en compte les variations quotidiennes de la température à une altitude donnée, un autre modèle stochastique a été développé. Ce modèle considère également des générations non chevauchantes.

La température moyenne quotidienne est donnée pour une altitude par une fonction de type sinusoïdale : $T(jour, altitude) = a \sin(b \times jour + c) + d - e \times altitude$, où a est la moitié de l'amplitude annuelle pour une altitude, b est égal à $2\pi/365$, c est le décalage de phase, d est la température moyenne annuelle et e est le nombre de degrés perdus par mètre d'altitude (Figure 6.2).

A partir de l'équation des températures journalières obtenues en fonction de l'altitude (Figure 6.2) et du jour du lâcher dans l'année, on calcule la durée de développement de chaque stade pré-imaginal qui dépend des températures quotidiennes. Un stade a atteint son développement complet lorsque la somme des degrés-jours, calculés à partir de la différence entre la température quotidienne à une altitude donnée et la température minimale de développement T_{min} , atteint la valeur de la constante thermique K (Tableau 6.1). La survie quotidienne de chaque stade est calculée grâce au modèle de Régnière ([Mathieu et al., 2014](#)). Le nombre de femelles adultes est calculé comme dans le modèle précédent. Une stochasticité démographique est incluse via des variations de la fécondité comme présentée dans le modèle précédent.

Pour comparer aux résultats du modèle précédent avec des conditions défavorables pour *C. janthina*, nous simulons l'évolution de la dynamique d'une population de 50 adultes de *C. janthina* lâchée à l'altitude de 1350 m sur une durée de 10 ans à partir de 5 dates de lâcher différentes dans l'année (jour 1 : 1^{er} janvier, jour 45 : 14 février, jour 130 : 9 mai, jour 225 : 12 août et jour 280 : 6 octobre). Pour chaque date, 1000 lâchers sont simulés. Les températures quotidiennes moyennes varient entre 11,9 et 17,9 °C à 1350 m d'altitude (Figure 6.3).

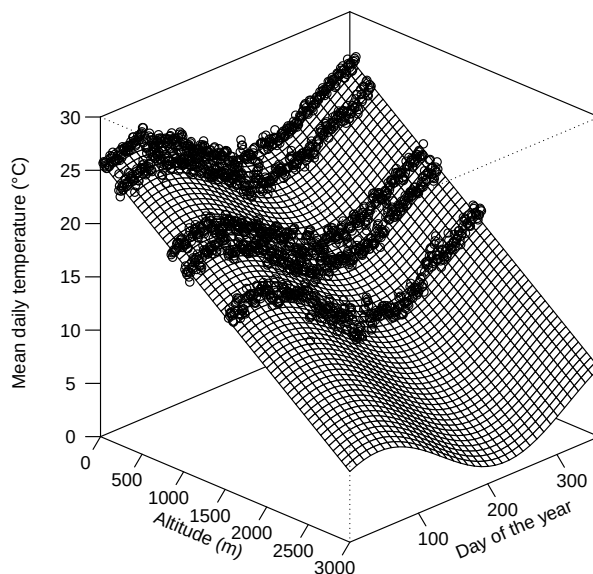


Figure 6.2 – Modèle de température moyenne quotidienne en fonction de l'altitude et du jour de l'année estimé à partir des données météorologiques de La Réunion utilisées par [Mathieu et al. \(2014\)](#)

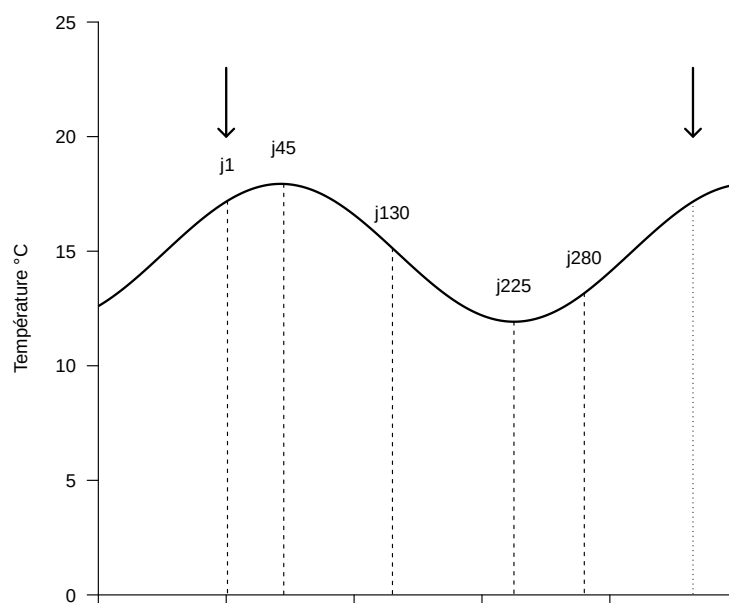


Figure 6.3 – Variations de la température quotidienne moyenne (°C) à l'altitude de 1350 m. Les jours indiqués correspondent aux dates des lâchers initiaux testées dans les simulations de la dynamique à température variable. Les deux flèches indiquent la position du 1^{er} janvier et du 31 décembre sur la courbe des températures.

6.3 Résultats

6.3.1 Pourcentage d'établissement d'une population d'adultes en fonction de la taille du lâcher et de l'altitude

Les pourcentages d'établissement d'une population ont été calculés à température constante pour chacune des altitudes testées de 1000 à 1500 m. Les pourcentages d'établissement d'une population d'adultes de *Cibdela janthina* en conditions de ressource non limitante diffèrent selon la taille du lâcher initial, l'altitude et la durée (Figure 6.4). La température moyenne à 1000 m d'altitude est de 17,2°C, soit plus de 5°C au-dessus des températures minimum de développement des stades pré-imaginaux de *C. janthina*. A cette altitude, la fécondité compense la mortalité naturelle. Un lâcher initial de 10 adultes de l'insecte aboutit à un établissement de la population au bout d'un an et de trois ans. Entre 1000 et 1150 m d'altitude inclus, des lâchers initiaux de 30 adultes sont suffisants pour garantir un pourcentage d'établissement de 100% au bout d'un an ou de trois ans.

6.3.2 Simulation de la dynamique d'adultes en fonction de l'altitude à température constante

Cette simulation stochastique a été réalisée à partir d'un lâcher initial de 50 adultes de *C. janthina* à 1325, 1350 et 1375 m d'altitude où les températures moyennes annuelles sont respectivement de 15,09°C, 14,93°C et 14,77°C, respectivement.

Les trajectoires des dynamiques de populations d'adultes sont représentées dans la figure 6.5. Les plages rouges sur les graphiques de gauche sur la figure 6.5 représentent 90% des trajectoires de part et d'autre de la ligne médiane. Les plages jaunes représentent le nombre minimum et maximum d'adultes à chaque génération des 1000 lâchers.

Nous observons des dynamiques différentes pour chacune des trois altitudes. A 1325 m d'altitude, la croissance de la population est exponentielle et aucune extinction de population n'a lieu. A 1350 m d'altitude, nous remarquons que certaines populations s'éteignent tandis que d'autres persistent. Sur les 1000 populations simulées, la première extinction de population a lieu à la 7^{ème} générations à 1060 jours environ, soit quasiment trois ans. Au bout de 10 ans, 51,6% des populations simulées ont des effectifs supérieurs ou égaux à la taille de initiale du lâcher (50 adultes), tandis que 48,4% des populations simulées ont des effectifs inférieurs à 50 adultes. Le taux d'extinction des populations est d'environ 0,16 au bout de 10 ans à 1350 m d'altitude.

A 1375 m d'altitude, la première extinction de population a lieu dès la 4^{ème} générations à 630 jours environ, soit dès le milieu de la deuxième année. A la 12^{ème} génération, au bout de d'un peu plus de 5 ans, le taux d'extinction des populations est de 0,5. Au bout de 10 ans, ce taux atteint 0,985, soit une extinction quasiment totale des 1000 populations simulées.

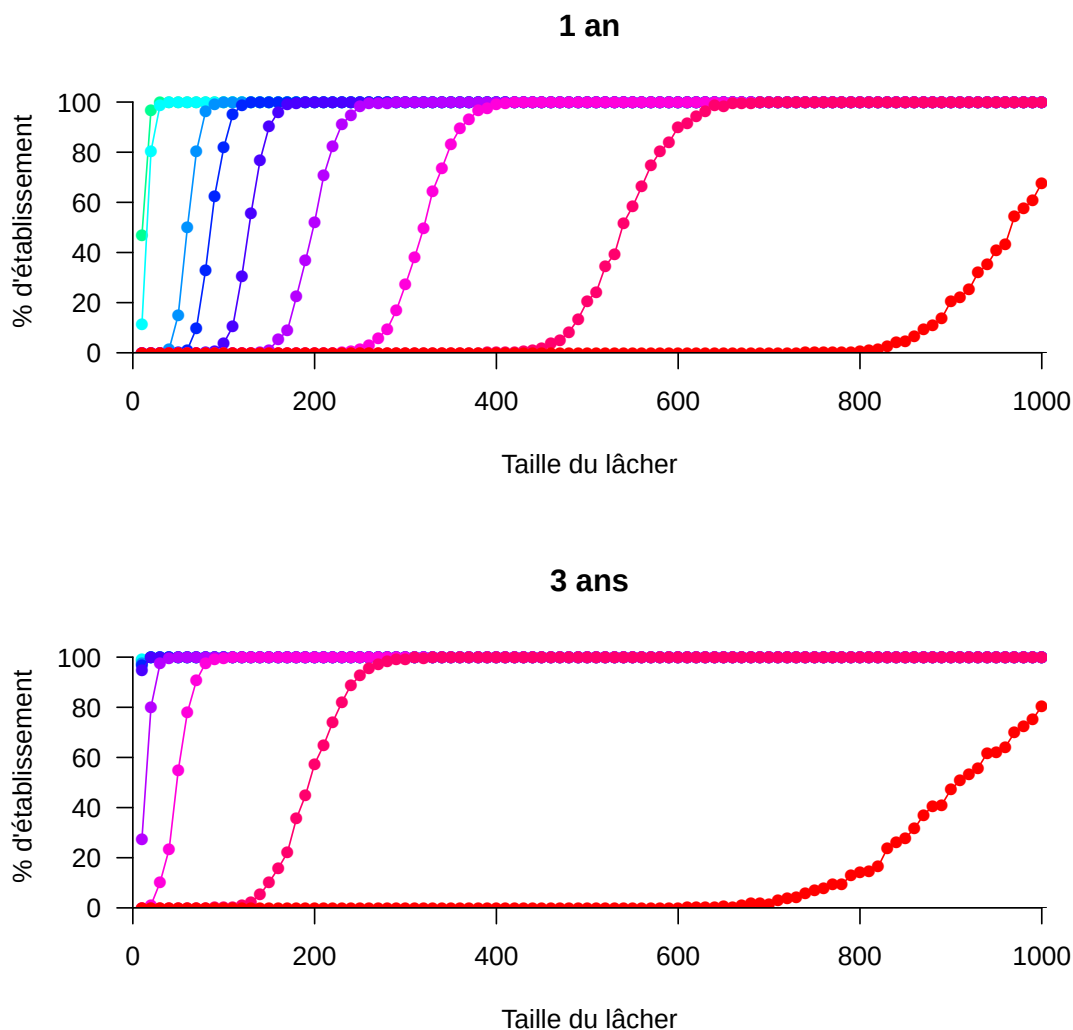


Figure 6.4 – Pourcentage d'établissement d'une population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir de la taille du lâcher initial d'adultes pour des altitudes comprises entre 1150 et 1350 m. En haut et en bas, pourcentages d'établissement au bout d'une durée de simulation de un an et de trois ans, respectivement. Une population est considérée comme établie si elle atteint ou dépasse 1000 adultes au bout de la période de simulation. Une couleur correspond à une altitude : rouge foncé 1350 m, rouge clair 1325 m, rose 1300 m, violet 1275 m, bleu foncé 1250 m, bleu ultra-marin 1225 m, bleu clair 1200 m, bleu ciel 1175 m et vert clair 1150 m.

6.3.3 Simulation de la dynamique d'adultes en fonction de la date de lâcher à température variable

Cette simulation stochastique a été réalisée à partir d'un lâcher initial de 50 adultes de *C. janthina* à 1350 m d'altitude aux jours 1, 45, 130, 225 et 280 de l'année 1 du lâcher. Les durées

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

de développement et les survies des stades pré-imaginaux dépendent de la température quotidienne moyenne à l'altitude de 1350 m qui varie entre 11,9 et 17,9 °C.

Les trajectoires des dynamiques de populations d'adultes sont représentées dans la figure 6.6. Nous observons que l'évolution des populations d'adultes de *C. janthina* présentent des dynamiques très différentes selon la date du lâcher initial.

Pour un lâcher effectué au 1^{er} janvier (début de l'été austral), les populations se maintiennent avec une cyclicité de trois ans. Les premières populations disparaissent à partir de 7 ans après le lâcher initial. Le taux d'extinction des populations est de seulement 0,009 au bout de 10 ans.

Lorsque le lâcher est effectué le 14 février (jour 45, période la plus chaude de l'année), la majorité des populations simulées ne survivent pas au premier hiver austral. En effet, les premiers adultes émergent début juin au début de l'hiver. A la 2^{ème} génération, le taux d'extinction est de 0,65 un an après le lâcher initial. Au bout de quasiment deux ans (660 jours environ), le taux d'extinction est de 0,98. Toutes les populations se sont éteintes au bout de 7 ans environ.

Lorsque le lâcher est effectué le 9 mai (jour 130), les dynamiques des populations d'adultes présentent à nouveau une cyclicité de 3 ans. Certaines populations dépassent les 2000 individus adultes. Cependant, le taux d'extinction des populations est de 0,92 au bout de 10 ans.

Le taux d'extinction de populations d'adultes lâchées au milieu de l'hiver austral le 12 août (jour 225) est de 0,87 dès la première génération. Le taux d'extinction atteint rapidement 0,99 et les 1000 populations simulées sont toutes éteintes à la 9^{ème} génération au bout d'un peu plus de 4 ans et demi après le lâcher initial.

Enfin, des populations d'adultes lâchées à la fin de l'hiver un 6 octobre (jour 280) présentent des dynamiques cycliques sur une période de 3 ans. Cependant, le taux d'extinction est de 0,97 au bout de 10 ans.

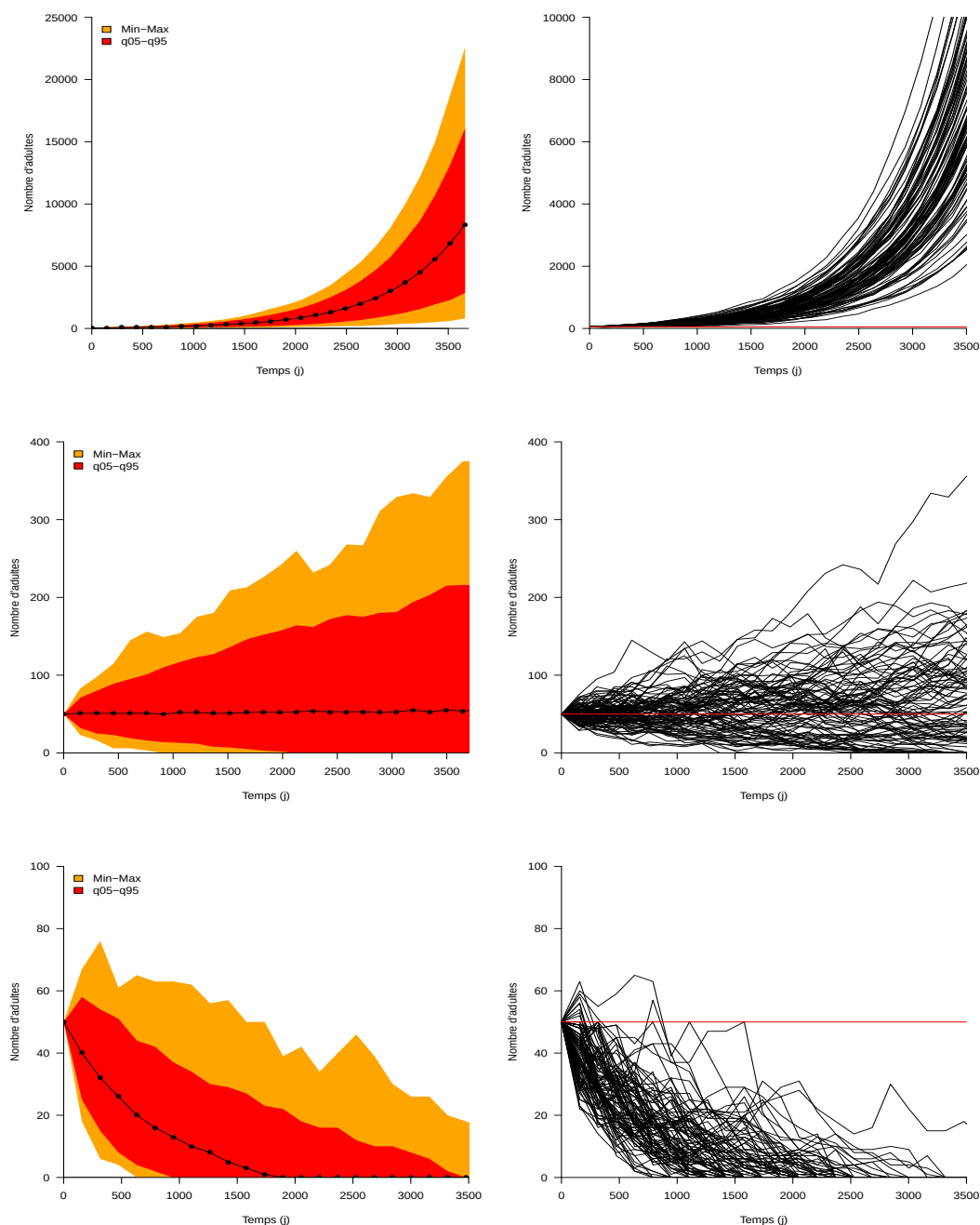


Figure 6.5 – Simulations de la dynamique de la population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir d'un lâcher de 50 adultes à 1325 (haut), 1350 (milieu) et 1375 m d'altitude (bas) sur une durée de 10 ans. Les graphiques de gauche représentent l'étendue du nombre d'adultes au cours du temps à partir de 1000 simulations ; la plage rouge représente l'étendue entre les quantiles 5 et 95 ; la plage orange représente le minimum et le maximum d'adultes au cours du temps ; la courbe en trait plein représente la médiane des effectifs d'adultes à chaque générations (points). Les graphiques de droite représentent 100 trajectoires prises aléatoirement parmi les 1000 simulations. La ligne rouge représente la taille initiale du lâcher.

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

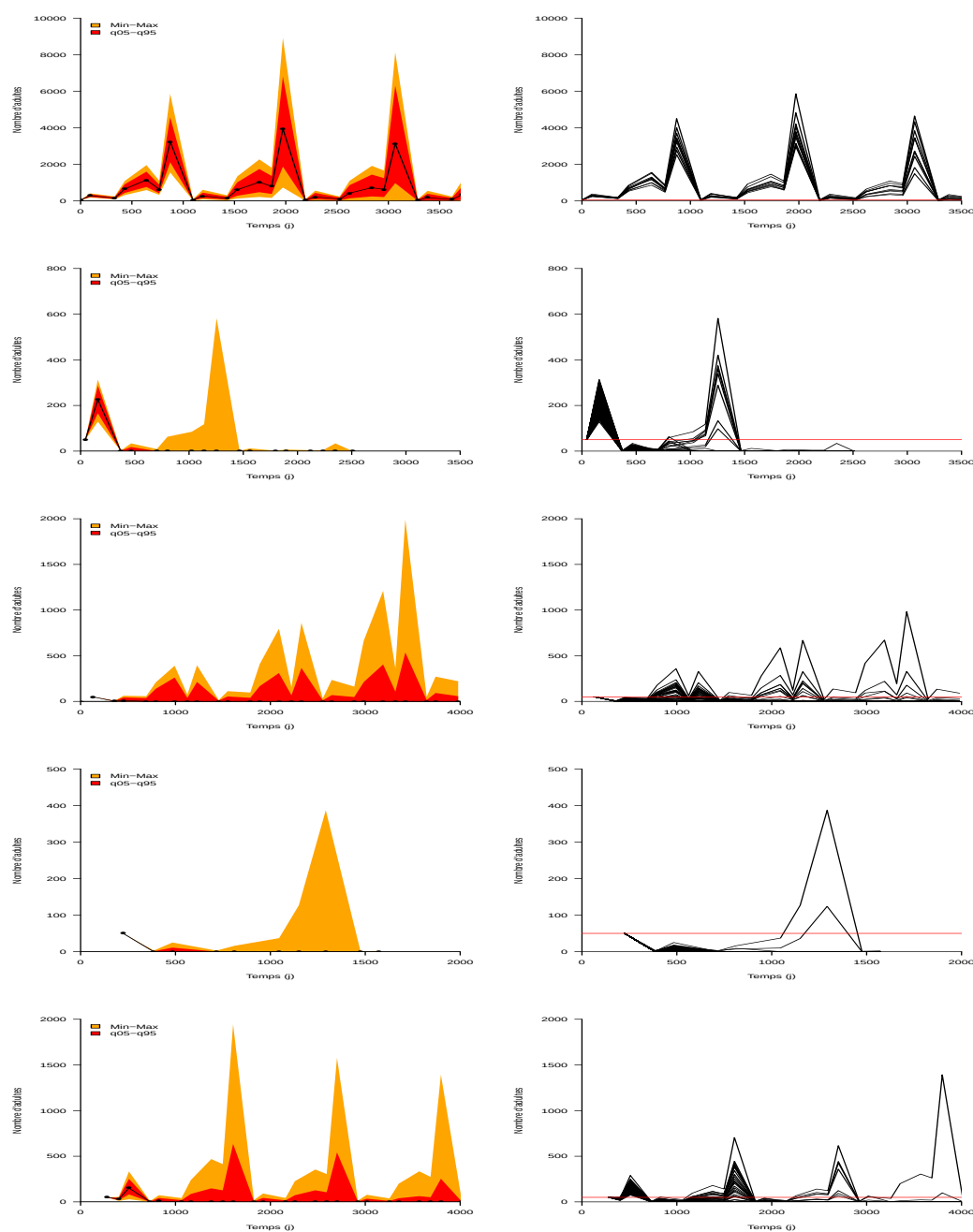


Figure 6.6 – Simulations de la dynamique de la population d'adultes de *Cibdela janthina* à partir d'un lâcher de 50 adultes à 1350 m d'altitude effectuées aux jours 1, 45, 130, 225 et 280 de l'année (de bas en haut) sur une durée d'environ 10 ans. Les graphiques de gauche représentent l'étendue du nombre d'adultes au cours du temps à partir de 1000 simulations ; la plage rouge représente l'étendue entre les quantiles 5 et 95 ; la plage orange représente le minimum et le maximum d'adultes au cours du temps ; les courbes en trait plein représentent la médiane des effectifs d'adultes à chaque générations (points). Les graphiques de droite représentent 100 trajectoires prises aléatoirement parmi les 1000 simulations. La ligne rouge représente la taille initiale du lâcher.

6.4 Discussion

Certains agents de lutte biologique peuvent ne pas réussir à s'établir ou à se disperser à cause de contraintes imposées par les variables climatiques (Jenkins and Hoffmann, 2001; Coetzee et al., 2007; Dhileepan et al., 2013; May and Coetzee, 2013) ou bien ils ne sont efficaces que localement dans des conditions de microhabitats localisés (Julien et al., 1992).

Le but fondamental de l'introduction d'agents de lutte biologique n'est pas l'éradication de l'espèce envahissante mais la réduction sur le long-terme des impacts négatifs causés par cette espèce sans avoir besoin d'alimenter l'environnement en nouveaux agents (Syrett et al., 2000). Le succès des programmes de lutte biologique est souvent mesuré par la réduction de la taille de la population, la densité ou la reproduction de l'espèce envahissante parallèlement à une augmentation de l'abondance et de la diversité des espèces végétales natives (Harris, 1991; Hulme, 2006; Myers et al., 2009; Stephens et al., 2009; Larson et al., 2011; Clewley et al., 2012).

Cependant, si l'espèce invasive *Rubus alceifolius* est bien contrôlée à basse altitude par *Cibdela janthina*, les dégâts qu'elle occasionne aux milieux naturels au-dessus de 1000 m environ restent bien présents et sa progression continue, notamment dans les « Hauts de l'Ouest » dans la forêt du Maïdo. Les modèles mis en place dans cette étude pourrait permettre d'affiner des stratégies de lâchers futurs selon les conditions abiotiques du site où la croissance et la propagation de *R. alceifolius* ne sont pas régulées ou bien lorsque *R. alceifolius* réapparaît alors que l'insecte n'est plus présent sur le site.

Nous nous sommes focalisés dans cette étude sur les influences de la stochasticité démographique et de la variabilité environnementale sur l'évolution de la dynamique de populations de *C. janthina* et le succès d'établissement d'une population de *C. janthina* à différentes altitudes en conditions de ressource alimentaire non limitante.

Les résultats des simulations sur le pourcentage d'établissement au bout de 1 et 3 ans sont cohérents avec ce qui est observé sur le terrain en altitude à La Réunion en terme de défoliation des massifs de *R. alceifolius* (Mathieu et al., 2014). Le résultat important qui ressort de cette étude est qu'à partir de 1150 m environ, le pourcentage d'établissement dépend fortement de la période écoulée entre le lâcher initial d'une population d'adultes et le moment où ce pourcentage est mesuré. Ainsi, si à 1300 m d'altitude, un lâcher initial de 200 insectes ne permet à la population d'être clairement établie au bout d'un an, cette même population est clairement établie au bout de trois ans. Cependant, il convient d'être prudent étant donné que nous avons déterminé le pourcentage d'établissement à partir d'une certaine taille de population atteinte (1000 adultes dans notre cas). Un autre critère de succès d'établissement d'une population d'insectes peut être le nombre de générations. Dans son modèle de simulation stochastique d'établissement d'une population de deux agents de lutte biologique, Grevstad (1996) considère une population comme établie si elle atteint plus de 10 000 individus ou si des individus sont encore présents au bout de 40 générations, dans son cas, 40 ans étant donné que les agents qu'il étudie sont univoltines. De même, Jonsen et al.

Chapitre 6. Établissement d'une population de *Cibdela janthina* selon sa taille en altitude

(2007) considèrent dans leur modèle qu'une population est établie si des individus sont encore présents après 20 générations. Dans le cas de *C. janthina*, le nombre de générations n'est pas corrélé avec le nombre d'années étant donné que l'insecte est multivoltine, il se reproduit tout au long de l'année.

Les simulations de la dynamique d'adultes de *C. janthina* en fonction de l'altitude à température constante ont montré que sur la bande altitudinale restreinte comprise entre 1000 et 1500 m, les dynamiques présentent trois trajectoires : une croissance exponentielle des populations à 1325 m, un équilibre entre le taux d'extinction et le taux de maintien des populations à 1350 m et une extinction totale des populations à 1375 m. Ces résultats de simulations montrent ainsi que le modèle est extrêmement sensible à une différence de seulement 0,3°C autour de 15°C. À cette température, la fécondité des femelles ne suffit donc pas à compenser la mortalité totale des stades pré-imaginaux de l'agent de lutte biologique. Cependant, les écarts de comportements des simulations dans une telle gamme réduite d'altitude, et donc de température, font ressortir une limite de ce modèle.

Afin de tenir compte de la variabilité environnementale, nous avons donc réalisé des simulations de la dynamique d'adultes de *C. janthina* à l'altitude seuil de 1350 m en tenant compte des variations de la température quotidienne moyenne au cours de l'année. Les résultats ont montré que la date du lâcher avait une forte influence sur les taux d'extinction des populations. Ainsi, des populations d'adultes lâchées pendant les périodes les plus chaudes et les plus froides de l'année ne se maintiennent pas, du fait de la coïncidence entre la période de développement des œufs et de températures proches du seuil de température minimum de développement T_{min} . Parmi les dates étudiées, seules les populations lâchées le 1^{er} janvier se maintiennent à près de 99% au bout de 10 ans.

Dans le cadre du programme de lutte biologique contre *R. alceifolius*, le nombre de générations de l'insecte importe peu, surtout en altitude où il peut varier fortement en fonction des fluctuations de températures. La période entre un lâcher initial et la mesure de la réussite d'établissement de la population relâchée est plus pertinente. Cependant, nous avons montré dans cette étude qu'une population peut mettre plus d'un an pour atteindre des niveaux de densité de population suffisants pour s'établir durablement.

Notre étude a montré également que même en présence d'une ressource alimentaire non limitante pour les larves, les populations ne peuvent se maintenir au-delà de 1350 m sur le long terme. Nous avons également montré que les taux d'extinction des populations sont extrêmement variables en fonction de la date du lâcher initial. Ces fluctuations de taux d'extinctions sont notamment dûes au fait que certains adultes femelles émergent et pondent en hiver, ce qui conduit à une durée de développement des œufs plus longue et donc à une survie très faible.

Dans le cadre d'un programme de lutte biologique contre des plantes envahissantes, les lâchers supplémentaires d'agents sont généralement de l'ordre de 800 individus pour permettre un succès à l'établissement (Beirne, 1985). Nous avons vu que la notion d'établissement d'une

population d'agent de lutte biologique est relativement floue et dépend de la période à laquelle le taux d'extinction des populations est mesuré ou de la densité d'insectes voulue au bout d'un certain temps. Les simulations ont montré également le rôle important de la stochasticité démographique et de la variabilité environnementale sur la variabilité des taux d'extinction des populations de *C. janthina* en altitude à La Réunion.

Il serait pertinent, à court terme, de réaliser des simulations du modèle à température variable, à différentes altitudes, avec différentes tailles et dates de lâcher. Nous obtiendrons ainsi la taille de lâcher minimale pour avoir un taux d'établissement supérieur à un seuil souhaité (par exemple : 0,95 ou 0,99) selon l'altitude et la date de lâcher. Ces simulations permettraient d'optimiser des stratégies de lâcher pour les décideurs de terrain, selon l'altitude (correspondant à des conditions plus ou moins défavorables pour l'agent), le nombre d'insectes disponibles en élevage afin d'atteindre le taux d'établissement de l'agent souhaité à court ou moyen terme.

7 Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

7.1 Contexte

Les modèles en temps discret sont bien adaptés aux systèmes annuels où à la fois la plante et l'insecte phytophage complètent leurs cycles de vie en une génération par an (Buckley et al., 2005b). Même dans la littérature écologique générale, il n'y a que peu d'études de systèmes plante-insecte phytophage en temps discret (van der Meijden et al., 1998). Il y a cependant une large littérature sur les modèles plante-herbivore en temps continu (May, 1974; Caughley and Lawton, 1981) ainsi qu'une littérature grandissante sur les modèles en milieu aquatique (Gurney et al., 1990; Nisbet et al., 1991) et de bons exemples de systèmes couplés plante-mammifère herbivore (Turchin and Batzli, 2001; Turchin, 2003). Dans le cas de *R. alceifolius* et *C. janthina*, le temps discret est peu approprié, notamment à basse altitude à La Réunion car l'insecte est multivoltine et ses générations se chevauchent facilement en conditions optimales de développement.

Mathieu et al. (2014) ont montré que la température est le facteur explicatif principal de la limite altitudinale de *C. janthina*. Cependant, les dynamiques de l'insecte dépendent également des interactions avec sa plante hôte. Afin de voir l'influence des paramètres démographiques de l'insecte et de la plante ainsi que les interactions entre les deux sur la dynamique du couple sur un gradient altitudinal, nous avons développé un modèle en temps continu construit à partir d'un modèle classique proie-prédateur de type Beddington-DeAngelis (DeAngelis et al., 1975), avec des équations différentielles ordinaires ou des équations différentielles avec retard.

Les variations de températures au cours de l'année à La Réunion sont relativement faibles à une altitude donnée ($\approx 6^\circ\text{C}$ entre l'hiver et l'été austral). La durée d'une génération de *C. janthina* est relativement courte et permet à l'insecte d'être multivoltine à basse altitude. Cependant, au dessus de 1150 m environ, la température moyenne quotidienne peut approcher les températures minimales de développement (T_{min}) et de survie des différents stades pré-imaginaux de *C. janthina* (voir les valeurs estimées de T_{min} dans Mathieu et al. (2014)) et ainsi

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

rallonger significativement la durée des stades non-phytophages (œufs, nymphes et adultes) par rapport au stade larvaire.

Nous développerons un modèle permettant de rendre compte des trois grands types de dynamiques du couple *C. janthina* - *R. alceifolius* observées à différentes altitudes à La Réunion depuis le lâcher de l'agent :

- un équilibre à basse altitude avec à la fois des faibles densités de larves et de masses foliaires. Nous simulerons les dynamiques des deux populations à l'altitude de 100 m.
- une alternance de fortes défoliations et de repousses de la masse foliaire en dessous de la limite altitudinale de *C. janthina*. Nous simulerons les dynamiques des deux populations à l'altitude de 800 m, à mi-chemin entre les altitudes de 100 m, où l'insecte maintient la plante à des très faibles densités, et 1300 m, où le taux intrinsèque de l'agent est négatif (voir le [chapitre 5](#)).
- un équilibre à haute altitude avec des faibles densités de l'insecte et une masse foliaire qui reste proche de sa capacité de charge. Nous simulerons les dynamiques des deux populations à l'altitude de 1300 m.

Les objectifs de notre étude sont de : (1) analyser le modèle mathématiquement en étudiant sa permanence, son existence et sa stabilité, (2) déterminer le modèle de dynamique des populations de *C. janthina* et *R. alceifolius* le plus approprié en fonction de l'altitude, soit avec des paramètres constants et/ou température-dépendants, soit avec l'introduction d'un retard dans le modèle, et (3) analyser la sensibilité locale et globale des paramètres sur les modèles afin de déterminer les paramètres les plus sensibles selon l'altitude.

7.2 Méthodes

7.2.1 Éléments caractéristiques du modèle

Croissance de *Rubus alceifolius*

L'équation de croissance logistique de la masse foliaire la plus courante dans les modèles plante-herbivore, que nous utiliserons, est la suivante :

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{k}\right)$$

où B est la masse de feuilles (par m² de surface au sol), r est le taux intrinsèque de croissance de la plante et la biomasse maximale atteinte en l'absence de l'insecte et k est la capacité de charge de la biomasse de la plante (autrement appelée capacité du milieu).

Le taux de croissance intrinsèque de la biomasse foliaire (RGR), r , s'exprime en g/g/jour. En étudiant la croissance de *R. alceifolius* pendant 120 jours sous serre à Montpellier, [Amsellem \(2000\)](#) a trouvé que le RGR de la biomasse foliaire était de 0,085 g/g/j. A La Réunion, le RGR a

été mesuré indirectement en conditions naturelles sur trois plants en pots. Sa valeur était de $0,034 \pm 0,014 \text{ g/g/j}$ (erreur standard) à une température moyenne de 22°C . L'influence de la température sur le taux de croissance intrinsèque de *R. alceifolius* n'a pas été étudiée.

La capacité maximale de charge de biomasse foliaire, k , s'exprime en g/m^2 . Elle a été mesurée par Baret (2002) entre le niveau de la mer et 1600 m d'altitude environ, avant que l'agent de lutte biologique *C. janthina* ne soit lâchée en milieu naturel à La Réunion, et par moi-même dans l'étude sur l'impact saisonnier sur les populations de *C. janthina*. Elle était de $236 \pm 20,4 \text{ g/m}^2$ (écart-type), et ne variait pas en fonction de l'altitude.

Taux de consommation larvaire et réponse fonctionnelle

La plupart des modèles proie-prédateur assument une relation non linéaire entre la taille de la population de proie et le taux d'attaque (Beddington et al., 1975). Pour les plantes et les insectes phytophages, nous nous attendons de manière similaire à une relation fonctionnelle non linéaire, due au temps de consommation et à la satiété, mais la relation est exprimée en termes d'unités de biomasse de plante plutôt qu'en taille de population, notamment car la phytophagie est à même de tuer des plantes entières (Crawley, 1983). Bien que nos connaissances sur les taux de consommation aux faibles densités de plantes soient limitées, il est évident que la phytophagie se stabilise aux fortes densités (Crawley, 1983).

La consommation larvaire s'exprime via la réponse fonctionnelle. Nous avons vu que cette réponse pouvait prendre plusieurs formes : Holling de type I, II, III (Holling, 1959a) ou ratio-dépendante (Beddington et al., 1975; DeAngelis et al., 1975; Arditi and Ginzburg, 1989). Plusieurs processus biologiques chez *C. janthina* peuvent produire une réponse fonctionnelle comprenant une compétition par interférence entre les larves : une consommation en groupe et une surface réduite servant à la fois de support et de ressource alimentaire. Ainsi la forme de la réponse fonctionnelle que nous utiliserons par la suite sera du type Beddington-DeAngelis :

$$f(B, L) = \frac{cB}{d + B + bL}$$

où B est la biomasse foliaire, L est la densité de larves, c est le taux maximal de consommation larvaire, d est une constante de saturation et b est une constante qui décrit la compétition par interférence entre les larves.

Le taux de consommation *per capita* maximal d'une larve, c , s'exprime en g/larve/jour . Bien que la consommation soit exponentielle durant le développement larvaire, nous considérerons dans le modèle une valeur moyenne de c , soit le rapport entre la consommation totale de masse sèche de feuilles et la durée de développement larvaire. Aucune donnée n'est disponible sur l'influence de la température sur la consommation totale des larves. Nous supposerons dans le modèle qu'elle ne varie pas avec la température. Sur des plants de *R. alceifolius* en pots, la consommation totale a été estimée à 0,64, 0,694 et 0,804 g pour trois cohortes de larves. Ces valeurs coïncident avec celles trouvées sur la consommation en conditions de laboratoire, qui

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

était de $0,659 \pm 0,095$ g (écart-type).

La constante de saturation, d , s'exprime en g. Dans le système biologique étudié, elle pourrait correspondre à la fraction de la biomasse foliaire qui n'est pas consommable par les larves, à savoir les feuilles situées à l'apex des tiges ou qui n'est pas appétente. Les quatre premières feuilles à l'apex de tiges sont le site privilégié pour la ponte et sont très peu consommées par les larves. Ces feuilles représentent entre 5 et 15% de la masse foliaire totale en l'absence de larves de *C. janthina*, mais atteignent jusqu'à 80% de la masse foliaire pendant les phases de pullulation de l'insecte et de forte défoliation. Par la suite, nous prendrons arbitrairement pour d une valeur de 5 g. Nous testerons la sensibilité de ce paramètre qui nous est inconnu.

Le terme de compétition par interférence entre les larves, b , s'exprime en g/larve. Les larves de *C. janthina* ont naturellement un comportement grégaire de consommation. Ce terme de compétition pourrait être du à plusieurs formes d'interactions entre la plante et l'insecte qui monopolisent des portions de la masse foliaire :

- les œufs occupent des feuilles qui ne sont pas consommées par les larves
- les larves se maintiennent et se nourrissent sur une certaine surface foliaire qui n'est pas consommée
- les larves ne défolient pas entièrement toute la feuille qu'elles consomment et les feuilles défoliées partiellement peuvent contenir des toxines accumulées par la plante les rendant moins appétantes pour d'autres larves.

Ce terme de compétition n'est pas facilement mesurable car il inclue plusieurs interactions entre des traits de comportements de l'insecte et la plante. L'inverse de b peut être vu comme la capacité de charge d'une larve sur une feuille. D'un point de vue biologique, une feuille ne peut recevoir une infinité de larves ou d'œufs. Si l'on considère le premier facteur (charge maximale en œufs par gramme de feuille), le terme b est d'environ $0,125 \text{ g}/\text{œuf}$ (8 œufs par gramme de feuille). Cependant, d'un point de vue de la compétition par interférence, nous avons vu que les larves se dispersent facilement au cours de leur développement, réduisant ainsi d'autant la valeur de b . Par la suite, nous prendrons une valeur moyenne de 0,05 pour ce paramètre. Nous testerons également la sensibilité de ce paramètre inconnu.

Réponse numérique de la population de *Cibdela janthina*

Le système cadre le plus utilisé pour modéliser la dynamique des interactions entre un herbivore spécialiste et sa plante-hôte est le suivant (Turchin, 2003) :

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= r(V)V - f(V, H)H \\ \frac{dH}{dt} &= \chi f(V, H)H - \delta(H)H\end{aligned}$$

où v est la biomasse végétale et H est la densité d'herbivores. $r(V)$ est le taux de croissance densité-dépendant de la biomasse en l'absence d'herbivores, $f(V, H)$ est la réponse fonctionnelle de l'herbivore (biomasse consommée par un herbivore par unité de temps), χ est le taux de conversion de la biomasse consommée en nouveaux herbivores et $\delta(H)$ est le taux de mortalité des herbivores.

La seconde équation est la réponse numérique de l'herbivore, elle correspond au taux de variation de la population des herbivores et dépend à la fois de la biomasse et de la densité d'herbivore. Il y a trois composantes majeures de la réponse numérique (Beddington et al., 1976) : le taux de croissance des herbivores, leur taux de reproduction et leur taux de mortalité. L'hypothèse la plus simple est que l'énergie disponible pour la croissance, la reproduction et la maintenance est une fonction linéaire du taux de consommation (Ginzburg, 1998).

La seconde équation pour le système étudié s'écrit donc :

$$\frac{dL}{dt} = \chi \frac{cBL}{d + bL + B} - \delta L$$

Ici, δ est le taux de mortalité naturelle. Il s'exprime en j^{-1} . Les valeurs de ce paramètre en fonction de la température pour les stades pré-imaginaux de *C. janthina* ont été étudiées par Mathieu et al. (2014).

Supposons que $d + bL \ll B$, alors l'équation devient :

$$\frac{dL}{dt} = sL \simeq (\chi c - \delta)L$$

d'où,

$$\chi = \frac{s + \delta}{c}$$

où s est le taux intrinsèque de croissance naturelle de l'insecte. Il s'exprime en larve/larve/jour. Ce paramètre dépend de la température et est égal à :

$$s = \frac{\log(\xi \times f \times S)}{\tau}$$

où ξ est la proportion de femelles dans la population, f est la fécondité réalisée, S est le taux de survie d'une génération et τ est la durée d'une génération. Ainsi le taux de conversion χ est calculé en fonction des paramètres s , δ et c , tous les trois dépendants de la température.

Termes de migration des populations de *Cibdela janthina*

L'attaque de nouveaux massifs de *R. alceifolius* est due à des phénomènes de migration des adultes qui ont une forte capacité de dispersion, voire de larves au sein d'un même massif. Afin de tenir compte de ce trait biologique, un terme d'immigration est ajouté au modèle. Nous

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

considérons que le taux d'immigration est proportionnel à la biomasse foliaire présente. Plus celle-ci est importante, plus importante est l'arrivée de nouvelles femelles adultes, et inversement. Le terme d'immigration s'exprime ainsi : $\Lambda \frac{B}{k}$, où Λ est un taux de migration et s'exprime en larve/jour et $\frac{B}{k}$ est la fraction de biomasse foliaire restante. Aucune donnée n'est disponible sur la valeur de Λ . Nous testerons la sensibilité de ce paramètre inconnu.

En l'absence de biomasse foliaire, l'équation d'évolution de la population de larves devient :

$$\frac{dL}{dt} = -\delta L$$

Or, δ représente le taux de mortalité naturelle des larves qui est relativement faible (≈ 0.02 en conditions optimales de température de développement). Afin de prendre en compte l'impact de la raréfaction de la ressource sur la dynamique des larves, nous introduisons un terme d'auto-limitation dépendant de la quantité de nourriture et de la densité de larves. Un mécanisme biologique possible qui conduit à une auto-limitation est la territorialité (voir le modèle III dans [Turchin and Batzli, 2001](#)). Dans le cas de *C. janthina*, ce mécanisme fait sens étant donné que les larves occupent un certain territoire sur les feuilles où elles mangent, muent ou digèrent. Notons q ce « territoire » qui s'exprime en g/larve. L'ensemble des territoires des larves est donc qL . Ainsi, un terme d'émigration est ajouté au modèle afin de tenir compte de cette auto-limitation et est fonction du taux intrinsèque de croissance de l'insecte s ([Turchin and Batzli, 2001](#)). L'émigration augmente donc avec la densité de larves et diminue lorsque la quantité de nourriture disponible augmente. La forme complète du taux d'émigration *per capita* s'écrit : $\frac{sq}{B}L$. Aucune donnée n'est disponible sur la valeur du paramètre q . Cependant, en tenant compte de la taille approximative d'une larve, nous pouvons raisonnablement estimer que la portion de feuille occupée par celle-ci, son territoire, est d'environ 1 cm², soit 0,006 g. Par la suite, nous explorerons la sensibilité de ce paramètre.

L'équation du taux de variation des populations larvaires s'écrit donc :

$$\frac{dL}{dt} = \chi \frac{cBL}{d + bL + B} - \delta L + \Lambda \frac{B}{k} - sq \frac{L}{B}$$

7.2.2 Les modèles utilisés

Le modèle le plus simple que nous utiliserons est à équations différentielles ordinaires avec des paramètres constants :

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &= rB \left(1 - \frac{B}{k}\right) - \frac{cBL}{d + bL + B} \\ \frac{dL}{dt} &= \chi \frac{cBL}{d + bL + B} - \delta L + \Lambda \frac{B}{k} - sq \frac{L^2}{B} \end{aligned} \quad (7.1)$$

où B est la masse foliaire exprimée en g/m² et L est la densité de larves exprimée en larves/m².

Certains paramètres de la dynamique du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* dépendent de la température ambiante quotidienne : le taux de consommation c , le taux de mortalité naturelle δ , le taux de conversion de biomasse χ et le taux de croissance intrinsèque de l'insecte s .

En tenant compte des fluctuations des températures quotidiennes au cours de l'année (voir la figure 6.2 et les valeurs des paramètres de l'équation de la température en fonction de l'altitude et du jour dans le tableau 6.1 dans le chapitre 6), le premier modèle garde la même structure avec des paramètres températures-dépendants et donc variables au cours du temps :

$$\begin{aligned}\frac{dB}{dt} &= rB\left(1 - \frac{B}{k}\right) - \frac{c(t)BL}{d + bL + B} \\ \frac{dL}{dt} &= \chi(t)\frac{c(t)BL}{d + bL + B} - \delta(t)L + \Lambda\frac{B}{k} - s(t)q\frac{L^2}{B}\end{aligned}\quad (7.2)$$

où B est la masse foliaire exprimée en g/m², L est la densité de larves exprimée en larves/m² et c , χ , δ et s sont des paramètres variables au cours du temps. Nous ne connaissons la variation en fonction de la température que pour des paramètres température-dépendants apparaissant dans le système ci-dessus.

Nous avons vu qu'à plus haute altitude, l'ajout d'un retard est nécessaire afin de tenir compte du non-chevauchement des générations et de la durée des stades ne consommant pas la plante qui augmente sensiblement par rapport à la durée du stade larvaire. Si l'on considère τ la durée nécessaire pour que la masse foliaire consommée à l'instant $t - \tau$ par les larves puisse permettre l'émergence de nouvelles larves au temps t , alors le modèle devient à équations différentielles à retard :

$$\begin{aligned}\frac{dB}{dt} &= rB(t)\left(1 - \frac{B(t)}{k}\right) - \frac{c(t)B(t)L(t)}{d + bL(t) + B(t)} \\ \frac{dL}{dt} &= e^{-\delta(t)\tau(t)}\chi(t)\frac{c(t-\tau(t))B(t-\tau(t))L(t-\tau(t))}{d + bL(t-\tau(t)) + B(t-\tau(t))} - \delta(t)L(t) + \Lambda\frac{B(t)}{k} - s(t)q\frac{L(t)^2}{B(t)}\end{aligned}\quad (7.3)$$

où $B(t)$ et $L(t)$ sont la masse foliaire et la densité de larves à l'instant t . Les paramètres variables au cours du temps sont τ , c , χ , δ et s . Le terme $e^{-\delta(t)\tau(t)}$ correspond à la probabilité de survie des larves ayant consommé des feuilles au temps $t - \tau(t)$ où t est le moment où ces mêmes larves redonnent de nouveaux individus.

Dans toutes nos simulations et analyses, le pas de temps des modèles est égal à une journée. La température moyenne quotidienne est donnée pour une altitude par la fonction de type sinusoïdale utilisée dans le chapitre 6.

La valeur du paramètre c dépend de la durée de développement des larves qui est température-

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

dépendante et modélisée par le modèle de Lactin (Mathieu et al., 2014) :

$$c(T) = C_{max} \times [e^{\rho T} - e^{\rho T_L \times (T_L - T) / \Delta T} + \lambda]$$

où T est la température, C_{max} est la consommation totale d'une larve au cours de son développement, ρ , T_L , ΔT et λ sont les paramètres du modèle de Lactin pour les larves (Mathieu et al., 2014).

La valeur du paramètre δ est aussi fonction de la température (Mathieu et al., 2014) :

$$\delta(T) = \log(1 + e^{a+b \times T + c \times T^2})$$

La valeur du paramètre s est fonction de la survie totale et de la durée d'une génération qui sont température-dépendantes :

$$s(T) = \frac{\log(\xi \times f \times S(T))}{\tau(T)}$$

où ξ est la proportion de femelles, f est la fécondité réalisée, $S(T)$ est la survie totale d'une génération et τ est la durée de développement d'une génération, calculée à partir de la somme des durées de développement de chaque stade qui sont elles-mêmes calculées à partir du modèle de Lactin (Mathieu et al., 2014).

La valeur du paramètre χ dépend de ces trois paramètres, comme vu précédemment.

7.2.3 Unicité et analyse de stabilité de l'équilibre endémique

Le modèle utilisé dans notre étude est inédit et n'a jamais fait l'objet d'une quelconque étude mathématique. A partir de la structure du modèle proie-prédateur développé par Beddington et al. (1975) et DeAngelis et al. (1975), nous avons rajouté deux termes de migration. L'unicité et l'analyse globale du modèle de Beddington-DeAngelis ont déjà été étudiés par ailleurs (Cantrell and Cosner, 2001; Hwang, 2003, 2004; Liu and Yuan, 2004).

Le terme d'émigration apparaît dans le modèle de Turchin et Batzli, aussi appelé « Variable Territory Model » (Turchin and Batzli, 2001; Turchin, 2003). Strohm and Tyson (2009) considèrent dans leur modèle que ce terme est un second terme de mortalité densité-dépendant (« crowding term »). A notre connaissance, aucune analyse mathématique du modèle de Turchin et Batzli n'a été menée (modèle III avec une réponse fonctionnelle de type Holling II dans Turchin and Batzli (2001)). De plus, nous rajoutons dans notre modèle un terme d'immigration relativement simple qui ne dépend que du ratio de la masse de feuilles présente sur la capacité limite du milieu.

Nous étudierons donc l'existence de l'unicité et la stabilité locale du modèle 7.1.

7.2.4 Valeurs des paramètres et estimations de leur étendue

Le taux de croissance intrinsèque de la masse foliaire diminue avec la température et donc avec l'altitude. Cependant, aucune donnée n'est disponible sur la valeur de ce paramètre à basse température. Nous supposons des valeurs médianes décroissantes avec l'altitude et testeront la sensibilité d'une étendue de sa valeur. La capacité de charge k de la masse foliaire est fixée à 250 g quelque soit l'altitude. Dans les modèles à équations différentielles avec retard, certains paramètres dépendent de la température journalière, nous ne pourrions donc tester la sensibilité des paramètres c , χ , δ et s (Tableau 7.1).

Tableau 7.1 – Valeurs moyennes (Moy.) et l'étendue (minimum et maximum) des paramètres pour les analyses de sensibilité globale réalisées avec les méthodes FME et FAST

Méthode	Paramètre ^{†,‡}	Altitude (m)					
		100		800		1300	
		Moy.	Min–Max	Moy.	Min–Max	Moy.	Min–Max
FME	$r^{\ddagger}$	0,07	0,06–0,08	0,04	0,03–0,05	0,02	0,01–0,03
	$k^{\ddagger}$	250	n.t.	250	n.t.	250	n.t.
	$c^{\ddagger}$	0,033	n.t.	0,021	n.t.	0,013	n.t.
	$d^{\ddagger}$	5	1–10	5	1–10	5	1–10
	$b^{\ddagger}$	0,05	0–0,1	0,05	0–0,1	0,05	0–0,1
	$\chi^{\ddagger}$	4,68	2–10	5,60	n.t.	1,48	n.t.
	$\delta^{\ddagger}$	0,02	n.t.	0,019	n.t.	0,025	n.t.
	$\Lambda^{\ddagger}$	5,0	0–10	10	0–20	0,5	0–1
	$s^{\ddagger}$	0,135	n.t.	0,023	n.t.	0,006	n.t.
	$q^{\ddagger}$	0,006	0–0,012	0,006	0–0,012	0,006	0–0,012
FAST	$r^{\ddagger}$	0,07	0,06–0,08	0,04	0,03–0,05	0,02	0,01–0,03
	$k^{\ddagger}$	250	240–260	250	240–260	250	240–260
	$c^{\ddagger}$	0,033	0,023–0,043	0,022	0,0134–0,0302	0,013	0,0024–0,0221
	$d^{\ddagger}$	5	1–10	5	1–10	5	1–10
	$b^{\ddagger}$	0,05	0–0,1	0,05	0–0,1	0,05	0–0,1
	$\chi^{\ddagger}$	4,68	2–10	5,6	5,5–5,7	1,48	-15–5,7
	$\delta^{\ddagger}$	0,02	0,018–0,02	0,0189	0,0175–0,022	0,025	0,018–0,035
	$\Lambda^{\ddagger}$	5,0	0–10	10	0–20	0,5	0–1
	$s^{\ddagger}$	0,135	0,13–0,14	0,0233	0,0041–0,0382	0,006	0–0,024
	$q^{\ddagger}$	0,006	0–0,012	0,006	0–0,012	0,006	0–0,012
	$\tau^{\ddagger}$	–	–	92	63–121	216	87–345

n.t. = non testé ; nous n'avons pas étudié une étendue de valeurs pour ce paramètre avec la méthode FME

[†] Le paramètre est fonction de la température, sa valeur moyenne et son étendue qui correspond à son minimum et à son maximum sont calculées à partir de la variation des températures quotidiennes sur une année

[‡] La valeur moyenne et l'étendue du paramètre ne sont pas connues et sont estimées du point de vue d'une vraisemblance biologique

7.2.5 Choix du modèle selon trois dynamiques de populations différentes

Nous avons vu précédemment que trois dynamiques très différentes du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* étaient observables à basse (100 m), moyenne (800 m) et haute altitude (1300 m). Afin de déterminer le modèle le plus approprié selon l'altitude où se situe le système biologique étudié, nous avons simulé la dynamique du couple selon les trois modèles 7.1, 7.2 et 7.3 à 100, 800 et 1300 m.

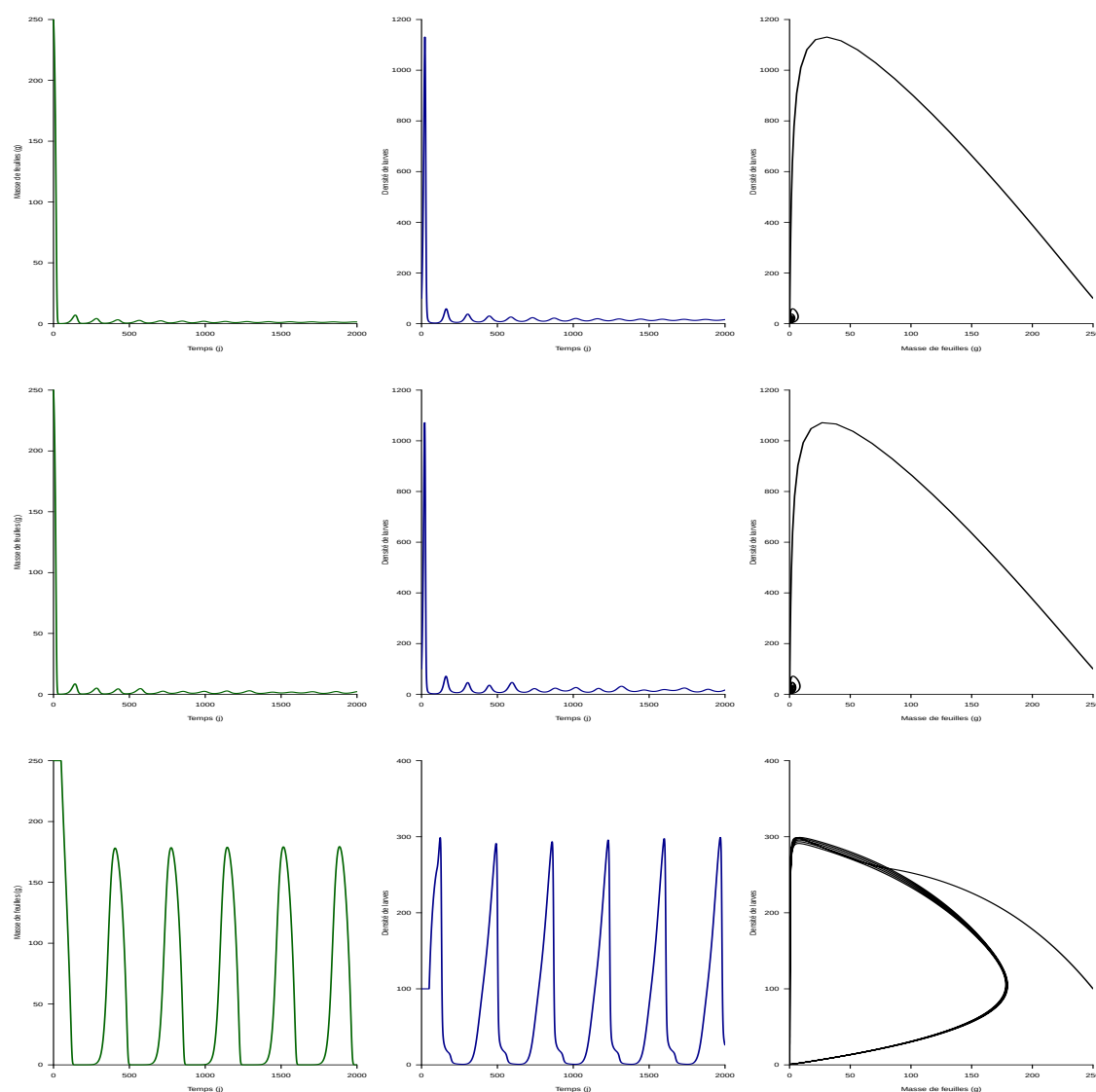


Figure 7.1 – Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 100 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1

La figure 7.1 montre que les modèles 7.1 et 7.2 sont plus cohérents à l'altitude de 100 m d'un point de vue biologique que le modèle 7.3 qui présente des phases de repousse de la plante trop longues avec des masses foliaires trop importantes. Nous remarquons également qu'à l'altitude de 100 m, la variabilité dans le temps des paramètres dépendants de la température n'affecte pas l'équilibre du modèle. Nous effectuerons pas la suite des analyses de sensibilité sur le modèle 7.1 pour cette altitude de 100 m.

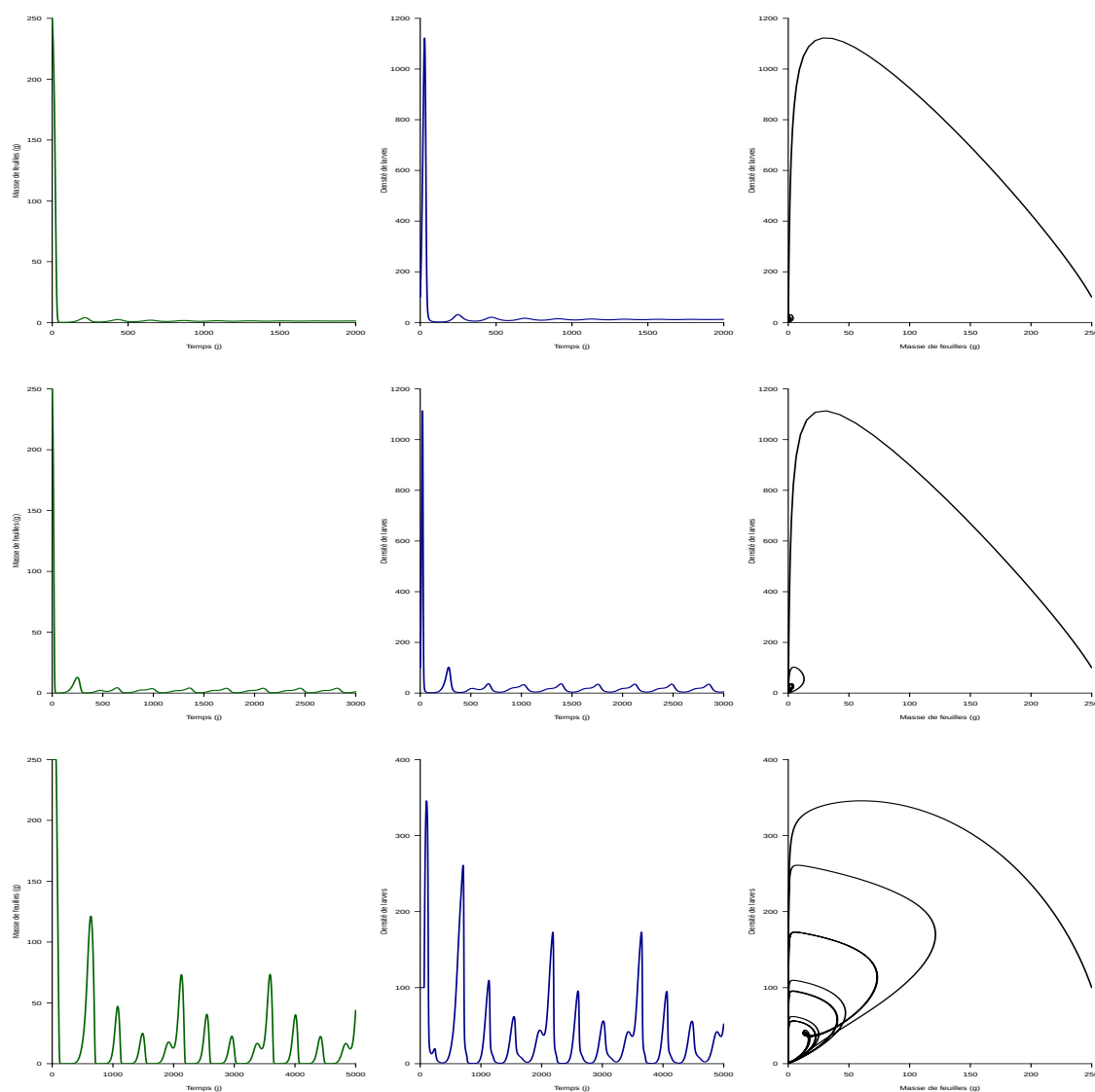


Figure 7.2 – Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 800 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1

La figure 7.2 montre que les modèles 7.1 et 7.2 sont moins bien adaptés pour décrire la

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

dynamique du système à 800 m que le modèle 7.3. Le modèle à retard 7.3 donne des résultats qualitativement plus réalistes dans la mesure où est pris en compte le temps de développement de nouvelles larves qui permet aux massifs de *R. alceifolius* de se régénérer. En effet, des pics relativement importants de repousses de la plante sont observés régulièrement à cette altitude. Nous remarquons que l'ajout de paramètres variables au cours du temps (modèle 7.2) dans le modèle 7.1 rend le modèle cyclique à 800 m d'altitude avec une période égale à un an. Nous effectuerons pas la suite des analyses de sensibilité sur le modèle 7.3 pour l'altitude de 800 m.

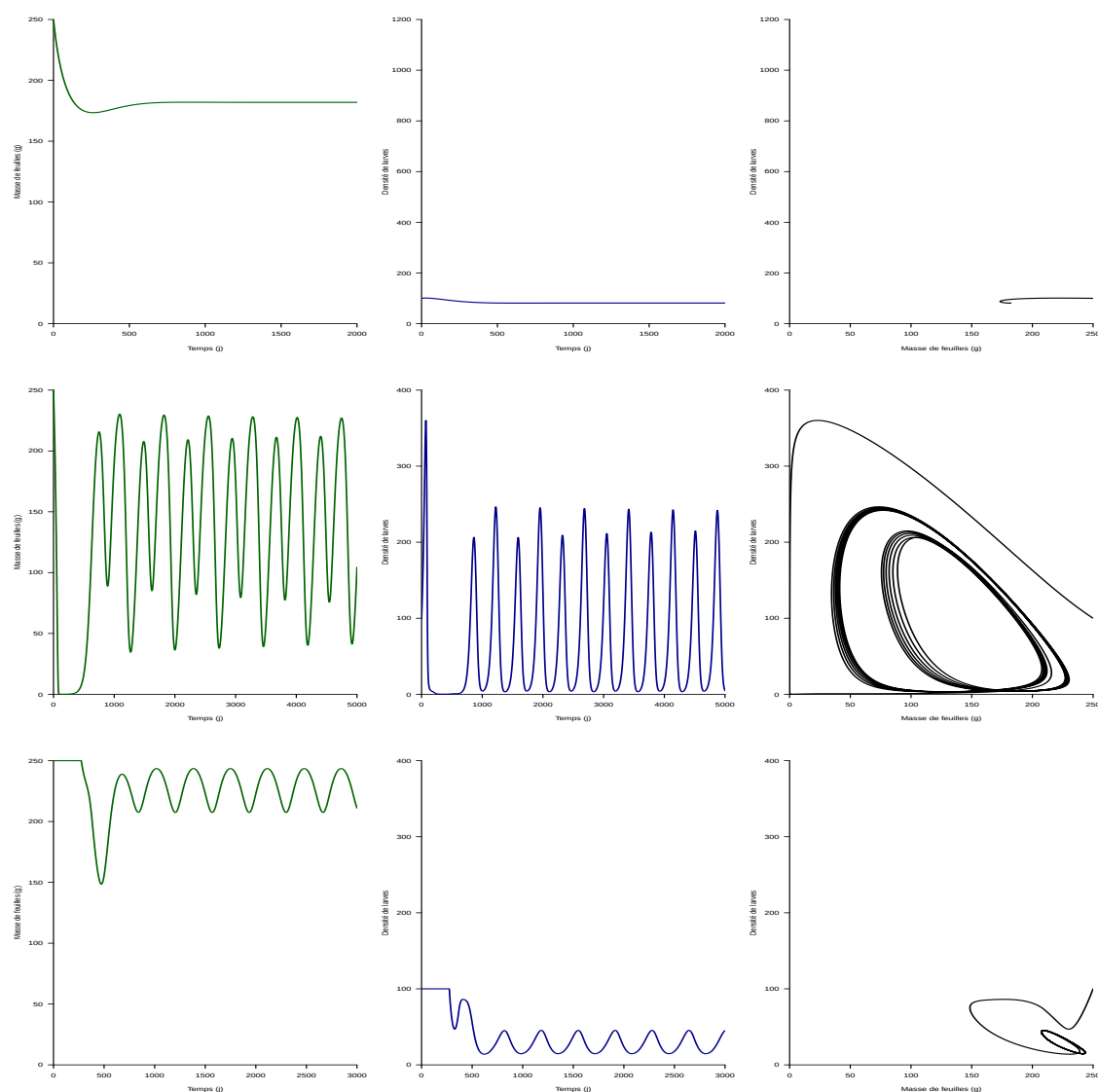


Figure 7.3 – Simulations de la masse de feuilles (ligne verte) et de la densité de larves (ligne bleue) à 1300 m d'altitude et diagramme de phase (ligne noire). De haut en bas, les simulations ont été effectuées avec les modèles 7.1, 7.2 et 7.3, respectivement. Les valeurs des paramètres constants sont disponibles dans le tableau 7.1

La figure 7.3 montre que les modèles 7.1 et 7.2 sont moins bien adaptés pour décrire la dynamique du système à 1300 m que le modèle 7.3 qui donne des résultats qualitativement plus réalistes comme pour l'altitude de 800 m. A cette altitude, la défoliation des massifs par les larves de *C. janthina* reste faible avec de faibles effectifs de l'insecte présents dessus. L'ajout d'une immigration est nécessaire pour que l'insecte se maintienne. Nous effectuerons pas la suite des analyses de sensibilité sur le modèle 7.3 pour l'altitude de 1300 m.

7.2.6 Analyses de sensibilité locale et globale

Analyses de sensibilité locale et globale avec la méthode FME

Le package FME (pour Flexible Modelling Environment) de R a été élaboré pour conduire des analyses de sensibilités locales et globales de systèmes dynamiques à équations différentielles ordinaires ou avec retard (Soetaert and Petzoldt, 2010). Il permet de calibrer des modèles sur des données et de réaliser des analyses de sensibilité et des simulations de Monte Carlo. Dans notre étude, nous avons utilisé quelques fonctions majeures de FME afin de déterminer la sensibilité du modèle aux paramètres :

- *sensFun* : estime la sensibilité locale des données de sortie du modèle en fonction des valeurs de ses paramètres, et fonctionne en mesurant le changement de la sortie du modèle en réponse à une petite variation d'un seul paramètre à la fois (simulation du modèle) (Brun et al., 2001; Soetaert and J, 2009) :

$$S_{ij} = \frac{\partial y_j}{\partial p_i} \cdot \frac{V_{p_i}}{V_{y_j}}$$

où S_{ij} est la sensibilité normalisée et sans dimension du paramètre i pour la variable j du modèle, y_j est la variable de sortie du modèle, p_i est un paramètre, V_{y_j} est la valeur de la variable y_j , et V_{p_i} est la valeur du paramètre p_i .

- *sensRange* : estime l'effet de l'incertitude d'un paramètre sur les sorties du modèle.
- *modCRL* : calcule les valeurs au temps t d'une variable du modèle en fonction de la variation des paramètres dont on cherche la sensibilité globale. Il mesure l'effet de chaque étendue d'un paramètre seul sur la valeur moyenne d'une variable en sortie de simulation (Soetaert and Petzoldt, 2010)

Nous avons estimé l'effet global de l'incertitude de certains paramètres (Tableau 7.1) sur une période de temps de 1000, 5000 et 2000 jours pour les altitudes de 100, 800 et 1300 m, respectivement. Cette opération a été effectuée à partir de 100 simulations du modèle en utilisant la fonction *sensRange*. A chaque simulation du modèle, les valeurs des variables B et L au temps t sont calculées à partir des paramètres fixes et non fixes qui prennent une valeur tirée aléatoirement selon une distribution uniforme dans l'intervalle de leur étendue.

Les sensibilités locales des paramètres non variables au cours du temps ont été estimées en utilisant la fonction *sensFun* à partir des valeurs initiales des paramètres et de la valeur

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

des variables B et L au temps t . A l'altitude de 100 m, la sensibilité locale a été estimée sur les paramètres ne dépendant pas de la température ou dont nous ignorons l'effet de la température sur leur valeur (r , k , d , b , Λ et q) à partir de simulations basées sur le modèle à température constante 7.1. A 800 et 1300 m, elle a été estimée sur les paramètres ne dépendant pas des températures quotidiennes ou dont l'étendue des valeurs est inconnue (k , d , Λ , r , b et q) (Tableau 7.1).

Des simulations de Monte Carlo ($n = 1000$) ont été réalisées en utilisant la fonction *modCRL* qui calcule la valeur au temps t (1000, 5000 et 2000 jours pour les altitudes de 100, 800 et 1300 m, respectivement) des variables B et L selon l'étendue des paramètres non fixés. La simulation pour l'altitude de 100 m a été réalisée avec le modèle à paramètres constants 7.1, à 800 et 1300 m avec le modèle 7.3 à paramètres température-dépendants et avec retard. Cette méthode permet de voir comment les incertitudes sur un paramètre se propage à la valeur finale d'une variable. Les fonctions *sensRange*, *sensFun* et *modCRL* ne prennent en compte que les paramètres constants au cours du temps. Pour chaque simulation, les valeurs initiales de la masse foliaire B et de la densité de larves L étaient de 250 et 100, respectivement.

Nous avons également conduit une analyse de sensibilité globale basée sur une autre méthode, le test de sensibilité d'amplitude de Fourier (FAST) développé par Saltelli et al. (1999), en utilisant la fonction *fast99* fournie par le package sensitivity de R (Pujol et al., 2012). L'application d'une analyse de sensibilité avec la méthode FAST nous permet de voir comment des variations des paramètres du modèle influencent la variance des variables en sortie en incluant des effets du premier ordre et des interactions pour chaque paramètre. Nous avons analysé la sensibilité globale avec la méthode FAST en fournissant des incertitudes sur tous les paramètres des modèles, modèle sans retard pour l'altitude de 100 m et avec un retard égal à τ à 800 et 1300 m d'altitude (Tableau 7.1). L'incertitude sur un paramètre dépendant de la température est donnée par sa valeur minimale et sa valeur maximale calculée au cours d'une année. Pour les paramètres ne dépendant pas de la température ou dont l'étendue des valeurs est inconnue, des valeurs minimales et maximales ont été attribuées selon une vraisemblance biologique. Les analyses de sensibilité globale basée sur la méthode FAST à partir de 250 simulations ont été effectuées à deux périodes caractéristiques de la dynamique du système, lors de la première défoliation et lors d'une phase de repousse de la plante aux trois altitudes testées.

7.3 Résultats et discussion

7.3.1 Analyse mathématique du modèle 7.1

Le système étudié (7.1) avec une réponse fonctionnelle de type Beddington-DeAngelis et des termes de migrations est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dB}{dt} = rB(1 - \frac{B}{k}) - \frac{cBL}{d + bL + B}, \\ \frac{dL}{dt} = \chi \frac{cBL}{d + bL + B} - \delta L + \Lambda \frac{B}{k} - sq \frac{L^2}{B}. \end{cases}$$

avec les conditions initiales $B(0) > 0$ et $L(0) > 0$ et les constantes $r, k, c, d, b, \chi, \delta, \Lambda, s, q$ sont les paramètres constants et positifs du modèle.

Pour simplifier le système, nous introduisons les changements de variables,

$$rt \rightarrow t, \quad \frac{B}{k} \rightarrow x, \quad \frac{cL}{rk} \rightarrow y$$

Le système précédent prend la forme nondimensionnelle suivante :

$$(1) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - x) - \frac{xy}{a + x + by} = F(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = c \frac{xy}{a + x + by} - dy - e \frac{y^2}{x} + fx = G(x, y), \end{cases}$$

avec :

$$a = \frac{d}{k}, \quad b = \frac{br}{c}, \quad c = \frac{\chi c}{r}, \quad d = \frac{\delta}{r}, \quad e = \frac{sq}{c}, \quad f = \frac{\Lambda c}{r^2 k}.$$

D'après le théorème de Cauchy-Lipschitz, quand $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$, le système (1) admet une unique solution dans $Int(\mathbb{R}_+^2)$, le quadrant strictement positif.

Permanence du système

Dans cette partie, nous allons montrer que le système (1) est permanent.

Définition 3. Un système est dit permanent s'il est uniformément persistant et dissipatif.

Définition 4. Un système $\dot{X} = F(X)$, avec $X = (x, y)$ est dit dissipatif s'il existe $M_i > 0$, tel que $\lim_{t \rightarrow \infty} X_i(t) \leq M_i$ pour $i = 1, 2$.

Définition 5. Un système $\dot{X} = F(X)$, avec $X = (x, y)$ est dit uniformément persistant si $\lim_{t \rightarrow \infty} X_i(t) \geq \epsilon_i > 0$ pour $i = 1, 2$.

Nous pouvons montrer que les solutions du système (1) sont bornées, c'est-à-dire que le système est dissipatif.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

On a

$$F(x, y) \leq x(1 - x) - \frac{x}{b} \leq x(1 - x)$$

d'où,

$$\frac{dx}{dt} \leq x(1 - x).$$

A l'aide d'un argument standard de comparaison, on a bien $\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1$. Ce qui veut dire qu'il existe un $T > 0$, tel que $x(t) < x_M$ pour $t > T$, avec $x_M > 1$.

De la deuxième équation du système (1), en utilisant la monotonie de la fonction $c \frac{xy}{a + x + by}$, on a :

$$G(x, y) \leq c \frac{x}{b} - dy + fx$$

d'où,

$$\frac{dy}{dt} \leq x_M \left(\frac{c}{b} + f \right) - dy.$$

ce qui entraîne que $y(t) \leq \max \left\{ y(0), \frac{x_M(c + bf)}{bd} \right\}$.

On peut donc déduire le résultat suivant :

Lemme 1. *Les solutions du système (1) sont toujours positives et bornées. D'autre part, il existe $T > 0$, tel que $0 < x(t) < x_M, 0 < y(t) < y_M$ pour $t \geq T$, avec $x_M > 1$ et $y_M > \max \left\{ y(0), \frac{x_M(c + bf)}{bd} \right\}$.*

Le système est donc bien dissipatif. Pour que le système (1) soit permanent, il faut en plus d'être dissipatif, qu'il soit uniformément persistant.

A partir de la première équation du système (1), si $b > 1$, on déduit que

$$\frac{dx}{dt} \geq x(1 - x) - \frac{x}{b} = x(1 - \frac{1}{b} - x),$$

d'où $\underline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq 1 - \frac{1}{b}$.

En posant $\underline{x} = 1 - \frac{1}{b}$, pour t suffisamment grand, on aura $x(t) \geq \underline{x}/2$, ce qui entraîne pour la seconde équation du système (1)

$$\frac{dy}{dt} \geq c \frac{xy}{a + x + by} - dy - e \frac{y^2}{x} \geq y \left(c \frac{\underline{x}}{2a + \underline{x} + 2by} - d - e \frac{2y}{\underline{x}} \right).$$

En posant $\underline{y}$ la racine positive de $c \frac{\underline{x}}{2a + \underline{x} + 2b} - d - e \frac{2y}{\underline{x}} = 0$, on a

$$\left(d + 2e \frac{y}{\underline{x}} \right) (2a + \underline{x} + 2b\underline{y}) - c\underline{x} = 0$$

$$\frac{4be}{x}y^2 + \left(2e\frac{2a+x}{x} + 2bd\right)y + (2da - cx + dx) = 0$$

L'équation précédente admet une racine positive si et seulement si, x vérifie $2da - cx + dx < 0$, soit $x > \frac{2da}{c-d}$ ou encore en remplaçant x par sa valeur, $(c-d)\left(1 - \frac{1}{b}\right) > 2ad$.

La racine positive de l'équation précédente est donc :

$$y = \frac{-\left(e\frac{2a+x}{x} + bd\right) + \sqrt{\left(e\frac{2a+x}{x} + bd\right)^2 + 4\frac{be}{x}(cx - dx - 2da)}}{4be}x.$$

On déduit que $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) \geq y$. D'où le théorème suivant :

Théorème 2. Si $b > 1$ et $(c-d)\left(1 - \frac{1}{b}\right) > 2ad$ alors le système (1) est permanent.

Étude des équilibres du système

Nous nous intéressons maintenant aux équilibres possibles du système (1). $(0, 0)$ est un équilibre possible mais en dehors du domaine de définition de notre système. Si $f = 0$, alors $(1, 0)$ est un équilibre (de bord) possible. Si $f \neq 0$, alors les équilibres positifs possibles sont solutions du système suivant :

$$(2) \begin{cases} (1-x) - \frac{y}{a+x+by} = 0, \\ c\frac{xy}{a+x+by} - dy - e\frac{y^2}{x} + fx = 0, \end{cases}$$

En substituant $\frac{y}{a+x+by}$ par $1-x$ dans la seconde équation, le système devient

$$(3) \begin{cases} (1-x)(a+x+by) - y = 0, \\ cx^2(1-x) - dxy - ey^2 + fx^2 = 0. \end{cases}$$

On peut noter qu'il s'agit de chercher les intersections d'une ellipse et d'une cubique. Il y a donc au plus 6 points d'intersections possibles. Le problème est de savoir si parmi ces intersections possibles il y en a dans l'intervalle $]0, 1[$.

De la première équation on déduit l'égalité

$$(1-x)(a+x) = y(1+b(x-1))$$

Etant donné que $0 < x < 1$, on a $0 < (1-x)(a+x)$. Cela entraîne nécessairement que x doit vérifier $x > 1 - \frac{1}{b} > 0$, avec $b > 1$. L'intervalle sur lequel chercher notre (ou nos) solution(s) est donc considérablement réduit.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

La seconde équation peut s'écrire :

$$cx^2(1-x) - dxy - ey^2 - e\left(\frac{d^2}{4e^2}x^2\right) + \left(\frac{d^2}{4e} + f\right)x^2 = x^2\left(\frac{d^2}{4e} + f + c(1-x)\right) - e\left(\frac{d}{2e}x + y\right)^2 = 0$$

En remplaçant y par $\frac{(1-x)(a+x)}{1+b(x-1)}$, nous obtenons

$$x^2\left(\frac{d^2}{4e} + f + c(1-x)\right)(1+b(x-1))^2 = e\left(\frac{d}{2e}x(1+b(x-1)) + (1-x)(a+x)\right)^2$$

C'est-à-dire,

$$P(x) = Q(x),$$

avec $P(x)$ un polynôme de degré 5 et $Q(x)$ un polynôme de degré 4.

On cherche $x^* \in]1 - 1/b, 1[$ solution de $P(x^*) - Q(x^*) = 0$.

On a $P(1) - Q(1) = f > 0$.

Comme $P(1 - \frac{1}{b}) = 0$ et $Q(1 - \frac{1}{b}) > 0$, alors $P(1 - \frac{1}{b}) - Q(1 - \frac{1}{b}) < 0$.

D'après le théorème des valeurs intermédiaires, nous en déduisons qu'il existe au moins un point x^* tel que $P(x^*) - Q(x^*) = 0$.

On peut alors déduire que

Proposition 1. *Le système (1) admet au moins un équilibre (x^*, y^*) , avec $y^* = \frac{(1-x^*)(a+x^*)}{1+b(x^*-1)} \in]1 - 1/b, 1[$.*

Etude de la stabilité de l'équilibre endémique (ou positif)

Nous étudions plus particulièrement la stabilité de l'équilibre obtenu dans la proposition 1.

En utilisant le fait que (x^*, y^*) vérifie

$$(1-x^*) - \frac{y^*}{a+x^*+by^*} = 0$$

la jacobienne J du système en (x^*, y^*) s'écrit

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -x^* + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} & -\frac{(a+x^*)x^*}{(a+x+by)^2} \\ c\frac{(a+by^*)y^*}{(a+x^*+by^*)^2} + f + e\left(\frac{y^*}{x^*}\right)^2 & \frac{cx^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} - d - 2e\frac{y^*}{x^*} \end{pmatrix}.$$

On sait que $x^* > 1 - \frac{1}{b}$. Pour que (x^*, y^*) soit stable, nous devons vérifier que $tr(J) < 0$ et

$\det(J) > 0$.

La trace de la jacobienne est

$$\text{tr}(J) = c \frac{x^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} - x^* - 2e \frac{y^*}{x^*} - d$$

Etudions plus particulièrement certains termes. On a

$$-x^* + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} = x^* \frac{y^* - (a+x^*+by^*)^2}{(a+x^*+by^*)^2}$$

En utilisant la relation $y^* = (1-x^*)(a+x^*+by^*)$, on déduit que

$$-x^* + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} = x^* \frac{(1-x^*) - (a+x^*+by^*)}{(a+x^*+by^*)}.$$

En utilisant le fait que

$$\frac{a+x^*}{a+x^*+by^*} < 1$$

on déduit

$$\frac{cx^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} \leq \frac{cx^*}{(a+x^*+by^*)}$$

D'où

$$\frac{cx^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} - d \leq \frac{cx^* - d(a+x^*+by^*)}{(a+x^*+by^*)} \leq \frac{cx^* - dx^*}{(a+x^*+by^*)}$$

On a

$$-x^* + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} + \frac{cx^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} - d \leq x^* \frac{(c-d+1-a)-2x^*}{(a+x^*+by^*)}$$

et donc si $(c-d+1-a)-2x^* \leq 0$, pour $x^* = 1 - \frac{1}{b}$, on a la relation suivante :

$$c + \frac{2}{b} \leq 1 + a + d$$

alors

$$\text{tr}(J) = c \frac{x^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} - x^* - 2e \frac{y^*}{x^*} - d \leq x^* \frac{(c-d+1-a)-2x^*}{(a+x^*+by^*)} - 2e \frac{y^*}{x^*} < 0.$$

Le déterminant de la jacobienne est

$$\det(J) = \left(-x^* + \frac{x^*y^*}{(a+x^*+by^*)^2} \right) \left(\frac{cx^*(a+x^*)}{(a+x^*+by^*)^2} - d - 2e \frac{y^*}{x^*} \right)$$

$$\begin{aligned}
 & + \left(c \frac{(a + by^*)y^*}{(a + x^* + by^*)^2} + f + e \left(\frac{y^*}{x^*} \right)^2 \right) \frac{(a + x^*)x^*}{(a + x + by)^2} \\
 \det(J) = & dx^* + 2ey^* - \frac{c(x^*)^2(a + x^*)}{(a + x^* + by^*)^2} - (dx^* + 2ey^*) \frac{y^*}{(a + x^* + by^*)^2} + f \frac{(a + x^*)x^*}{(a + x + by)^2} + \\
 & + \frac{e(a + x^*)y^*}{(a + x + by)^2} \frac{y^*}{x^*} + \frac{x^*y^*}{(a + x^* + by^*)^2} \frac{cx^*(a + x^*)}{(a + x^* + by^*)^2} \\
 & + \frac{cy(a + by^*)}{(a + x + by)^2} \frac{x^*(a + x^*)}{(a + x + by)^2}
 \end{aligned}$$

En utilisant la relation

$$\frac{y^*}{(a + x^* + by^*)} = (1 - x^*)$$

On a

$$(dx^* + 2ey^*) \left(1 - \frac{y^*}{(a + x^* + by^*)^2} \right) = (dx^* + 2ey^*) \left(1 - \frac{(1 - x^*)}{(a + x^* + by^*)} \right)$$

Comme $x^* > 1 - \frac{1}{b}$, on a

$$1 - x^* < 1 - \left(1 - \frac{1}{b} \right) = \frac{1}{b}$$

d'où

$$(dx^* + 2ey^*) \left(1 - \frac{(1 - x^*)}{(a + x^* + by^*)} \right) > (dx^* + 2ey^*) \left(1 + \frac{1}{b} \frac{1}{(a + x^* + by^*)} \right) > 0$$

et

$$-\frac{c(x^*)^2(a + x^*)}{(a + x^* + by^*)^2} + f \frac{(a + x^*)x^*}{(a + x^* + by^*)^2} = \frac{(f - cx^*)(a + x^*)x^*}{(a + x^* + by^*)^2} \geq 0,$$

si $\frac{f}{c} \geq x^*$.

On peut alors déduire que $\det(J) > 0$ et

Proposition 2. Si $b > 1$, $c + \frac{2}{b} \leq 1 + a + d$ et $\frac{f}{c} + \frac{1}{b} > 1$, alors l'équilibre (x^*, y^*) est Localement Asymptotiquement Stable (LAS).

Remarque 1. La proposition précédente donne juste une condition nécessaire. Il est clair que compte tenu des calculs complexes, tous les cas ne peuvent être explorés analytiquement. On aura donc recours aux calculs numériques pour vérifier si $\text{tr}(J) < 0$ et $\det(J) > 0$ à l'équilibre.

Enfin, on peut également montrer un résultat de stabilité asymptotique globale :

Théorème 3. On suppose (x^*, y^*) unique et LAS. Si $b > 1$, $d \leq 1$ et $d \leq c + fb$, alors (x^*, y^*) est également globalement asymptotiquement stable.

Preuve. On utilise le critère de Dulac ([Edelstein-Keshet, 1988](#)) avec la fonction

$$H(x, y) = \frac{a + x + by}{x^2 y^2}.$$

Il suffit de calculer

$$\frac{\partial}{\partial x}(HF) + \frac{\partial}{\partial y}(HG)$$

et de montrer qu'il est de signe constant sur l'orthant positif. On a

$$\frac{\partial}{\partial x}(HF) = \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{a + x + by}{x y^2} (1 - x) - \frac{1}{x y} \right) = -\frac{a + x^2 + (b - 1)y}{x^2 y^2}.$$

De même

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial y}(HG) &= \frac{\partial}{\partial y} \left(c \frac{1}{x y} - d \frac{a + x + by}{x^2 y} - e \frac{a + x + by}{x^3} + f \frac{a + x + by}{x y^2} \right) \\ &= -c \frac{1}{x y^2} - d \frac{b}{x^2 y} + d \frac{a + x + by}{x^2 y^2} - e \frac{b}{x^3} + f \frac{b}{x y^2} - 2f \frac{a + x + by}{x y^3} \\ &= -\frac{c x y + b d y^2 - d(a + x + by)y - f b x y + 2f(a + x + by)x}{x^2 y^3} - e \frac{b}{x^3} \\ &= -\frac{(c + f b - d) x y - d a y + 2f(a + x)x}{x^2 y^3} - e \frac{b}{x^3} \end{aligned}$$

Ainsi

$$\frac{\partial}{\partial x}(HF) + \frac{\partial}{\partial y}(HG) = -\frac{a(1 - d) + x^2 + (b - 1)y}{x^2 y^2} - \frac{(c + f b - d) x y + 2f(a + x)x}{x^2 y^3} - e \frac{b}{x^3}$$

Ainsi, il est clair que si $d \leq 1$, $b > 1$ et $d \leq c + f b$, alors $\frac{\partial}{\partial x}(HF) + \frac{\partial}{\partial y}(HG) < 0$ pour tout $(x, y) \in \mathbb{R}_+^{*,2}$. D'après le critère de Dulac, le système n'admet pas d'orbites périodiques fermées ([Edelstein-Keshet, 1988](#); [Hale and Koçak, 1991](#)). Autrement dit, il ne peut y avoir de trajectoires périodiques. Et donc le théorème de Poincaré-Bendixson nous permet de conclure que le système va converger vers (x^*, y^*) quelle que soit la condition initiale dans l'orthant positif.

Le modèle 7.1 bien que simple d'apparence présente des dynamiques plus ou moins complexes. Il est clair qu'en plus de l'équilibre positif, le système peut aussi présenter plusieurs cycles limites qu'il faudra étudier ultérieurement. Cette étude dépasse le cadre de cette thèse.

L'existence et l'unicité du modèle 7.2 se déduit également du théorème de Cauchy-Lipschitz en supposant que les paramètres dépendants du temps sont suffisamment réguliers. Comme dans la section précédente, en supposant que les paramètres dépendant du temps sont des fonctions positives et bornées, on peut déduire que la solution du système 7.2 est bornée, et positive, si les conditions initiales sont positives.

7.3.2 Un résultat d'existence et d'unicité pour le modèle 7.3

Les systèmes d'équations différentielles avec retard(s) variable(s) sont peu étudiés et peuvent poser, mathématiquement, de sérieuses difficultés. Il est néanmoins possible de montrer l'existence (et l'unicité) d'une solution à ce type de système. On suppose que $\tau : \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, h]$ est une fonction continue avec $h > 0$. On peut se placer dans le cadre général

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t), y(t - \tau(t))), \\ y(\theta) = \phi, \quad \forall \theta \in [-h, 0], \end{cases} \quad (1)$$

ou encore en posant $F(t, y_t) = f(t, y(t), y(t - \tau(t)))$ (voir par exemple [Hale \(1977\)](#)) :

$$\begin{cases} y'(t) = F(t, y_t), \quad t > 0 \\ y(\theta) = \phi, \quad \forall \theta \in [-h, 0], \end{cases} \quad (2)$$

avec $\phi \in \mathcal{C} = C^0([-h, 0], \mathbb{R}^2)$. Soit D un sous-ensemble de $\mathbb{R} \times \mathcal{C}$. Rappelons qu'une fonction y est appelée solution de (2) sur $[-h, A]$ s'il existe $A > 0$ telle que $y \in C([-h, A], \mathbb{R}^2)$, $(t, y_t) \in D$, et $y(t)$ satisfait (2) pour $t \in [0, A]$. On peut utiliser les théorèmes 2.1 ou 2.3 démontrés dans [Hale \(1977\)](#). On peut aussi montrer, de proche en proche que $A = +\infty$.

Notre système 7.3 se ramène à un problème de la forme du problème (2). Soit Ω un sous-ensemble ouvert de $\mathbb{R}_+ \times C^0([-h, +\infty[; \mathbb{R}_+^2])$. Alors, avec des hypothèses suffisantes de régularité sur ϕ , en particulier $\phi \in C^0([-h, 0], \mathbb{R}_+^2)$ et $F \in C(\Omega, \mathbb{R}^2)$, on a existence (locale) d'une solution au problème (7.3) (Théorème 2.1 dans [Hale \(1977\)](#)). Si de plus $F(t, \phi)$ est lipschitzienne par rapport à ϕ alors il y aura également unicité (Théorème 2.3 dans [Hale \(1977\)](#)).

D'autre part, on peut montrer que si la condition initiale est dans l'orthant positif, alors la solution de 7.3 reste dans l'orthant positif.

On suppose que $\phi \in C^0([-h, 0], \mathbb{R}_+^2)$, de sorte que $B(\theta) \geq 0$ et $L(\theta) \geq 0$ pour tout $\theta \in [-h, 0]$ avec $B(0) > 0$.

De la première équation dans 7.3, par intégration, on déduit la relation suivante pour tout $t > 0$:

$$B(t) = B(0) \exp \left(\int_0^t \left(r \left(1 - \frac{B(s)}{k} \right) - \frac{c(s)L(s)}{d + bL(s) + B(s)} \right) ds \right),$$

qui assure que si $B(0) > 0$, alors $B(t) > 0$ pour tout $t \geq 0$.

En posant $(B(t), L(t)) = (\phi_1(t), \phi_2(t))$ pour $t \in [-h, 0]$ avec $\phi_i \geq 0$ pour $i = 1, 2$, $\phi_1(0) > 0$, c, d, b, χ positifs, on déduit que

$$e^{-\tau(t)\delta(t)} \chi(t) \frac{c(t - \tau(t))B(t - \tau(t))L(t - \tau(t))}{d + bL(t - \tau(t)) + B(t - \tau(t))} \geq 0, \quad t \in [0, A].$$

D'autre part, étant donné que $B(t) > 0$, il existe $\varepsilon > 0$ tel que $B(t) > \varepsilon$, pour $t \in [0, A)$. On déduit

$$\frac{dL}{dt} \geq \Lambda \frac{B}{k} - \left(\delta(t) + s(t)q \frac{L}{B} \right) L \geq \Lambda \frac{\varepsilon}{k} - \left(\delta_{\max} + s_{\max}q \frac{L}{\varepsilon} \right) L$$

avec $\delta_{\max} = \max_{t \geq 0} \delta(t)$, and $s_{\max} = \max_{t \geq 0} s(t)$. A l'aide d'un critère de comparaison, on déduit que si $L(0) \geq 0$, alors $L(t) \geq 0$ pour tout $t \in [0, A)$. On poursuit le raisonnement de proche en proche....

Ainsi le système 7.3 est positivement stable si les conditions initiales sont positives ou nulles. Enfin, avec des arguments similaires à ceux de la section précédente, on peut montrer que B et L sont également bornés.

7.3.3 Analyses de sensibilité à 100 m

Sensibilité locale avec la méthode FME

Le résumé des statistiques des sensibilités locales normalisées et sans dimensions des 10 paramètres du modèle pour les deux variables B et L est présenté dans le tableau 7.2 en incluant pour chaque paramètre les normes L_1 et L_2 , la moyenne, le minimum et le maximum de la sensibilité $S_{i,j}$ où i est le paramètre et j la variable étudiée. Un paramètre avec une forte valeur absolue de sensibilité indique qu'il est relativement plus important ou sensible que les autres paramètres. Cependant, il convient de noter que les mesures de sensibilités dépendent des valeurs initiales des paramètres, de leur étendue et de l'intervalle de changement permis pour chaque paramètre. D'après le tableau 7.2, le classement des paramètres basé sur la valeur de L_1 indique que les paramètres r et c sont les paramètres le plus sensibles localement, suivi de χ . Les sensibilités locales des autres paramètres sont plus faibles en comparaison de ces trois paramètres.

Sensibilité globale avec la méthode FME

La figure 7.4 présente l'effet de la sensibilité globale des deux paramètres les plus sensibles localement r et χ sur la variations de la masse foliaire et de la densité de larves au cours du temps à l'altitude de 100 m pour le modèle 7.1 à paramètres constants. L'équilibre final du système est stable. Nous voyons que le modèle n'est sensible globalement au paramètre r lors de la première défoliation et son influence reste relativement faible. Le modèle est très sensible à la valeur de b (compétition entre les larves) lorsque le massif est entièrement défolié. Le paramètre d a surtout une influence sur l'équilibre entre la masse foliaire et la densité de larves. Une valeur faible de d tend à réduire l'amplitude des oscillations de la masse foliaire et de la densité de larves. Le paramètre q joue sur l'amortissement des oscillations, plus la valeur de q augmente, plus les oscillations sont importantes. Une valeur nulle de q qui correspond à l'absence d'émigration induit une approche rapide de l'équilibre. Le modèle n'est quasiment

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

Tableau 7.2 – Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle à paramètres constants 7.1 à 100 m d'altitude

Paramètre	L_1^a	L_2^a	Moyenne	Minimum	Maximum	Rang
Masse de feuilles						
r	8,84	0,346	2,11	-21,84	33,93	1
c	8,60	0,998	-6,75	-330,55	3,65	2
χ	6,71	0,552	-4,27	-177,70	4,90	3
k	2,92	0,483	2,60	-0,53	132,42	4
s	2,17	0,085	0,21	-6,67	3,68	5
q	2,17	0,085	0,21	-6,67	3,68	6
b	2,11	0,155	0,49	-3,86	52,31	7
δ	1,87	0,105	1,70	-0,82	25,55	8
d	1,54	0,063	1,54	0,00	8,41	9
Λ	0,81	0,074	-0,60	-22,87	0,42	10
Densité de larves						
c	86,2	10,89	-43,68	-4398	1269	1
r	78,5	3,25	27,63	-149	493	2
χ	66,6	6,01	-0,16	-1787	1504	3
b	24,7	2,99	10,14	-169	1277	4
s	20,6	0,95	-1,78	-241	36	5
q	20,6	0,95	-1,78	-241	36	6
k	16,2	2,81	11,19	-50	1080	7
d	16,1	0,67	15,51	-31	162	8
δ	13,2	0,94	2,52	-236	237	9
Λ	7,4	0,69	-0,68	-225	145	10

^a $L_1 = \sum |S_{i,j}|/n$ et $L_2 = \sqrt{\sum S_{i,j}^2/n}$ où $S_{i,j}$ est la sensibilité du paramètre i pour la variable j du modèle.

^b Le classement de la sensibilité du paramètre est basé sur L_1 .

pas sensible au paramètre d'immigration Λ bien que nous ayons testé une gamme de valeurs relativement élevée (entre 0 et 10).

La sensibilité globale de la combinaison des paramètres testés (r , b , d , q et Λ) à 100 m d'altitude s'exprime surtout sur l'intensité de la diminution de la densité de larves lorsque la ressource foliaire devient quasiment nulle (Figure 7.5).

Sensibilité globale avec la méthode FAST

L'analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST des paramètres et de leurs interactions sur B et L à l'altitude de 100 m à deux dates distinctes est présentée dans la figure 7.6. Quelque soit le temps auquel la sensibilité globale est mesurée, il ressort que le paramètre k a le plus d'influence sur B , suivi à moindre degré par les paramètres s , b et c . Le paramètre le plus sensible dans la dynamique des larves est s . Les autres paramètres sont significativement moins influents.

7.3. Résultats et discussion

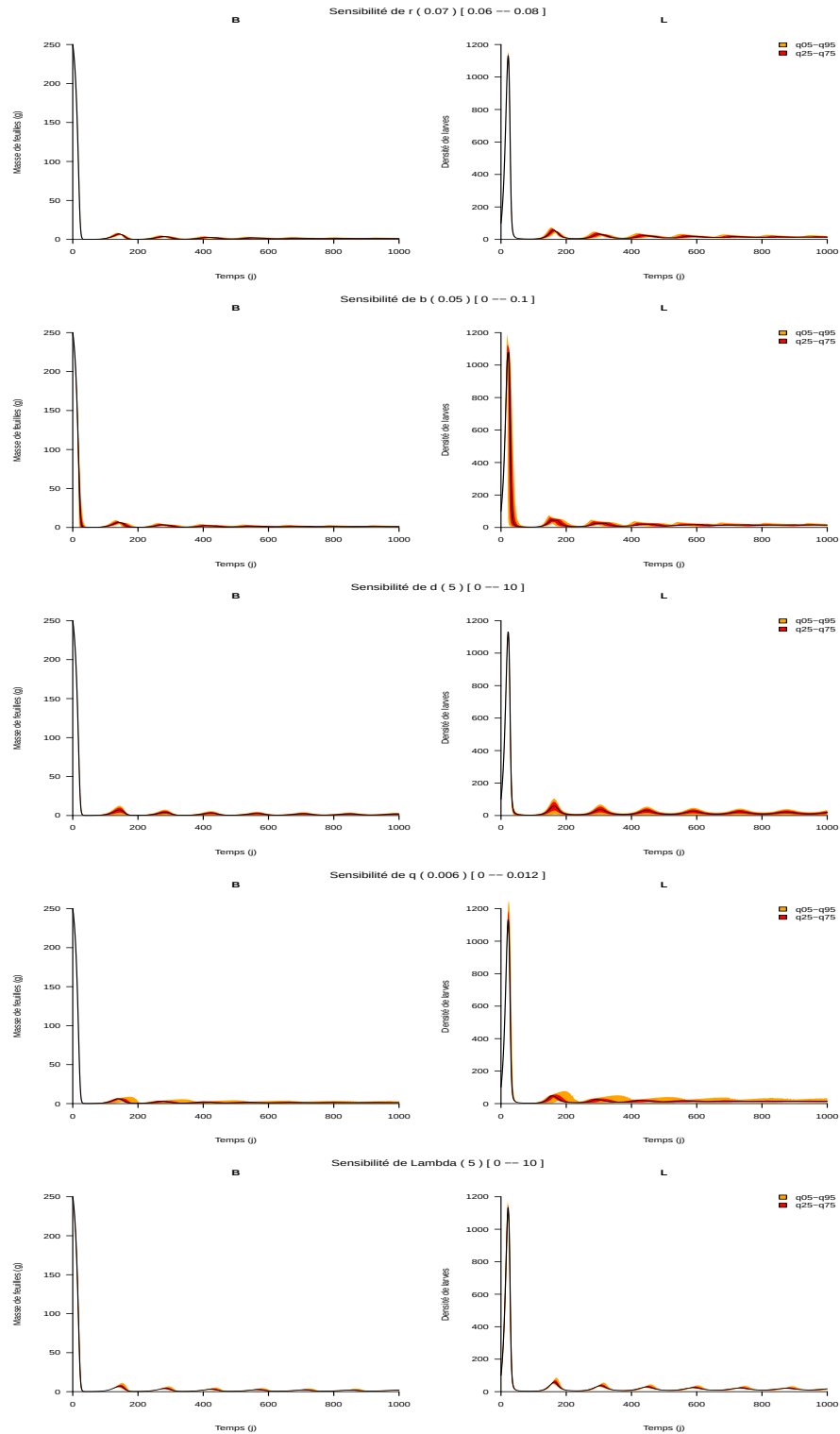


Figure 7.4 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , χ , q et Λ pour 100 simulations sur une durée de 1000 jours à l'altitude de 100 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées, respectivement. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

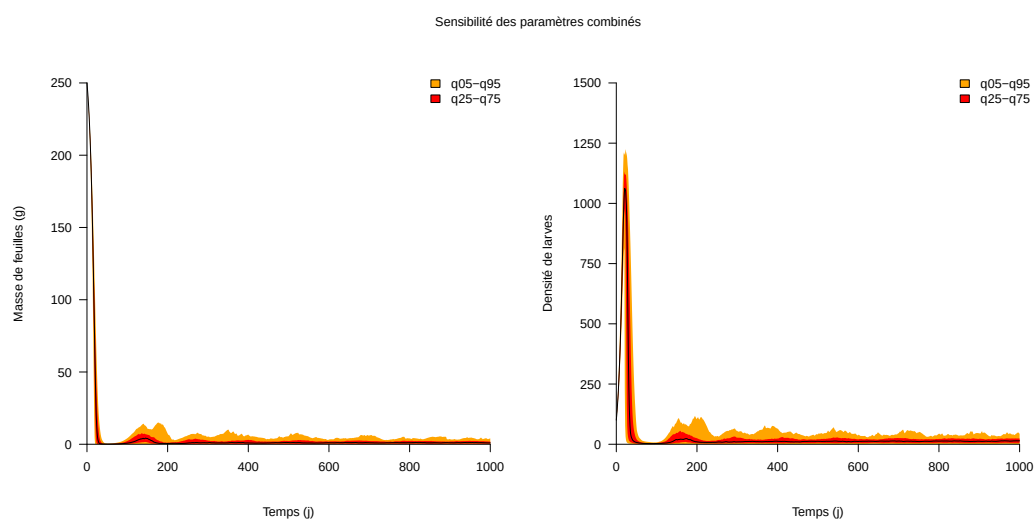


Figure 7.5 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 1000 jours à l'altitude de 100 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l'intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

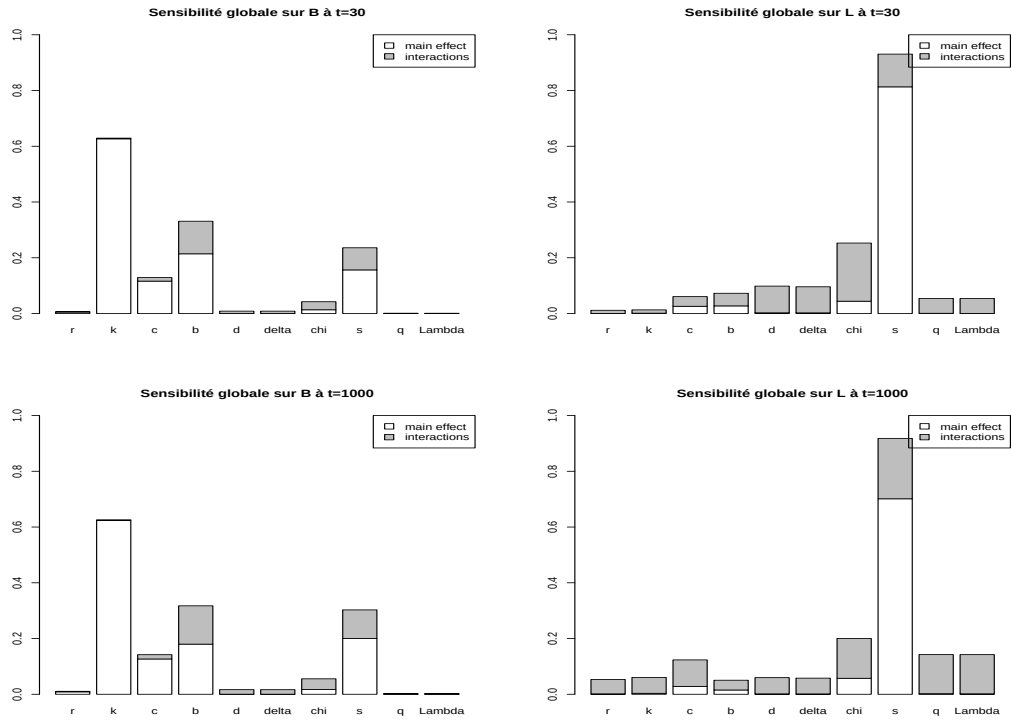


Figure 7.6 – Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 100 m à $t = 30$ et $t = 1000$. La sensibilité des dix paramètres du modèle est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié.

7.3.4 Analyses de sensibilité à 800 m

Sensibilité locale avec la méthode FME

Le résumé des statistiques des sensibilités locales normalisées et sans dimensions des 6 paramètres du modèle ne dépendant pas de la température pour les deux variables B et L est présenté dans le tableau 7.3. Le classement des paramètres basé sur la valeur de L_1 indique que k est le paramètre le plus sensible, suivi de d et Λ dans le même ordre de magnitude. Les sensibilités des autres paramètres (r , b et q) sont bien plus faibles en comparaison de ces trois paramètres.

Tableau 7.3 – Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle 7.3 à 800 m d'altitude

Paramètre	L_1^a	L_2^a	Moyenne	Minimum	Maximum	Rang ^b
Masse de feuilles						
k	230,99	5,633	1,57	-2667,4	908	1
d	191,51	5,943	-13,86	-5560,9	1584	2
Λ	110,45	2,691	-14,64	-1408,8	1415	3
r	12,96	0,296	0,77	-137,5	28	4
b	4,95	0,109	0,72	-42,6	40	5
q	0,95	0,025	0,26	-5,7	18	6
Densité de larves						
k	170,5	3,556	10,11	-923,5	1052	1
d	146,6	3,741	-20,76	-2323,3	1055	2
Λ	95,4	2,152	-14,77	-786,5	1398	3
r	8,8	0,162	2,08	-55,8	25	4
b	4,1	0,088	1,50	-22,3	41	5
q	0,8	0,019	0,14	-3,7	11	6

^a $L_1 = \sum |S_{i,j}|/n$ et $L_2 = \sqrt{\sum S_{i,j}^2/n}$ où $S_{i,j}$ est la sensibilité du paramètre i pour la variable j du modèle.

^b Le classement de la sensibilité du paramètre est basé sur L_1 .

Sensibilité globale avec la méthode FME

La figure 7.7 présente l'effet de la sensibilité globale des paramètres les plus sensibles localement d et Λ sur la variation de la masse foliaire et de la densité de larves au cours du temps à l'altitude de 800 m pour le modèle 7.3. Nous n'avons pas exploré la sensibilité globale de k étant donné que sa valeur et son étendue sont bien connues. La dynamique du système est cyclique. Nous voyons que le modèle est sensible à la valeur de la constante de demi-saturation d dans les phases de repousse de la plante suivies par des pullulations de la tenthrède. Nous observons une cyclicité des pics de pullulations avec une alternance de fortes pullulations de l'insecte tous les 4 ans environ et des pullulations intermédiaires tous les 1,5 ans environ. Le modèle est également sensible à la valeur du taux d'immigration de tenthrèdes. La faible immigration lors d'une forte défoliation permet une repousse plus rapide et plus importante

de masse foliaire (pics rouges sur le graphique de sensibilité de B) et par conséquent une arrivée plus importante d'insectes. Les paramètres b et q sont globalement peu sensibles mais jouent surtout sur la densité des larves et la masse foliaire au niveau des pics apparaissant tous les 4 ans (non figuré ici). Le paramètre r est sensible notamment lors des phase de recroissance de la plante (non figuré ici).

La sensibilité globale de la combinaison des paramètres testés (r , b , d , q et Λ) à 800 m d'altitude s'exprime surtout sur la densité maximale de larves et de masse foliaire atteintes au cours des pullulations successives (Figure 7.11).

Sensibilité globale avec la méthode FAST

L'analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST des paramètres et de leurs interactions sur B et L à l'altitude de 800 m à deux dates distinctes est présentée dans la figure 7.9. Il ressort que le paramètre c a le plus d'influence sur B lors de la première défoliation par les larves introduites, suivi de Λ et τ . Le paramètre Λ est le plus influent sur la densité de larves à cette période. Lors de la phase de repousse de la plante, le modèle est plus sensible aux interactions entre les paramètres. On constate, à la fois pour B et L , que les différents paramètres sont plus ou moins en interactions les uns avec les autres. Seuls k et χ n'ont pas d'influence sur B . De même, s et q n'ont quasiment aucun effet à la fois sur B et sur L .

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

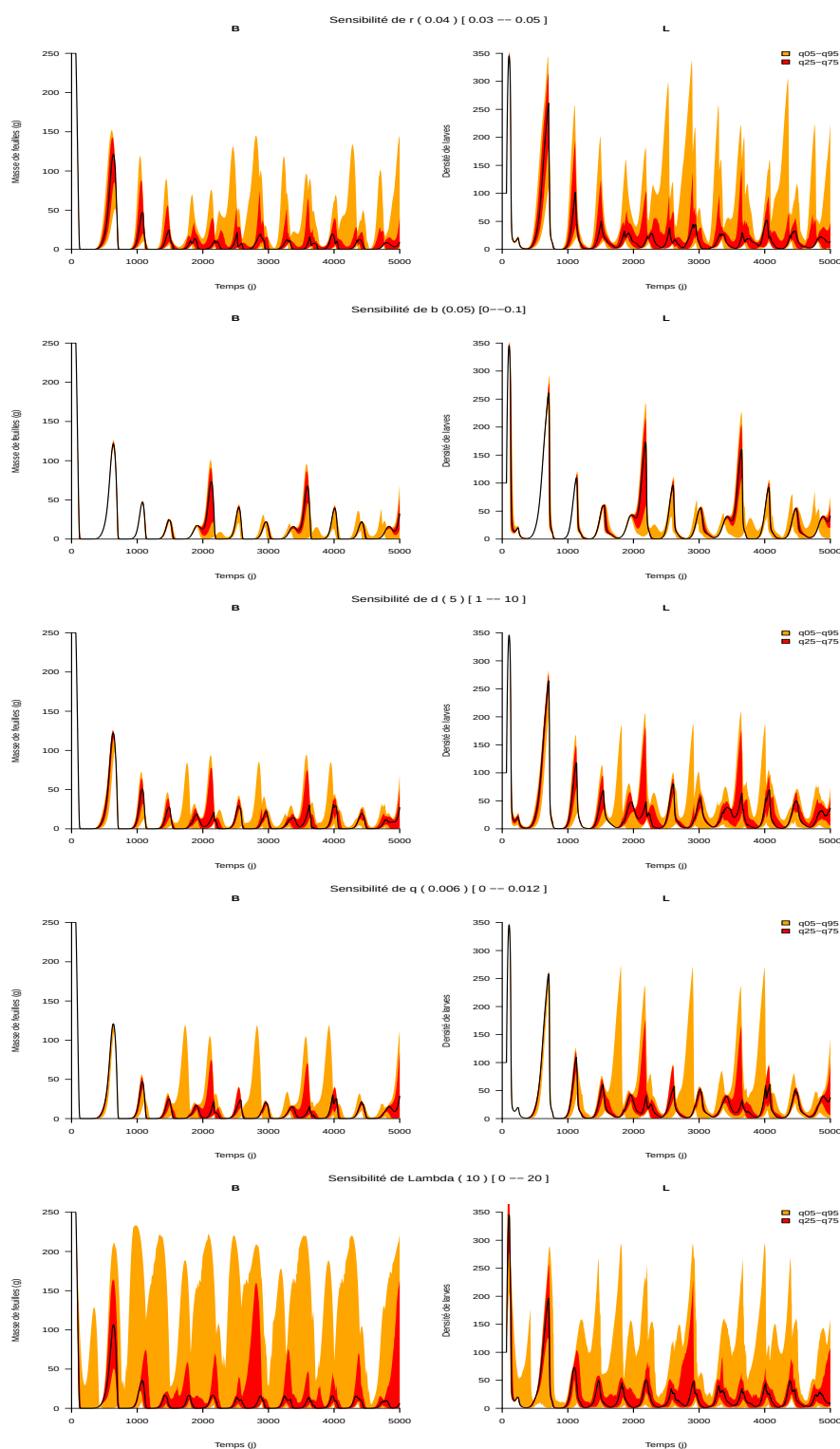


Figure 7.7 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , q et Λ pour 1000 simulations sur une durée de 5000 jours à l'altitude de 800 m avec le modèle 7.3. La plage orange représente la réponse du modèle à chaque pas de temps entre les quantiles 5 et 95, tandis que la plage rouge représente la réponse du modèle entre les quantiles 25 et 75. La ligne noire représente la médiane de la réponse du modèle. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

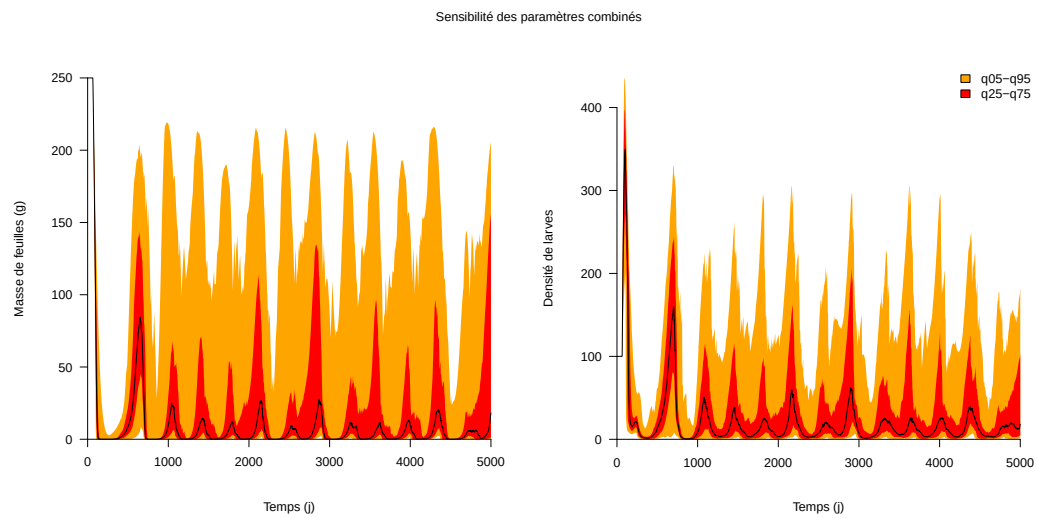


Figure 7.8 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 5000 jours à l’altitude de 800 m. Les plages orange et rouge représentent respectivement l’intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l’étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

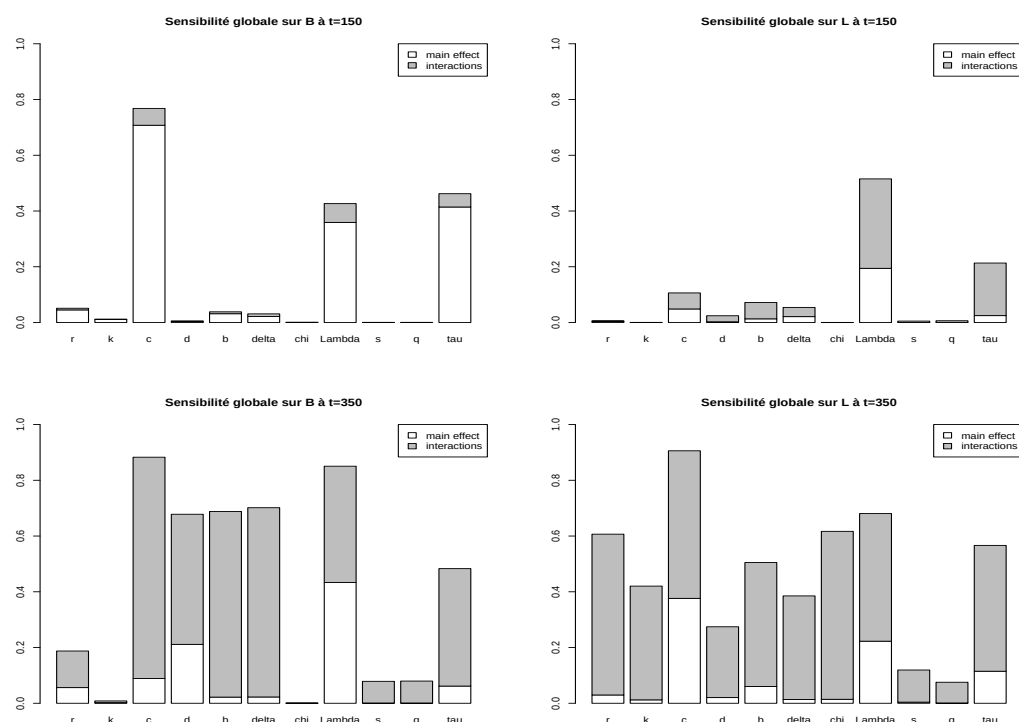


Figure 7.9 – Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 800 m à $t = 150$ et $t = 350$. La sensibilité de tous les paramètres du modèle 7.1 est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié.

7.3.5 Analyses de sensibilité à 1300 m

Sensibilité locale avec la méthode FME

Le résumé des statistiques des sensibilités normalisées et sans dimensions des 6 paramètres du modèle ne dépendant pas de la température pour les deux variables B et L est présenté dans le tableau 7.4. Le classement des paramètres basé sur la valeur de L_1 indique que Λ est le paramètre qui a l'effet le plus sensible sur la masse foliaire mais surtout sur la densité de larves, suivi de r et k . Les sensibilités des autres paramètres (d , b et q) sont bien plus faibles en comparaison de ces trois paramètres.

Tableau 7.4 – Résumé des statistiques des sensibilités locales des paramètres pour le modèle à 1300 m d'altitude

Paramètre	L_1^a	L_2^a	Moyenne	Minimum	Maximum	Rang
Masse de feuilles						
Λ	6,7692	0,45128	-6,7186	-84,73	4,633	1
k	0,9770	0,02399	0,9880	0,00	1,859	2
r	0,1304	0,00435	0,1304	0,00	0,676	3
q	0,0298	0,00201	-0,0293	-0,38	0,072	4
d	0,0053	0,00021	0,0053	0,00	0,039	5
b	0,0031	0,00016	0,0031	0,00	0,030	6
Densité de larves						
Λ	8,6522	0,74	5,73953	-22	320	1
r	0,0996	0,0029	0,09956	-0,000026	0,41	2
k	0,052	0,0026	0,07413	-0,27	0,34	3
q	0,0394	0,0035	0,02591	-0,12	1,6	4
d	0,0039	0,00012	-0,00227	-0,014	0,012	5
b	0,0017	0,000071	-0,00039	-0,011	0,0087	6

^a $L_1 = \sum |S_{i,j}|/n$ et $L_2 = \sqrt{\sum S_{i,j}^2/n}$ où $S_{i,j}$ est la sensibilité du paramètre i pour la variable j du modèle.

^b Le classement de la sensibilité du paramètre est basé sur L_1 .

Sensibilité globale avec la méthode FME

La figure 7.10 présente l'effet de la sensibilité des paramètres les plus sensibles localement d et Λ sur les variations de la masse foliaire et de la densité de larves au cours du temps à l'altitude de 1300 m pour le modèle 7.3. La dynamique du système est cyclique, du fait de l'introduction des termes de migrations, avec une période de cycle de 1 an. Nous voyons que le modèle est très sensible à la valeur du taux d'immigration Λ , bien que sa valeur maximale testée ne soit que de 0,5 en comparaison de la valeur 20 à l'altitude de 800 m. Ainsi, même un très faible taux d'immigration de l'insecte égale à 1 permet une forte défoliation dans la première génération puis maintient une défoliation faible comprise entre 64 et 92% de la capacité maximale de charge k . De plus, les variations de la masse foliaire sont très sensibles au taux de croissance de la plante qui favorise un retour à la capacité de charge lorsque sa

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

valeur augmente. Les paramètres b et d (non figurés ici) ne sont sensibles faiblement qu'à la fin d'épisodes de défoliation. Le paramètre q (non figuré ici) n'est pas sensible globalement à 1300 m d'altitude, ce qui s'explique par le fait qu'il n'y a pas d'émigration d'insectes étant donné que la ressource est toujours présente au cours du temps.

La sensibilité globale de la combinaison des paramètres testés (r , b , d , q et Λ) à 1300 m d'altitude s'exprime sur l'amplitude des masses foliaires et des densités larvaires mais pas sur la durée de la période d'un cycle (Figure 7.11).

Sensibilité globale avec la méthode FAST

L'analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST des paramètres et de leurs interactions sur B et L à l'altitude de 1300 m à deux dates distinctes est présentée dans la figure 7.12. Les interactions entre les paramètres sont fortes durant la première phase de défoliation, notamment les paramètres relatifs à la fécondité et aux migrations (χ , Λ , s , q et τ). Les paramètres du dénominateur de la réponse fonctionnelle n'ont pas d'influence à la fois sur B et sur L . Lors de la phase de retour à la capacité du milieu k , les paramètres qui gouvernent la croissance de la plante r et k sont les plus influents sur B , suivis du taux de mortalité δ et du taux de migration Λ . Concernant la dynamique des larves, le paramètre Λ ressort comme dominant devant tous les autres paramètres.

7.3.6 Simulations de Monte-Carlo

Afin de mesurer l'effet de la variation des paramètres inconnus (r , b , d , Λ et q) sur les valeurs de B et L au bout d'un certain temps (1000, 5000 et 2000 jours à 100, 800 et 1300 m, respectivement), nous avons réalisé des simulations dites de Monte-Carlo. Chacune des 1000 simulations est réalisée avec une combinaison différentes de valeurs de ces paramètres prises dans l'intervalle de leur étendue. Comme le montre les figures présentées en Annexes, les simulations de Monte-Carlo sont présentées sous forme de graphique par paires, montrant la relation par paire entre les paramètres et les variables avec la matrice de dispersion en haut du graphique, les coefficients de corrélation en bas du graphique et les distributions de fréquences marginales pour chaque paramètre et chaque variable sur la diagonale (les coefficients de corrélation correspondent aux graphiques « en regard » par rapport à la diagonale). Le tableau 7.5 présente un résumé des coefficients de corrélations calculés entre les paramètres et les deux variables B et L à chacune des trois altitudes, les valeurs correspondent aux deux dernières lignes des figures présentées en Annexe.

A l'altitude de 100 m, la figure 8.1 illustre que les paramètres du modèle ne sont pas corrélés entre eux ($-0,052 < Cor(x, y) < 0,032$, où x, y est une combinaison de deux paramètres du modèle). Le paramètre d , la constante de demi-saturation, est corrélée positivement avec

Tableau 7.5 – Résumé des coefficients de corrélation obtenus avec les simulations de Monte-Carlo entre les valeurs des paramètres et les valeurs des deux variables B et L au bout de 1000, 5000 et 2000 jours à 100, 800 et 1300 m d'altitude, respectivement.

Paramètre	Coefficients de corrélation		
	100 m	800 m	1300 m
Masse de feuilles B			
r	0,11	0,21	0,5
b	-0,018	0,03	0,051
d	0,51	0,094	0,071
Λ	-0,17	-0,44	-0,81
q	0,01	0,062	-0,0088
Densité de larves L			
r	0,11	0,19	0,1
b	0,099	0,096	-0,027
d	0,59	0,21	-0,034
Λ	-0,023	-0,25	0,98
q	-0,055	0,027	0,01

la densité de larves (0,59) et la masse foliaire (0,51) finales. En effet, une augmentation de la valeur de d diminue le taux de consommation des larves permettant une repousse foliaire profitable de nouveau aux larves présentes.

La figure 8.2 présente les résultats de 1000 simulations de Monte Carlo du modèle 7.3 à l'altitude de 800 m au bout de 5000 jours. Tous les paramètres ne sont pas corrélés entre eux ($-0,017 < Cor(x, y) < 0,079$, où $Cor(x, y)$ est la corrélation entre une combinaison de deux paramètres du modèle). Le paramètre Λ est corrélé négativement avec la masse foliaire finale, ce qui s'explique par le fait qu'une augmentation de Λ favorise l'immigration de nouvelles larves et donc une consommation plus importante. Nous remarquons que le paramètre Λ est corrélé également négativement avec la densité de larves (-0,25), or a priori la relation devrait être positive. Une explication serait que l'étendue des valeurs de Λ testée est trop importante avec des taux d'immigration trop élevés d'un point de vue biologique. Ce résultat confirme la sensibilité globale de Λ étudiée avec la méthode FAST (Figure 7.9)

La figure 8.3 présente les résultats de 1000 simulations de Monte Carlo du modèle 7.3 à l'altitude de 1300 m au bout de 2000 jours. Tous les paramètres ne sont pas corrélés entre eux ($-0,045 < Cor(x, y) < 0,017$, où $Cor(x, y)$ est la corrélation entre une combinaison de deux paramètres du modèle). Le paramètre Λ est corrélé négativement avec la masse foliaire finale (-0,81), ce qui correspond au même phénomène qu'à 800 m, tandis qu'il est très fortement corrélé positivement avec la densité de larves finale (0,98), bien que nous ayons pris une valeur de Λ très faible inférieure à 1. En effet, à cette altitude, la fécondité n'est pas suffisante pour maintenir une population stable et pérenne de l'insecte, seule une arrivée de nouvelles tenthrèdes permet ce maintien. Bien que les simulations de Monte-Carlo ne sont pas des analyses de sensibilité globale, ce résultat est accord avec l'analyse de sensibilité globale

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

opérée avec la méthode FAST qui révèle que le paramètre d'immigration Λ est le paramètre le plus sensible à l'équilibre à 1300 m (Figure 7.12). Par ailleurs, le paramètre r est corrélé positivement avec la masse foliaire (0,5). Plus le taux de croissance de la plante est élevé, plus elle atteint k rapidement.

Nous avons présenté les résultats du tableau 7.5 par altitude. Nous pouvons également voir l'évolution des coefficients de corrélations en fonction de l'altitude pour chaque paramètre. La corrélation entre le taux de croissance de la masse foliaire et la masse foliaire augmente de manière positive selon les trois altitudes testées.

Nous voyons donc que la masse foliaire à l'équilibre dépend fortement de la valeur de son taux de croissance. Etant donné que nous ne connaissons pas l'influence de l'altitude et des températures sur r , des mesures précises de ce taux sont requises aux altitudes au-delà de la limite altitudinale de développement de *C. janthina*.

Au vue des valeurs proches de 0 des coefficients de corrélations du paramètre b , qui correspond à la compétition entre les larves, nous en déduisons que b n'a pas d'influence à la fois sur la masse foliaire et la densité de larve à l'équilibre. Cette absence d'effet quelque soit l'altitude pourrait s'expliquer par sa faible valeur en comparaison de d . Il s'agit d'un paramètre qui pourrait donc ne pas être pris en compte dans nos modèles.

Le paramètre d est corrélé fortement uniquement à basse altitude (ici à 100 m) avec la masse foliaire et la densité de larves. A plus haute altitude, ce paramètre n'a plus d'effet sur la valeur des deux variables à l'équilibre comme le montre les coefficients de corrélations proches de 0. D'un point de vue biologique, d est la quantité de masse foliaire (en l'absence de compétition entre les larves) où le taux de consommation des larves est divisé par deux. A basse altitude, du fait d'une forte défoliation, ce paramètre joue fortement sur la réponse fonctionnelle. Aux altitudes où l'insecte n'est pas capable de défolier de manière significative un massif de *R. alceifolius*, la valeur de ce paramètre devient négligeable devant la valeur de masse foliaire et n'a donc pas d'effet sur le taux de consommation.

La masse foliaire à l'équilibre est corrélée négativement avec la valeur du taux d'immigration. Ce taux de corrélation augmente avec l'altitude ce qui confirme qu'une immigration, bien que faible à 1300 m (< 1 larve/jour), contribue fortement à la diminution de la masse foliaire de *R. alceifolius*. A l'inverse, nous voyons que l'immigration est nécessaire à 1300 m pour maintenir une population de larves de *C. janthina*. Cependant, l'immigration a un impact négatif sur la densité de larves à l'altitude de 800 m. Nous supposons que les valeurs testées pour ce paramètre à cette altitude sont sans doute trop élevées. Une mesure précise du taux d'immigration de *C. janthina* à 800 m d'altitude, ou aux altitudes proches, est requise pour affiner l'étendue de ses valeurs.

Quelque soit l'altitude, le paramètre q ne semble pas avoir d'influence sur l'équilibre du système étant donné que les coefficients de corrélation sont tous proches de 0 quelque soit l'altitude. En effet, nous avons vu précédemment que ce terme est impliqué dans l'émigra-

tion en l'absence de ressource alimentaire ou de surpopulation larvaire. Il n'a donc qu'une influence sporadique au cours du temps en diminuant la compétition intraspécifique de *C. janthina*.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

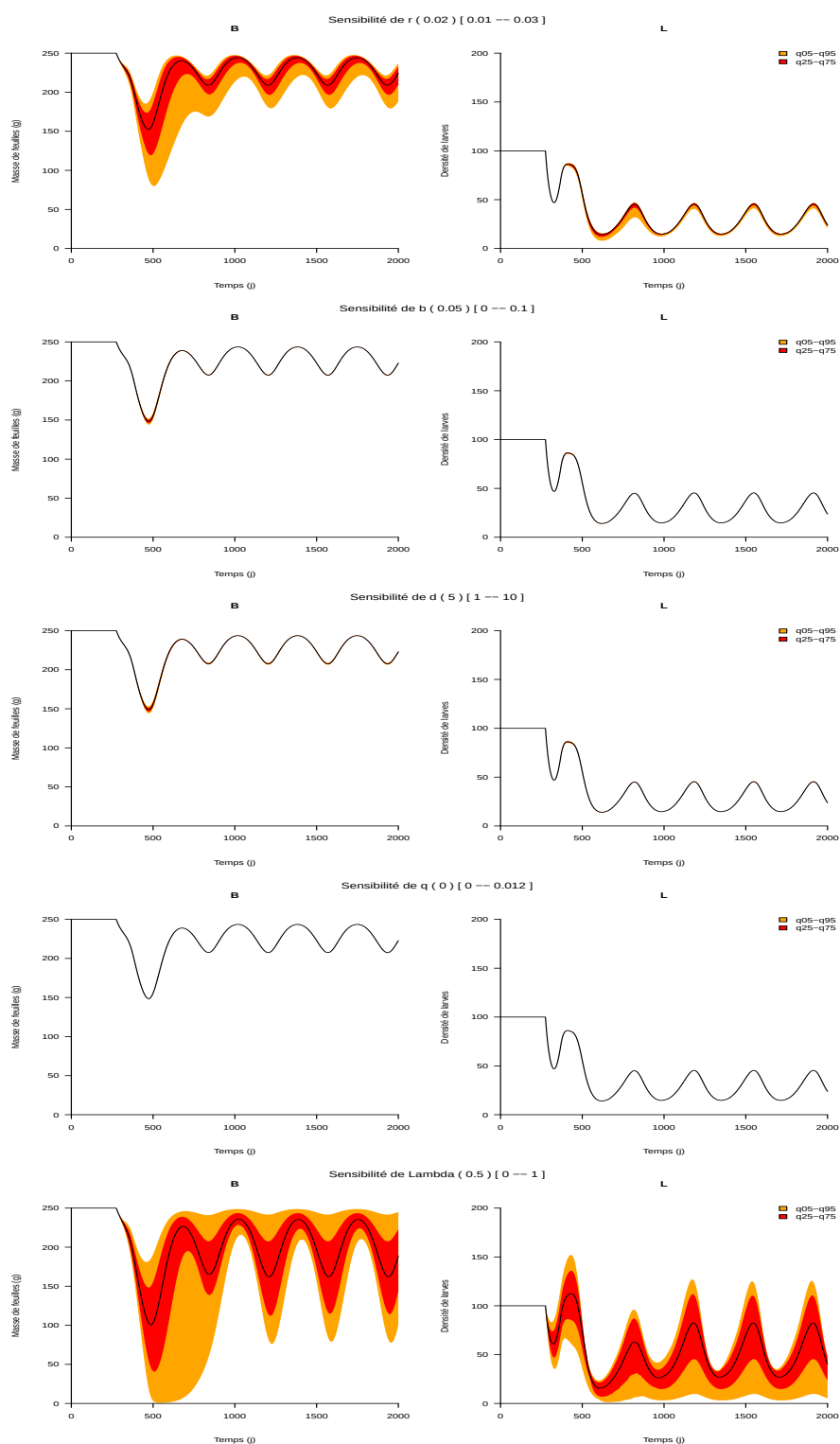


Figure 7.10 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves aux paramètres r , b , d , q et Λ pour 100 simulations sur une durée de 2000 jours à l'altitude de 1300 m avec le modèle 7.3. La plage orange représente la réponse du modèle à chaque pas de temps entre les quantiles 5 et 95, tandis que la plage rouge représente la réponse du modèle entre les quantiles 25 et 75. La ligne noire représente la médiane de la réponse du modèle. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l'étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

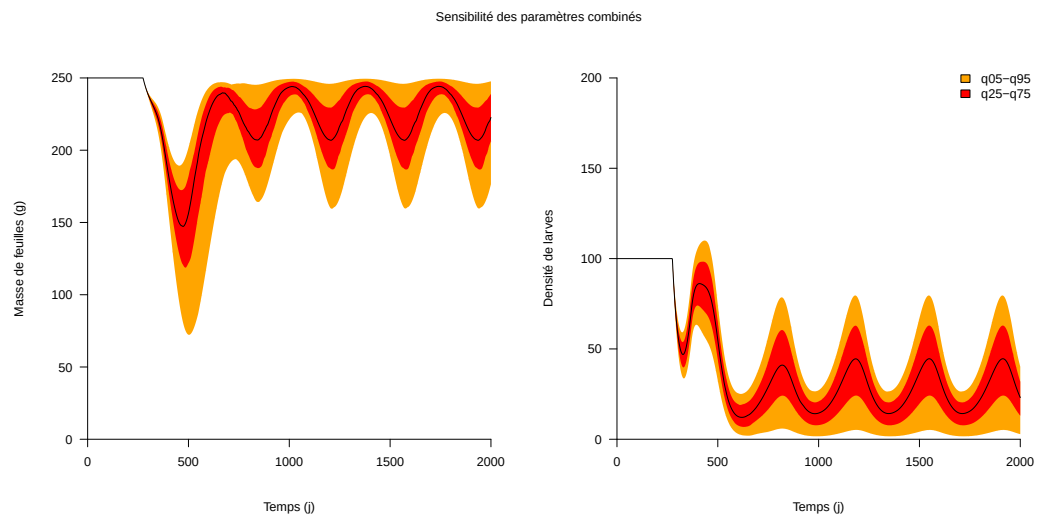


Figure 7.11 – Sensibilité globale de la masse foliaire et de la densité de larves à tous les paramètres r , b , d , q et Λ combinés, pour 100 simulations sur une durée de 2000 jours à l’altitude de 1300 m avec le modèle 7.3. Les plages orange et rouge représentent respectivement l’intervalle de confiance à 90 et 50% des trajectoires simulées. La ligne noire représente la médiane des trajectoires simulées. La valeur du paramètre testé est entre parenthèses, l’étendue de ses valeurs testées est entre crochets.

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

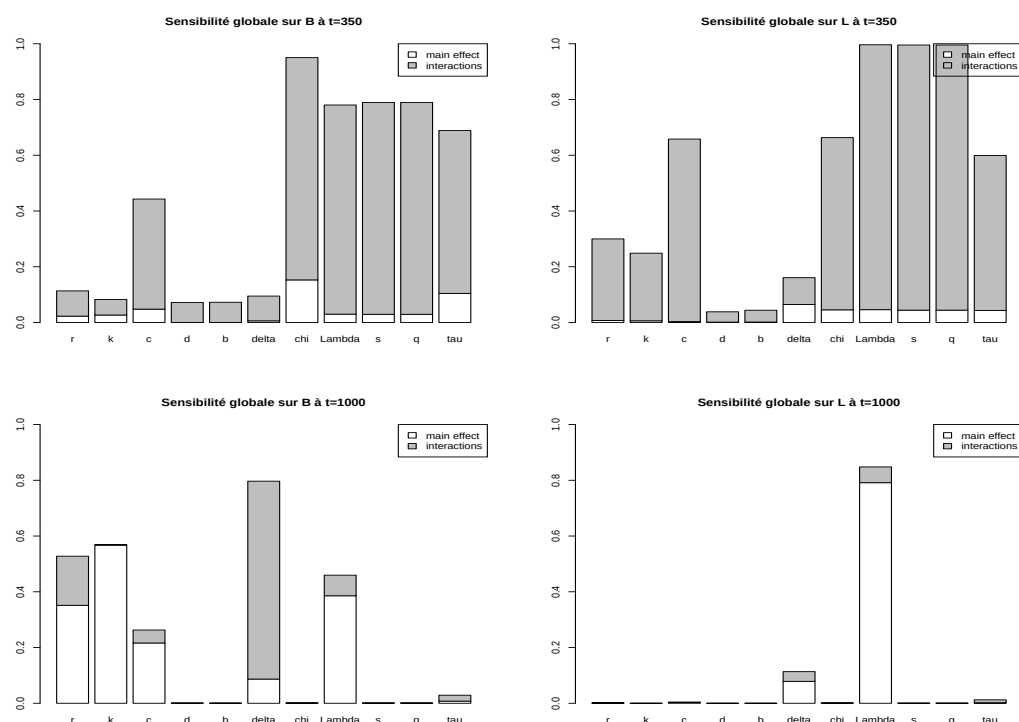


Figure 7.12 – Analyse de sensibilité globale avec la méthode FAST pour l'altitude de 1300 m à $t = 350$ et $t = 1000$. La sensibilité de tous les paramètres du modèle 7.1 est testée. B et L correspondent à la masse foliaire et la densité de larves, respectivement. Les barres blanches représentent les variances des espérances conditionnelles de chaque paramètre, les barres grises représentent les variances des espérances conditionnelles de tous les paramètres à l'exception du paramètre étudié.

7.4 Conclusion

La majorité des modèles de dynamiques des populations d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante sont en temps discret (Nisbet et al., 1991; van der Meijden et al., 1998; Bonsall et al., 2003) ou ne portent que sur la dynamique d'une des deux espèces (Crawley, 1983; Freckleton and Watkinson, 1998; Lonsdale et al., 1995; Rees and Paynter, 1997; Buckley et al., 2004). A La Réunion, le fort gradient altitudinal gouverne la survie de l'agent de lutte biologique *C. janthina* ainsi que les dégâts qu'il occasionne à sa plante cible *R. alceifolius*. Nous avons construit et développé un modèle de dynamique plante-herbivore qui permet de rendre compte des dynamiques du couple *C. janthina*-*R. alceifolius* observées à différentes altitudes.

L'analyse mathématique de notre modèle, basé sur un modèle de type Beddington-DeAngelis, montre qu'il existe sous certaines conditions un équilibre positif vers lequel le système converge. Cependant, bien que simple en apparence, ce modèle peut présenter des dynamiques plus ou moins complexes selon l'altitude et des effets de seuils de certains paramètres par rapport à d'autres.

Nous avons développé dans cette étude un modèle mathématique inédit de type Beddington-DeAngelis auquel nous avons rajouté dans l'équation de l'agent de lutte biologique un terme d'immigration dépendant de la quantité de ressource alimentaire et un terme d'émigration de l'agent dépendant du ratio agent/biomasse.

L'étude mathématique de ce modèle à paramètres constants a montré qu'il était permanent, c'est-à-dire uniformément persistant et dissipatif. De plus, l'étude des équilibres a montré que le système admettait au moins un équilibre et qu'il était localement asymptotiquement stable et convergent sous certaines conditions sur ses paramètres.

L'étude mathématique du modèle à équations différentielles avec retard variable est plus complexe. Cependant, nous pouvons montrer que ce système est positivement stable si les conditions initiales sont positives ou nulles.

A partir de valeurs connues de certains paramètres, notamment ceux relatifs au développement de l'insecte, et d'une estimation de paramètres biologiques inconnus, notre étude a permis à partir d'un modèle à équations différentielles ordinaires (ou avec retard) de rendre compte des dynamiques générales du système à trois altitudes. Ces altitudes ont été choisies initialement pour tester l'influence des conditions abiotiques sur la dynamique du couple *C. janthina*-*R. alceifolius*. Nous avons montré que la structure même du modèle, soit sans retard, soit avec retard, détermine les dynamiques selon l'altitude.

A basse altitude, le modèle le plus approprié pour décrire les interactions entre la plante et l'insecte est le modèle 7.1 avec des paramètres constants et sans retard. D'un point de vue biologique, cela est confirmé par le fort degré de voltinisme de *C. janthina* à basse altitude qui conduit à une pression permanente sur sa plante hôte. De plus, les conditions de températures

Chapitre 7. Modélisation des dynamiques du couple *Cibdela janthina* - *Rubus alceifolius* selon l'altitude

étant plus favorables à basse altitude, les chevauchements de générations sont plus fréquents qu'aux altitudes plus élevées. Les analyses de sensibilité globale montrent que *R. alceifolius* est sensible à sa capacité de charge k , tandis que la population larvaire de *C. janthina* est très sensible à son taux de croissance intrinsèque dont dépend le taux d'émigration. Ainsi, à basse altitude, la dynamique des larves est plus soumise au manque de ressource alimentaire et à la compétition entre les larves pour l'accès à cette ressource.

A moyenne altitude, la prise en compte d'un retard dans la dynamique des populations de larves est nécessaire du fait de l'allongement significatif des durées de développement de tous les stades pré-imaginaux. Nous avons vu que les dynamiques du couple plante-insecte sont plus chaotiques et moins régulières qu'à basse altitude. Nous pouvons expliquer ce fait du point de vue biologique parce qu'à ces altitudes, la baisse de température n'est pas suffisante pour avoir un impact négatif sur l'insecte mais en a un sur la plante. Les analyses de sensibilité globale montrent que le modèle est très sensible aux valeurs des paramètres et à leurs interactions entre eux. Une étude plus approfondie permettrait de voir si des conditions de convergence du modèle ne sont plus valides dans cette gamme d'altitude. Les simulations du modèle à 800 m d'altitude sont en accord avec ce que l'on observe sur le terrain, à savoir des alternances pluri-annuelles de phases de défoliations des massifs de *R. alceifolius* et de retours de l'agent *C. janthina* sur ces massifs. Le taux d'immigration a un rôle prépondérant aux altitudes moyennes. Des mesures précises de ce taux sont donc nécessaires.

Nous avons vu qu'au-dessus de 1100 m environ, les populations de *C. janthina* sont très sensibles aux variations des températures. Si le terme d'émigration est important à basse altitude, à l'inverse, l'immigration est nécessaire aux altitudes plus élevées pour maintenir une population de l'agent. Ainsi, les analyses de sensibilité globales ont montré qu'à 1300 m d'altitude, et probablement aux altitudes supérieures, la dynamique du couple *C. janthina*-*R. alceifolius* est gouvernée principalement par la dynamique de croissance de la plante et par la dynamique d'immigration de *C. janthina* en provenance des altitudes inférieures. Bien que nous ne disposions d'aucune donnée sur cette forme d'immigration d'agents, nous avons montré qu'elle était essentielle dans la réussite de ce programme de lutte biologique aux altitudes où le contrôle sur *R. alceifolius* n'est pas optimal. La précision de ce terme de migration pourrait être effectuée au cours d'une année en fonction des saisons estivales et hivernales.

Nous avons vu au travers des simulations de Monte-Carlo que le paramètre b présent dans l'expression de la réponse fonctionnelle et qui correspond à la compétition entre les larves n'a quasiment pas d'effet sur le système. Nous nous sommes basés sur l'étude d'une forme de réponse fonctionnelle présentée dans le [chapitre 5](#) pour définir la valeur de b . Sa valeur estimée étant très faible, nous pouvons suggérer de retirer ce terme de compétition de la réponse fonctionnelle, qui deviendrait alors une réponse fonctionnelle de type Holling II.

Les modèles de dynamiques couplées de populations d'agents de lutte biologique en interactions avec les populations de leur plante hôte sont rares malgré une utilisation croissante

de modèles en écologie des populations. Bien que ne considérant que le stade larvaire de *C. janthina* et la masse foliaire de *R. alceifolius*, notre modèle a permis de rendre compte de manière réaliste les dynamiques du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* à différentes altitudes à La Réunion.

Les modèles développés dans ce chapitre nous ont également permis de mettre en évidence un manque de connaissance en ce qui concerne la dynamique de croissance de *R. alceifolius*, comme, par exemple, son taux de croissance net en fonction de l'altitude et comment celui-ci varie au cours de l'année. Enfin, il est évident qu'il faudrait réaliser une analyse qualitative poussée (autant que possible) des différents modèles, afin de déterminer l'ensemble des dynamiques possibles, comme, par exemple, les cycles obtenus avec les simulations numériques. Bien naturellement, ces modèles pourront être améliorés et évoluer en fonction de nouvelles connaissances.

8 Synthèse générale et perspectives

Ce travail de thèse s'inscrit dans la phase d'étude post-lâcher de l'agent de lutte biologique *Cibdela janthina* contre la plante exotique envahissante *Rubus alceifolius* à La Réunion. L'objectif principal était de construire un modèle plante-insecte qui rende compte des dynamiques des populations de *Cibdela janthina* et de *R. alceifolius* en fonction de l'altitude.

La modélisation des dynamiques d'un agent de lutte biologique et de sa plante hôte envahissante requiert des connaissances fines des paramètres démographiques à la fois de l'agent et de la plante, ainsi que des connaissances sur leurs interactions.

Cette thèse a porté sur un programme de lutte biologique inédit à plusieurs points de vue :

- *C. janthina* est le premier insecte utilisé et relâché comme agent de lutte biologique contre une plante envahissante sur le territoire européen. Le premier agent de lutte biologique utilisé dans l'espace politique de l'Union européenne contre une plante envahissante est *Colletotrichum gloeosporioides* f. *sp. miconiae*, un champignon ascomycète pathogène de *Miconia calvenscens*, relâché à Tahiti en 2000 (Meyer et al., 2008). Un second insecte, le psylle *Aphalara itadori* (Hemiptera : Aphalaridae), a été relâché au Royaume-Uni en 2010 pour lutter contre la renouée du Japon *Reynoutria japonica* (Polygonaceae) (Shaw et al., 2009).
- *C. janthina* est la seule espèce d'Argidae à avoir été relâchée comme agent de lutte biologique contre une plante envahissante. De plus, c'est la seule espèce de Symphyta à s'être maintenue dans son aire d'introduction et à lutter efficacement contre la plante envahissante cible.
- les modèles mathématiques développés sont originaux dans le cadre d'une lutte biologique contre une plante envahissante au sens qu'ils ne sont pas basés sur des équations différentielles en temps discret mais sont basés sur des équations différentielles ordinaires et à retard.

8.1 Des comportements et des traits d'histoire de vie remarquables

La famille des Argidae, bien que comprenant plus de 900 espèces de part le monde, a très peu été étudiée et ses espèces très peu utilisées comme agents de lutte biologique (Tableau 1.6). Notre recherche sur les traits de vie et les observations sur les comportements de différents stades de *C. janthina* a permis d'augmenter nos connaissances sur cette espèce introduite dans un nouvel environnement mais aussi sur les Argidae en général.

8.1.1 Un choix de site de ponte pertinent

Un insecte femelle qui est hautement sélectif dans son comportement d'oviposition présente une forte préférence pour une certaine qualité de la ressource pour sa descendance parmi une étendue de ressources variables. Les femelles de *C. janthina* sont spécialistes du genre *Rubus* avec lequel elles ont co-évolué en Asie du Sud-Est et présentent une capacité remarquable pour faire des choix précis lors de la ponte dans un environnement complexe. Nous avons montré d'une part que leur choix se focalise exclusivement sur les quatre premières feuilles à l'apex des tiges de *R. alceifolius* et d'autre part qu'elles semblent préférer pondre sur les axes végétatifs plus vigoureux que les axes florifères. Ces résultats soutiennent l'hypothèse de la vigueur des plantes ("plant vigor hypothesis") qui affirme que de nombreux insectes herbivores sélectionnent et sont plus performants sur certaines plantes ou modules de plantes qui croissent vigoureusement dans une population de plantes (Price, 1991).

Les adultes de *C. janthina* sont sensibles aux variations de luminosité et l'activité de vol et d'oviposition suit un rythme nycthéméral avec une forte activité d'oviposition en fin de matinée puis une baisse d'activité en fin de journée.

8.1.2 Nouveaux hôtes dans un nouvel environnement : un phénomène de débordement ?

La monophagie et l'oligophagie sont des stratégies de comportement alimentaire dominantes chez les symphytes y compris chez les Argidae (Pemberton, 2000). La gamme d'hôte de *C. janthina* dans son aire d'origine et son aire d'introduction est limitée aux espèces du genre *Rubus*. Cependant, de grandes différences sont observées à La Réunion entre les plantes du genre *Rubus* à la fois en terme d'établissement de *C. janthina* et de son impact de consommation.

L'évaluation du risque d'attaque sur des plantes non ciblées requiert l'analyse de deux types d'éléments : la probabilité que l'agent de lutte biologique s'établisse sur des espèces non cibles et les dégâts potentiels infligés à ces plantes. De ces deux points de vue, l'agent *C. janthina* s'est montré efficace du fait qu'il provoque des dégâts considérables sur *R. alceifolius* et à moindre degré sur *R. fraxinifolius* qui est également envahissante dans le milieu naturel à La Réunion (Conservatoire Botanique National de Mascarin, 2010). L'espèce indigène *R.*

8.1. Des comportements et des traits d'histoire de vie remarquables

apetalus croît jusqu'à des altitudes auxquelles nous avons montré dans ce travail de thèse que *C. janthina* était incapable de survivre et de se reproduire suffisamment pour avoir un impact sur cette espèce. Par ailleurs, des attaques sur d'autres espèces de ronce seraient plus le résultat d'un phénomène de débordement ("spillover") caractéristique de la coïncidence, lors de la phase d'installation, des phases de pullulations des agents de lutte biologique et d'une raréfaction rapide de leur plante hôte cible (Suckling and Sforza, 2014).

8.1.3 Des larves grégaires et voraces

Notre travail de recherche a porté sur les aspects de la consommation des larves de *C. janthina* et leur comportement grégaire. La consommation foliaire des larves est exponentielle au cours de leur développement avec une nette différence de consommation totale entre les deux sexes. Les taux de consommation de chaque stade dépendent de la ressource disponible et de la densité larvaire sur les feuilles. Les larves néonates consomment la feuille sur laquelle elles ont éclos pendant au moins les trois premiers stades larvaires puis se dispersent sur la plante tout en restant plus ou moins grégaires jusqu'à la nymphose.

8.1.4 Stratégies de reproduction

C. janthina est une espèce multivotine – qui se reproduit toute l'année sans diapause hivernale –, proovogénique – la charge en œufs maximale est déterminée dès l'émergence –, et qui pratique la parthénogénèse arrhénotoke du fait de son haplodiploïdie. Nous avons montré que le sex-ratio de l'espèce est biaisé en faveur des femelles dans la nature, de l'ordre de 2 femelles pour 1 mâle. La fécondité effective ou réalisée est relativement élevée à environ 35 œufs par femelle. Les femelles n'ont pas besoin de s'accoupler pour pondre et la présence ou l'absence de mâles n'a pas d'effet sur cette fécondité. La stratégie de parthénogénèse arrhénotoke est particulièrement intéressante dans le cadre d'une lutte biologique contre une plante envahissante du fait qu'elle permet aux populations de l'agent d'être moins dépendant d'un possible effet Allee (Boukal and Berec, 2002). En effet, un déficit de mâles dans une petite population entraîne une diminution de la probabilité d'accouplement et donc une ponte d'individus haploïdes (mâles) avec pour conséquence une augmentation de mâles à la génération suivante rétablissant ainsi le sex-ratio naturel de l'espèce. Les femelles de *C. janthina* pondent plus de la moitié de leurs œufs dans les trois premiers jours suivant leur émergence lorsque les sites de ponte sur *R. alceifolius* sont non limitants.

8.1.5 Nouveaux ennemis naturels dans un nouvel environnement

Les Symphytes ont mis en place un grand nombre de défenses en réponse à une sélection par la prédation (Codella and Raffa, 1993). Etant donné que la plupart des larves de symphytes vivent et se nourrissent sur les feuilles de leur plante hôte, typiquement sur le bord du limbe d'une feuille où elles sont exposées aux ennemis naturels, elles ont développée différents

mécanismes de défense pour échapper à la prédation. Les adultes et les stades pré-imaginaux de *C. janthina* possèdent à la fois des stratégies de défense primaire, secondaire et tertiaire. Les défenses primaires permettent aux jeunes larves d'être difficilement repérables tandis que les couleurs aposématiques des derniers stades larvaires pourraient avertir les ennemis potentiels. La lophyrotomine et la pergidine pourraient avoir un effet répulsif pour les fourmis protégeant ainsi les cohortes de larves, comme cela a déjà été montré chez d'autres espèces d'Argidae (Petre et al., 2007).

A La Réunion, *C. janthina* fait face à de nouveaux ennemis naturels. Bien que nous n'ayons pas inventorié précisément ces ennemis naturels, nous savons que le gecko *Phelsuma grandis* originaire de Madagascar et introduit à La Réunion consomme des adultes et des larves de *C. janthina* (Dervin et al., 2013). De plus, nous avons observé une forte mortalité des larves, des nymphes et des adultes de *C. janthina* due au champignon entomopathogène *Beauveria sp.*.

8.2 Le froid : le talon d'Achille de *Cibdela janthina*

Le succès d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante est évalué par sa capacité à réduire les impacts économiques, sociaux et environnementaux de l'organisme cible. Depuis son lâcher en 2007, l'agent de lutte biologique *C. janthina* contrôle efficacement les populations de sa plante hôte *R. alceifolius* à basse altitude. Rapidement, nous avons observé une diminution de son impact en altitude. Cette thèse s'est en partie attelée à analyser l'impact de la baisse de température en altitude sur l'efficacité de l'agent de lutte biologique.

Par des relevés de terrain sur l'intensité de la défoliation en fonction de l'altitude et par des expérimentations au laboratoire sur l'influence de la température sur les durées de développement et les taux de survie des stades pré-imaginaux, nous avons montré l'existence d'une limite altitudinale pour *C. janthina* à La Réunion. En effet, les limites altitudinales des insectes sont principalement expliquées par des contraintes thermiques sur la survie (Hodkinson, 2005). Peu d'études ont porté sur les processus température-dépendants chez des insectes phytophages utilisés en lutte biologique classique contre une plante envahissante (Byrne et al., 2002; Dhileepan et al., 2005).

8.3 Modéliser pour améliorer notre compréhension des interactions entre une plante envahissante et son agent de lutte biologique

L'utilisation de différents types de modèles pour décrire et évaluer les programmes de lutte biologique se développe depuis une vingtaine d'années (voir par exemple, Rees and Paynter, 1997; Shea and Kelly, 1998; Buckley et al., 2005b). Des critiques persistent sur l'utilisation des modèles vis à vis des questions auxquelles ils sont amenés à répondre et de l'applicabilité de leurs simulations pour la gestion (Buckley, 2008).

La modélisation en lutte biologique contre les plantes envahissantes peut être employée

8.3. Modéliser pour améliorer notre compréhension des interactions entre une plante envahissante et son agent de lutte biologique

lors de la phase de sélection du meilleur agent potentiel de lutte biologique et lors de la phase post-lâcher. [Kriticos \(2003\)](#) a passé en revue l'utilisation de modèles dans le cadre de la lutte contre des plantes envahissantes et les a classé en quatre catégories : les modèles climatiques, de dynamiques des populations, de développement phénologique ou de compétition. Il a relevé qu'ils peuvent être utilisés à la fois pour un usage descriptif et prédictif.

Notre travail sur la modélisation des dynamiques de *C. janthina* et de *R. alceifolius* a porté sur trois aspects de la modélisation post-lâcher :

- l'optimisation des conditions de lâcher des agents (taille et date)
- la prédiction des dynamiques de l'agent et de sa plante hôte et la précision des interactions interspécifiques entre les deux espèces
- l'évaluation des conditions de succès ou d'échec de lâchers inoculatifs en altitude

8.3.1 Modélisation stochastique de l'établissement de populations de *Cibdela janthina* en altitude

Certains agents de lutte biologique peuvent ne pas réussir à s'établir durablement, dans leur nouvel environnement, du fait de contraintes imposées par des facteurs climatiques ([Coetzee et al., 2007](#); [Dhileepan et al., 2013](#); [May and Coetzee, 2013](#)). Bien que [Mathieu et al. \(2014\)](#) aient montré le rôle prépondérant de la température sur la limite altitudinale de *C. janthina*, nous n'avons pas de données sur la fécondité de l'agent nécessaire à l'estimation de son taux de croissance intrinsèque qui définit réellement la capacité d'un insecte à se reproduire et à maintenir une population viable.

Nous avons construit un modèle de simulation stochastique de dynamique de l'agent en fonction de l'altitude. Nous nous sommes focalisés sur une gamme d'altitudes autour de la limite altitudinale de *C. janthina* en nous affranchissant des interactions avec sa plante hôte. Nous avons montré que les traits de vie de l'agent (relatifs à son taux intrinsèque de croissance – durées de développement et taux de survie des stades pré-imaginaux) en fonction de la température ; la fécondité et le sex-ratio biaisé des adultes – permettent d'expliquer la probabilité d'établissement et de développement de *C. janthina* jusqu'à une certaine altitude limite à La Réunion. Nous avons pu montrer que la limite altitudinale se situait plutôt vers 1350 m d'altitude (le taux de croissance intrinsèque devient négatif), soit plus haut que la limite trouvée par [Mathieu et al. \(2014\)](#). Le modèle devient très sensible lorsqu'on approche de la température de 15°C avec un changement rapide de trajectoire des populations. L'ajout des fluctuations de la température quotidienne indique que le moment dans l'année où les premières femelles pondent leurs œufs déterminent l'histoire biogéographique de la dynamique des populations sur le long terme pour chaque altitude dans la zone de la limite altitudinale.

L'ajout d'une stochasticité connue dans les paramètres démographiques de *C. janthina* a permis de rendre compte de la variabilité des dynamiques potentielles des populations de

C. janthina à une altitude à partir des mêmes conditions initiales de lâcher. De plus, nous avons montré que les dynamiques temporelles de ses populations à long terme dépendent des fluctuations des températures quotidiennes au cours de l'année qui font apparaître une cyclicité triannuelle des dynamiques selon la date du lâcher initial à 1350 m d'altitude.

Nous avons donc montré que même dans un contexte de climat tropical où les variations de températures annuelles sont relativement faibles, le succès d'établissement d'un agent de lutte biologique contre une plante envahissante dépend non seulement de l'altitude mais également de la période à laquelle les lâchers sont effectués. De manière contre-intuitive, des lâchers aux périodes les plus chaudes de l'année (janvier à mars) ne garantissent pas un succès effectif du fait de l'émergence de la deuxième génération d'adultes en hiver (juillet à septembre). Dans le cadre de futurs lâchers de *C. janthina* dans des zones en altitude où l'agent ne peut se maintenir, un calendrier précis devra être respecté par les gestionnaires de terrain afin d'augmenter naturellement les chances de succès.

8.3.2 Modélisation déterministe de la dynamique du couple *Cibdela janthina*–*Rubus alceifolius*

L'approche de modélisation déterministe de la dynamique du couple *C. janthina*–*R. alceifolius* utilisée dans notre travail de recherche était basée sur deux modèles, l'un à équations différentielles ordinaires (modèle 7.1) et l'autre à équations différentielles avec retard (modèle 7.3). Le modèle à équations différentielles ordinaires à deux variables (masse foliaire et densité de larves) prédit avec suffisamment de pertinence les dynamiques du couple à basse altitude. Les analyses de sensibilité ont montré que les dynamiques sont peu sensibles au phénomène d'immigration de *C. janthina* mais le sont au phénomène d'émigration lorsque la ressource foliaire se raréfie. A plus haute altitude, notamment dans la zone en altitude où le développement et la survie de *C. janthina* sont limités, l'ajout d'un retard reflète mieux les dynamiques observées sur le terrain. De plus, nos résultats ont montré une extrême sensibilité du modèle 7.3 au paramètre d'immigration à haute altitude.

Le modèle à équations différentielles ordinaires que nous avons développé était basé sur un modèle du type Beddington-DeAngelis avec une réponse fonctionnelle comprenant un terme de compétition entre les larves pour l'accès à la ressource. Nous avons vu par les analyses de sensibilité que cette compétition par interférence n'était pas significative dans les dynamiques du couple *C. janthina*–*R. alceifolius*. Cependant, nous n'avons pu déterminer précisément la valeur de ce paramètre. Les larves de *C. janthina* sont grégaires comme la plupart des symphytes. Ce grégarisme peut conférer une variété de bénéfices physiologiques, reproductifs et de défense, mais peut aussi potentiellement avoir un coût de compétition et de prédation. En effet, un désavantage majeur de l'aggrégation larvaire est l'augmentation potentielle de transmission de maladies ou d'infections bactériennes, virales ou fongiques. Il a été montré que le grégarisme au début du stade larvaire pourrait favoriser la survie des premiers stades larvaires, et plus globalement, favoriser l'efficacité de consommation (voir [Codella and Raffa](#),

1993). Nous voyons donc que la complexité des comportements et des traits de vie de *C. janthina* ont une influence directe sur la structure des modèles développés pour décrire les interactions entre cet agent de lutte biologique et sa plante hôte envahissante.

Une première analyse mathématique du modèle 7.1 a permis de montrer que le modèle était persistant sous certaines conditions et admettait au moins un équilibre positif localement, voire globalement asymptotiquement stable. Si le modèle classique “proie–prédateur” de type Beddington-DeAngelis est relativement connu (DeAngelis et al., 1975), notre modèle n’est pas équivalent du fait de l’ajout de deux termes de migration dont un terme d’émigration ratio-dépendant. L’analyse mathématique d’un tel modèle est donc inédite. Les modèles avec et sans retard mériteraient une étude mathématique plus poussée afin de déterminer l’ensemble des dynamiques possibles (études des équilibres, de cycles, bifurcation...) et les éventuels seuils associés. Ces études permettraient d’obtenir des informations pour élaborer ou améliorer des stratégies de lâchers afin d’optimiser la lutte biologique, notamment en altitude. Le modèle a aussi permis de mettre en évidence des manques dans les connaissances, notamment en ce qui concerne la dynamique de croissance de *R. alceifolius* à différentes altitudes.

8.4 Perspectives

De nombreuses perspectives sont envisageables pour faire suite à ce travail, concernant d’une part des études plus approfondies de certains traits de biologie et de comportements révélés chez *C. janthina* et d’autre part une utilisation des modèles stochastiques et déterministes pour les gestionnaires afin d’améliorer la lutte biologique contre *R. alceifolius* à La Réunion et mieux prédire l’évolution du système *C. janthina*–*R. alceifolius* selon l’altitude.

8.4.1 Traits d’histoire vie de *Cibdela janthina*

Nous avons observé un phénomène de “vein-cutting” (Dussourd and Eisner, 1987) chez la tenthrède *C. janthina*. A notre connaissance, il s’agit du premier cas d’observation de ce phénomène chez une tenthrède. Les deux hypothèses évoquées sont soit un mécanisme de défense des larves contre des défenses anti-phytophage induites par *R. alceifolius*, soit un mécanisme qui facilite la consommation par une diminution de la turgescence de feuille consommée. La théorie de l’évolution d’une compétitivité accrue (Blossey and Notzold, 1995) prédit qu’en absence de pathogènes et de phytophages spécifiques dans un nouvel habitat, les génotypes d’une plante exotique allouant moins de ressources aux défenses contre les pathogènes et les phytophages seront sélectionnés, les ressources étant redistribuées vers des traits qui peuvent favoriser l’envahissement. Amsellem (2000) proposait de quantifier chez *R. alceifolius* des métabolites secondaires généralement impliqués dans les défenses des plantes (alcaloïdes, phénols, tanins, flavonoïdes) afin de montrer si les défenses anti-phytophage constitutives ou induites existent à des taux plus faibles chez les individus de *R. alceifolius* à La Réunion par rapport à ceux de l’aire d’origine (Java, Sumatra). Il serait intéressant d’observer

si un tel mécanisme de “vein-cutting” opéré par les larves de *C. janthina* est également présent dans son aire d’origine en Asie du Sud-Est.

Les cas de prédation sur les différents stades de *C. janthina* à La Réunion sont pour la plupart issus d’observations fortuites lors de différents relevés sur le terrain ([chapitre 2](#) et [chapitre 4](#)). Un inventaire plus précis et plus méthodique permettrait de préciser si *C. janthina* a d’autres ennemis naturels dans son nouvel environnement. Nous avons observé que le principal ennemi naturel de *C. janthina* est un champignon entomopathogène du genre *Beauveria*. A partir d’individus infectés collectés sur le terrain et au laboratoire, des examens de colonies, des conidiophores et de la forme conidiale du champignon couplé à une analyse de séquences d’ADN ribosomique (ITS pour “Internal Transcribed Spacer”) permettraient de s’assurer du genre et préciser l’espèce du champignon. Cette technique a été utilisée par [Abdo et al. \(2008\)](#) pour isoler une espèce de *Beauveria* au Liban et évaluer par la suite son efficacité en lutte biologique potentielle contre la tenthrède du cèdre *Cephalcia tannourinensis* Chevin (Hymenoptera : Pamphiliidae).

Le comportement d’oviposition des femelles de *C. janthina* a été étudié sur des plants de *R. alceifolius* vierges de pontes. Nous avons observé une forme de concentration des femelles lors de nos expérimentations sur un même site de ponte. L’aggrégation d’œufs pondus par différentes femelles est courante chez les symphytes des conifères. Cependant, cet effet d’aggrégation et ses causes n’ont pas été clairement mis en évidence ([Codella and Raffa, 1995](#); [Blümke and Anderbrant, 1997](#)). L’hypothèse d’une aggrégation des pontes ne résultant pas d’un manque de disponibilité en sites de ponte ou d’une sélection qualitative de ces sites par les femelles pourrait avoir des conséquences sur les stratégies de gestion de la lutte biologique contre *R. alceifolius*, sur les phénomènes de migrations et de regroupements locaux des populations de *C. janthina* et sur la structure et le comportement des modèles mathématiques qui peuvent être développés.

Les modèles de dynamique des populations de *C. janthina* et de *R. alceifolius* développés dans le [chapitre 7](#) contiennent des termes de migrations. Le terme d’immigration est inconnu. Cependant, nous avons montré par des analyses de sensibilité globale qu’il était nécessaire pour expliquer la présence de *C. janthina* à haute altitude. A La Réunion, les adultes de *C. janthina* que l’on peut voir voler dans des zones où les massifs de *R. alceifolius* sont absents, comme sur les plages par exemple, sont des femelles. Il pourrait être intéressant de préciser si ces femelles migrantes sont accouplées ou non. De plus, nous avons développé un terme de migration qui dépend de la masse de feuilles de *R. alceifolius*. Il conviendrait ultérieurement de préciser s’il s’agit plutôt d’un tactisme dû à l’émission de composés volatiles émis par *R. alceifolius* lorsqu’il est attaqué et détectés par les femelles de *C. janthina*.

Un autre facteur faisant encourir aux petites populations d’un agent de lutte biologique un risque d’extinction est l’effet Alle ([Grevstad, 1999](#); [Boukal and Berec, 2002](#); [Dennis, 2002](#)). Plusieurs mécanismes sont connus pour générer un effet Allee à de faibles densités de populations : une diminution des interactions de coopération de groupe résultant en une plus

grande susceptibilité à la prédation, une augmentation de la consanguinité ou de dysfonctions génétiques et une diminution de la probabilité de succès d'accouplement via une difficulté à localiser les partenaires sexuels ou via une asynchronie temporelle (Lewis and Kareiva, 1993; Courchamp et al., 1999; Stephens and Sutherland, 1999; Robinet et al., 2007). La cause principale conduisant à un effet Allee est probablement la difficulté à trouver des partenaires sexuels dans l'environnement (Robinet et al., 2007).

L'asynchronie de maturité sexuelle entre mâles et femelles peut générer une perte de potentiel reproductif et contribuer ainsi à un effet Allee résultant en un déclin de populations en faibles densités. Les émergences des mâles et des femelles peuvent aussi être séparées dans le temps, on parle de "protandrie" dans le cas où les mâles émergent avant les femelles, ce qui peut avoir un fort impact sur le succès d'accouplement (Robinet et al., 2007). Par souci de simplification, nous n'avons pas intégré dans le modèle la différence de durée de développement entre les larves mâles et femelles de *C. janthina* (Mathieu et al., 2014). Aucune différence significative n'a été observée pour les deux autres stades pré-imaginaux que sont les œufs et les nymphes. Selon les modèles linéaire et Lactin-2 utilisés pour modéliser la durée de développement des stades pré-imaginaux de *C. janthina*, un phénomène de protandrie est présent au-dessus d'une température moyenne de 14°C, tandis qu'un phénomène de protogynie (les femelles adultes émergent avant les mâles) est observé en-dessous de cette température. Sachant que la durée de vie moyenne d'un adulte de *C. janthina* est de 7 jours, ces phénomènes devraient provoquer des effets Allee, du fait de la réduction de la fenêtre temporelle d'accouplement. De plus, cet effet Allee peut être exacerbé chez des populations isolées par une émigration précoce des mâles dans le cas de la protandrie mais bien plus encore dans le cas d'une protogynie. Cette différence de durée de développement entre les mâles et les femelles n'a été mesurée qu'au laboratoire en conditions contrôlées de température constante. Nous ne disposons d'aucune donnée sur la réalité de ce phénomène en milieu naturel, et particulièrement en altitude. L'importance de ce possible effet Allee pourrait être mesurée lors de lâchers de *C. janthina* à différentes altitudes inscrits dans une stratégie de lâchers dans un nouvel environnement.

8.4.2 Stratégies de futurs lâchers

Les programmes de suivis post-lâcher d'un agent de lutte biologique dans son nouvel environnement sont essentiels pour évaluer l'efficacité à long terme des agents introduits, pour améliorer notre compréhension des interactions plante-insecte et pour renforcer les gestions futures (Blossey, 1999; Morin et al., 2009). L'évaluation post-lâcher à long terme est reconnue comme étant mieux conduite lorsque des modèles écologiques en conjonction d'expérimentations sont utilisés (Kriticos, 2003).

Le modèle stochastique que nous avons développé permet de réaliser des simulations du taux d'établissement de *C. janthina* en fonction de l'altitude et de la taille initiale d'un lâcher d'adultes. Bien que ce modèle soit descriptif, des simulations ultérieures permettraient

d'optimiser des stratégies de lâcher pour les gestionnaires, selon l'altitude (correspondant à des conditions plus ou moins défavorables pour *C. janthina*), selon le nombre d'agents disponibles dans un élevage, afin d'optimiser le taux d'établissement de l'agent souhaité à court ou moyen terme. De plus, ce type de modèle basé sur l'individu ("individual-based model") permet de bien conceptualiser le processus de développement des différents stades de *C. janthina*. Le plus de ce modèle est l'ajout d'une stochasticité environnementale due aux variations de températures quotidiennes. Un tel modèle pourrait être facilement adapté à d'autres cas de lutte biologique, notamment à la lutte biologique utilisant des auxiliaires contre des ravageurs de cultures.

8.5 Conclusion générale

L'étude des interactions entre un agent de lutte biologique et sa plante hôte envahissante n'est pas l'apanage de la phase de pré-lâcher d'un programme de lutte biologique. Nous avons montré que même après le lâcher d'un nouvel agent de lutte biologique dans un nouvel environnement, des recherches sur ses traits de vie et ses comportements peuvent et doivent être menées. Ces recherches couplées à de la modélisation permettent d'accroître nos connaissances générales en écologie des populations entre les insectes et les plantes. Le cadre de la lutte biologique classique en milieu insulaire offrant de considérables opportunités.

La modélisation des dynamiques de populations est une discipline complexe où la réalité biologique est simplifiée. Les méthodes de modélisations sont un outil, une démarche scientifique tout comme le sont les méthodes expérimentales. L'avantage certain de la modélisation est de pouvoir tester des hypothèses, proposer de nouvelles expérimentations pour préciser des paramètres ou des interactions biologiques entre les espèces étudiées.

La travail exposé dans cette thèse a fait avancer nos connaissances sur la biologie et les interactions entre l'agent de lutte biologique *C. janthina* et sa plante hôte envahissante *R. alceifolius*. La démarche entreprise dans cette thèse est originale car elle a permis de lier deux disciplines peu habituées à être confrontées, l'écologie des populations dans le cadre d'une lutte biologique contre une plante envahissante et la modélisation mathématique. Nous espérons, avec cette thèse, avoir fourni les éléments prouvant que la lutte biologique classique contre les plantes exotiques envahissantes devrait apporter des solutions à La Réunion et en Europe pour gérer les espèces exotiques les plus envahissantes déjà largement établies.

Annexes

Annexe 1: Estimation de l'erreur standard de T_{min} et K par la méthode Delta

Cas du modèle linéaire ou degré-jour

Le modèle linéaire ou modèle degré-jour est basé sur l'hypothèse qu'entre une certaine température seuil minimum et la température optimale de développement, la relation entre le taux de développement et la température est linéaire (Campbell et al., 1974). Ce modèle est couramment utilisé pour déterminer la température seuil de base des stades des arthropodes et la constante thermique K (*i.e.* le nombre de degrés-jours au-dessus de la température de base nécessaires pour compléter le développement).

Le modèle linéaire est défini par l'équation:

$$r(T) = a + bT$$

où T est la température d'élevage (°C), a est le taux de développement à 0 °C, et b est la pente de la droite de régression. La température seuil de base s'exprime comme $T_{min} = \frac{-a}{b}$ et la constante thermique comme $K = \frac{1}{b}$.

Le modèle linéaire ne peut s'appliquer que pour les températures comprises entre la température seuil de base et la température optimale de développement.

Campbell et al. (1974) définissent ainsi les erreurs standards (σ) de T_{min} et de K dans le cas du modèle linéaire :

$$\sigma_{T_{min}} = \frac{\bar{r}}{b} \sqrt{\frac{s^2}{N \cdot \bar{r}^2} + \left[\frac{SE_b}{b} \right]^2}$$
$$\sigma_K = \frac{\sigma_b}{b^2}$$

où $\bar{r}$ est le taux de développement moyen, s^2 est le carré moyen de la moyenne des résidus de la régression et N est la taille de l'échantillon. Cependant, dans leur article, Campbell

et al. (1974) n'expliquent pas d'où proviennent ces deux formules et les auteurs qui utilisent ultérieurement ces formules ne se contentent que de citer cette publication. Il s'agit en réalité de la méthode Delta. Je vais donc montrer comment sont obtenues ces formules.

Supposons que le taux de développement r est une fonction linéaire de la température T .

Soit le jeux de données $\{(T_i, r_i), i = 1, \dots, n\}$. La relation entre T_i et r_i est :

$$r_i = a + bT_i + e_i$$

où a et b sont les coefficients de la régression linéaire et e_i est appelé le terme d'erreur.

On cherche a et b qui minimisent la fonction S (estimation par les moindres carrés) :

$$S = \sum_{i=1}^n e_i^2 = \sum_{i=1}^n (r_i - aT_i - b)^2$$

ce qui revient à trouver les valeurs de a et b tel que

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial a} &= -2 \sum_{i=1}^n T_i e_i = 0 \\ \frac{\partial S}{\partial b} &= -2 \sum_{i=1}^n e_i = 0 \end{aligned}$$

On obtient comme relation :

$$\hat{r} = \hat{a} + \hat{b}T$$

où $\hat{a} \sim \mathcal{N}(a, \sigma_a^2)$ et $\hat{b} \sim \mathcal{N}(b, \sigma_b^2)$, avec

$$\begin{aligned} \hat{b} &= \frac{\sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})(r_i - \bar{r})}{\sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})^2} \\ \hat{a} &= \bar{r} - \hat{b}\bar{T} \\ \sigma_b^2 &= \frac{\sigma^2}{\sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})^2} \\ \sigma_a^2 &= \frac{\bar{T}^2 \sigma^2}{\sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})^2} + \frac{\sigma^2}{n} = \bar{T}^2 \sigma_b^2 + \frac{\sigma^2}{n} \end{aligned} \tag{8.1}$$

La méthode Delta est une application du théorème de Taylor au premier ordre :

Soit $\hat{\theta}_1, \dots, \hat{\theta}_k$ des variables aléatoires distribuées normalement et de moyennes respectives $\theta_1, \dots, \theta_k$. Soit $\hat{\theta} = (\hat{\theta}_1, \dots, \hat{\theta}_k)$ et $\theta = (\theta_1, \dots, \theta_k)$.

Supposons qu'il existe une fonction dérivable g dont on veut connaître la variance de $g(\hat{\theta})$ (par exemple, un estimateur d'un certain paramètre). Les dérivées partielles sont ainsi définies:

$$g'_i(\hat{\theta}) = \frac{\partial g(\theta)}{\partial \theta_i},$$

où $\theta = (\theta_1, \dots, \theta_k)$ est un ensemble de coordonnées de dimension k .

En appliquant le théorème de Taylor, la moyenne de $g(\hat{\theta})$ est environ égale à:

$$\mathbb{E}(g(\hat{\theta})) = g(\theta) + \sum_{i=1}^k g'_i(\theta) \mathbb{E}(\hat{\theta}_i - \theta_i) \approx g(\theta)$$

et sa variance est :

$$\begin{aligned} Var(g(\hat{\theta})) &= \mathbb{E}[(g(\hat{\theta}) - g(\theta))^2] \\ &\approx \mathbb{E}\left[\left(\sum_{i=1}^k g'_i(\theta)(\hat{\theta}_i - \theta_i)\right)^2\right] \\ &= \sum_{i=1}^k g'_i(\theta)^2 Var(\hat{\theta}_i) + 2 \sum_{i>j} g'_i(\theta) g'_j(\theta) Cov(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_j), \end{aligned} \quad (8.2)$$

Dans notre cas, on a $\bar{\hat{\theta}} = (\hat{a}, \hat{b})$, $g(\hat{\theta}) = -\frac{\hat{a}}{\hat{b}}$, $\theta = (a, b)$, $g'_1(-\frac{a}{b}) = \frac{\partial}{\partial a}(-\frac{a}{b}) = -\frac{1}{b}$ et $g'_2(-\frac{a}{b}) = \frac{\partial}{\partial b}(-\frac{a}{b}) = \frac{a}{b^2}$.

D'après l'équation (8.2), la variance de T_{min} est :

$$Var\left(-\frac{\hat{a}}{\hat{b}}\right) = \left(-\frac{1}{b}\right)^2 Var(\hat{a}) + \left(\frac{a}{b^2}\right)^2 Var(\hat{b}) + 2\left(-\frac{1}{b} * \frac{a}{b^2}\right) Cov(\hat{a}, \hat{b}) \quad (8.3)$$

$$Cov(\hat{a}, \hat{b}) = Cov(\hat{b}, \hat{a}) = \mathbb{E}[(\hat{a} - a)(\hat{b} - b)] = \sigma(\bar{e}, \hat{b}) - \bar{T}\sigma_{\hat{b}}^2 = -\bar{T}\sigma_{\hat{b}}^2 \quad (8.4)$$

où $\bar{T}$ est la moyenne des températures du jeu de données.

Le développement de (8.3) en utilisant (8.4) et (8.1) et en remplaçant $Cov(\hat{a}, \hat{b})$ et $\sigma_{\hat{a}}^2$ en fonction de $\sigma_{\hat{b}}^2$ donne:

$$\begin{aligned} Var\left(-\frac{\hat{a}}{\hat{b}}\right) &= \frac{1}{\hat{b}^2} \left(\bar{T}^2 Var(\hat{b}) + \frac{\sigma^2}{n} \right) + \left(\frac{a^2}{b^4} + \frac{2a\bar{T}}{b^3} \right) Var(\hat{b}) \\ &= \frac{1}{\hat{b}^2} \left(\frac{\sigma^2}{n} + \frac{b^2 \bar{T}^2 + a^2 + 2ab\bar{T}}{b^2} Var(\hat{b}) \right) \end{aligned}$$

En remplaçant $b^2\bar{T}^2 + a^2 + 2ab\bar{T}$ par $\bar{r}^2$, on obtient donc :

$$Var\left(-\frac{\hat{a}}{\hat{b}}\right) = \frac{1}{b^2} \left(\frac{\sigma^2}{n} + \frac{\bar{r}^2}{b^2} Var(\hat{b}) \right)$$

soit,

$$\sigma_{-\frac{\hat{a}}{\hat{b}}} = \sqrt{Var\left(-\frac{\hat{a}}{\hat{b}}\right)} = \frac{\bar{r}}{b} \sqrt{\frac{\sigma^2}{n \cdot \bar{r}^2} + \left[\frac{\sigma_{\hat{b}}}{b}\right]^2}$$

et donc, on a bien:

$$\sigma_{T_{min}} = \frac{\bar{r}}{b} \sqrt{\frac{\sigma^2}{n \cdot \bar{r}^2} + \left[\frac{\sigma_{\hat{b}}}{b}\right]^2}$$

De la même manière, on obtient que la variance de $K = \frac{1}{b}$ est égale à :

$$Var\left(\frac{1}{\hat{b}}\right) = \left(-\frac{1}{b^2}\right)^2 Var(\hat{b})$$

$$\sigma_K = \frac{\sigma_{\hat{b}}}{b^2}$$

Sans le préciser dans leur article, [Campbell et al. \(1974\)](#) ont bien utilisé la méthode Delta pour estimer la variance de T_{min} et de K .

Cas du modèle Lactin-2

Le modèle Lactin-2 est une modification du modèle Logan-6 ([Logan et al., 1976](#); [Lactin et al., 1995](#)). L'incorporation d'un paramètre d'interception avec l'axe des abscisses permet l'estimation de la température seuil de base. Le modèle Lactin-2 est défini ainsi :

$$r(T) = e^{\rho T} - e^{\rho T_L - \frac{T_L - T}{\Delta T}} + \lambda$$

où ρ est une constante qui définit le taux de développement à température optimale, T_L est la température maximale léthale (qui est supérieure à la température maximale de développement), ΔT est la plage de températures au-dessus de la température optimale et où les processus physiologiques sont affectés et λ est un paramètre qui permet l'interception de la courbe avec l'axe des abscisses.

La température de base de développement peut être estimée par la méthode de Newton-Raphson, qui permet d'estimer les racines de fonctions à valeurs réelles.

Une autre méthode consiste à simplifier l'équation du taux de développement au point T_{min} . On a :

$$r(T_{min}) = e^{\rho T_{min}} - e^{\rho T_L - \frac{T_L - T_{min}}{\Delta T}} + \lambda = 0$$

En considérant la valeur des paramètres estimés par le modèle, on a :

$$e^{\rho T_L - \frac{T_L - T_{min}}{\Delta T}} \approx 0$$

Ainsi,

$$T_{min} \approx \frac{\ln(-\lambda)}{\rho}$$

La méthode Delta permet également d'estimer l'erreur type (σ) de T_{min} dans le cadre de l'équation de Lactin :

$$\sigma_{T_{min}} = \sqrt{\frac{\sigma_{\lambda}^2}{\lambda^2 \rho^2} + \left(\frac{\ln(-\lambda)}{\rho^2} \right)^2 - 2 \frac{\ln(-\lambda)}{\lambda \rho^3} \text{Cov}(\lambda, \rho)}$$

Enfin, quelque soit l'équation utilisée, l'erreur type de T_{min} peut être calculée par la méthode du bootstrap ([Efron and Tibshirani, 1993](#)).

Annexe 2: Simulations de Monte-Carlo

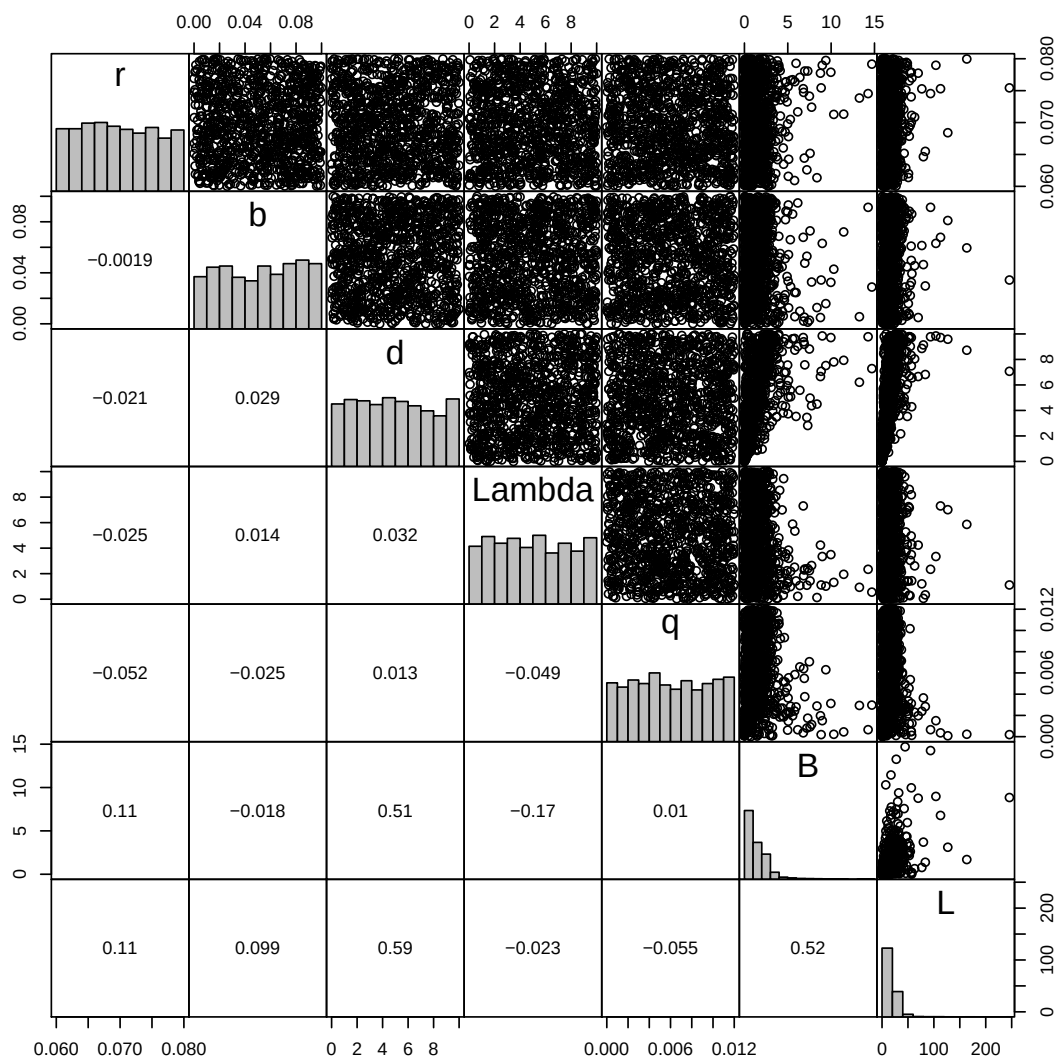


Figure 8.1 – Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , χ , Λ et q à l'altitude de 100 m à partir du modèle 7.1. L'analyse effectuée 1000 simulations du modèle 7.1 pour l'altitude de 100 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 1000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 1000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,11).

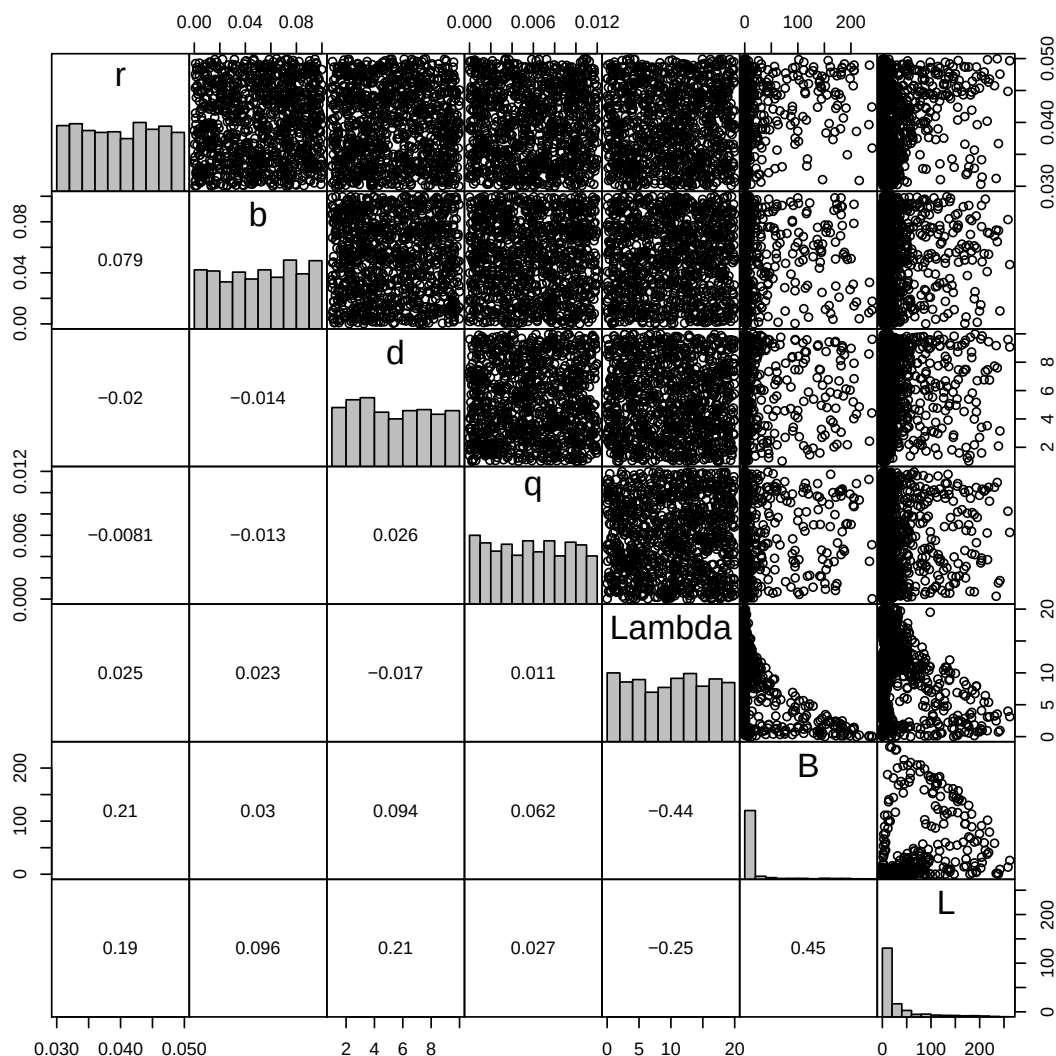


Figure 8.2 – Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , Λ et q à l'altitude de 800 m à partir du modèle 7.3. L'analyse effectuée 1000 simulations du modèle 7.3 pour l'altitude de 800 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 5000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 5000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,19).

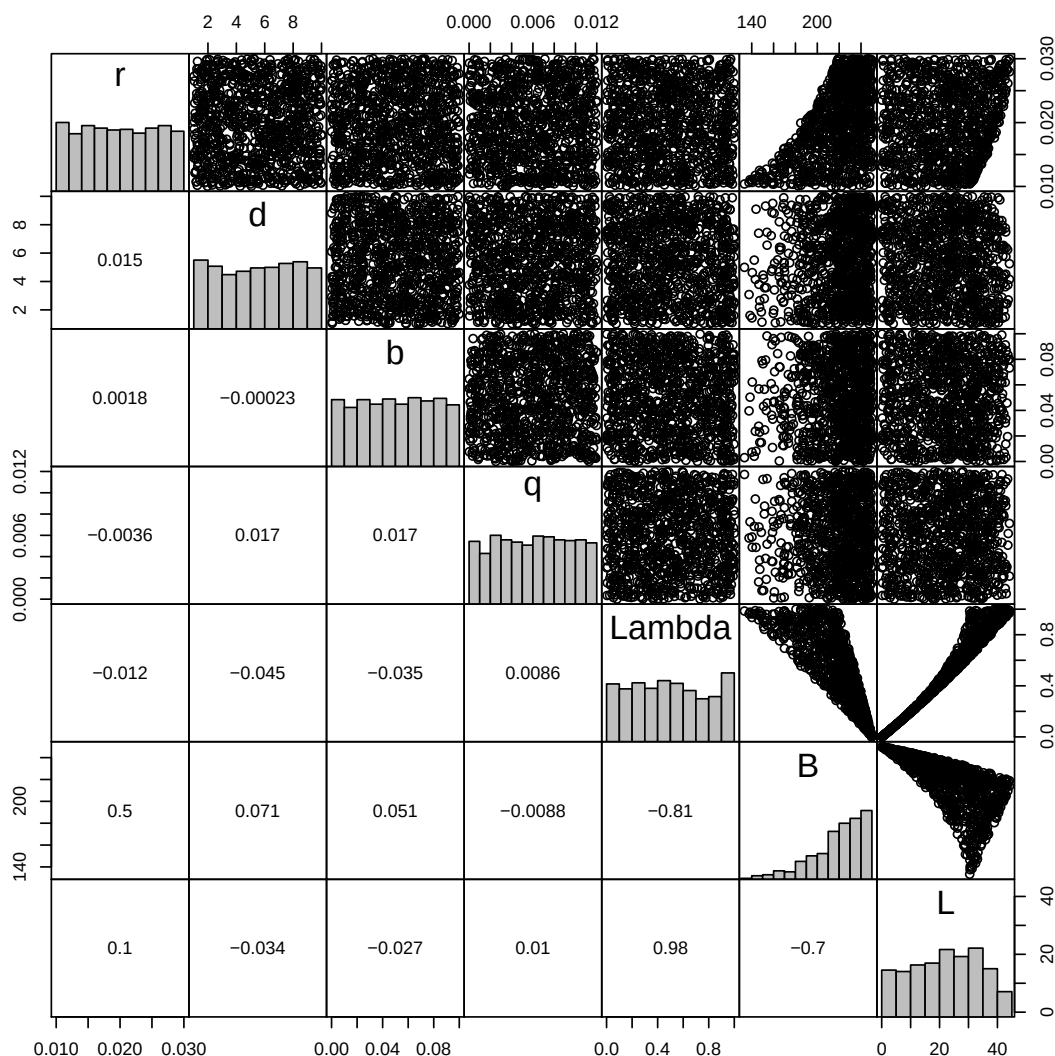


Figure 8.3 – Analyse multivariée de Monte-Carlo pour les paramètres r , b , d , χ , Λ et q à l'altitude de 1300 m à partir du modèle 7.3. L'analyse effectuée 1000 simulations du modèle 7.3 pour l'altitude de 1300 m. Pour chaque simulation, une valeur de chacun des paramètres est prise aléatoirement dans leur étendue. Les graphiques présentés sur les deux dernières colonnes à droite de la figure représentent les valeurs de B (masse foliaire) et L (densité de larves) obtenues à 2000 jours en fonction des valeurs des paramètres tirées aléatoirement pour chaque simulation. La diagonale de la figure contient les histogrammes des distributions des paramètres (ici, uniformes) et des deux variables. Les valeurs présentes sous la diagonale sont les coefficients de corrélation entre les paramètres ou les variables correspondant aux graphiques présents dans la partie supérieure de la diagonale. Par exemple, le graphique présentant l'influence de r sur L au bout de 2000 jours est tout en haut à droite, tandis que le coefficient de corrélation entre r et L est à l'opposé, en bas à gauche (0,1).



Références bibliographiques

- Abbott, K. C. and Dwyer, G. (2007). Food limitation and insect outbreaks: complex dynamics in plant-herbivore models. *The Journal of Animal Ecology*, 76(5):1004–1014.
- Abbott, K. C., Morris, W. F., and Gross, K. (2008). Simultaneous effects of food limitation and inducible resistance on herbivore population dynamics. *Theoretical Population Biology*, 73:63–78.
- Abdo, C., Nemer, N., Nemer, G., Abou Jawdah, Y., Atamian, H., and Kavar, N. S. (2008). Isolation of *Beauveria* species from Lebanon and evaluation of its efficacy against the cedar web-spinning sawfly, *Cephalcia tannourinensis*. *BioControl*, 53(2):341–352.
- Abrams, P. A. and Ginzburg, L. R. (2000). The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(8):337–341.
- Abrams, P. A. and Walters, C. J. (1996). Invulnerable prey and the paradox of enrichment. *Ecology*, 77(4):1125–1133.
- Adachi, I. (1981). Comparison of the effects of larval aggregation between gregarious and solitary species of sawflies: *Arge nigrinodosa* Motschulsky and *Arge nipponensis* Rohwer (Hymenoptera: Argidae). *Applied Entomology and Zoology*, 16(4):477–486.
- Adachi, I. (1983). Economy of food utilization in a gregarious sawfly, *Arge nigrinodosa* Motschulsky (Hymenoptera: Argidae): relative abundance of food in the natural habitat and behavioral pattern of larval feeding. *Research Population Ecology*, 25:130–142.
- Akbay, K. S., Howell, F. G., and Wooten, J. W. (1991). A computer simulation model of waterhyacinth and weevil interactions. *Journal of Aquatic Plant Management*, 29:15–20.
- Akcakaya, H. R. (1992). Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. *Ecological Monographs*, 62(1):119–142.
- Alford, D. V. (2012). *Pests of ornamental trees, shrubs and flowers: a colour handbook. Second Edition*. Academic Press, 480 pp.
- Allee, W. C. (1931). *Animal Aggregations. A study in General Sociology*. Chicago: Chicago University Press.

- Alonso, C. (1999). Variation in herbivory by *Yponomeuta mahalebella* on its only host plant *Prunus mahaleb* along an elevational gradient. *Ecological Entomology*, 24(4):371–379.
- Amor, R. L. (1974). Ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). *Weed Research*, 14:239–243.
- Amsellem, L. (2000). *Comparaison entre aires d'origine et d'introduction de quelques traits biologiques chez Rubus alceifolius Poir. (Rosaceae), plante envahissante dans les îles de l'Océan Indien*. PhD thesis, University of Montpellier II, France, 239 pp.
- Amsellem, L., Chevallier, M.-H., and Hossaert-McKey, M. (2001a). Ploidy level of the invasive weed *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction. *Plant Systematics and Evolution*, 228:171–179.
- Amsellem, L., Dutech, C., and Billotte, N. (2001b). Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae), an invasive weed in La Réunion island. *Molecular Ecology Notes*, 1:33–35.
- Amsellem, L., Noyer, J. L., and Hossaert-McKey, M. (2001c). Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction. *American Journal of Botany*, 88(12):2243–2251.
- Amsellem, L., Noyer, J. L., Le Bourgeois, T., and Hossaert-McKey, M. (2000). Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, 9:443–55.
- Amsellem, L., Pailler, T., Noyer, J. L., and Hossaert-McKey, M. (2002). Characterisation of pseudogamous apospory in the reproductive biology of the invasive weed *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in its area of introduction. *Acta Botanica Gallica*, 149(2):217–224.
- Andressen, E. (2005). Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in tropical dry forest. *Biotropica*, 37(2):291–300.
- Arditi, R. and Berryman, A. A. (1991). The biological control paradox. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(1):32.
- Arditi, R. and Ginzburg, L. R. (1989). Coupling in predator–prey dynamics: ratio–dependence. *Journal of Theoretical Biology*, 139(3):311–326.
- Avila-Núñez, J. L., Daniel Otero, L., Silmi, S., and Calcagno-Pisarelli, M. P. (2007). Life history of *Aneugmenus merida* Smith (Hymenoptera: Tenthredinidae) in the Venezuelan Andes. *Neotropical Entomology*, 36(1):22–27.
- Badenes-Perez, F. R. and Johnson, M. T. (2007). Ecology, host specificity and impact of *Atomacera petroa* Smith (Hymenoptera: Argidae) on *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae). *Biological Control*, 43(1):95–101.

- Balciunas, J. and Smith, L. (2006). Prerelease efficacy assessment, in quarantine, of a tephritid gall fly being considered as a biological control agent for Cape-ivy (*Delairea odorata*). *Biological Control*, 39(3):516–524.
- Baret, S. (1999). Études des modes de croissance et de propagation de la vigne marronne (*Rubus alceifolius* Poirét, Rosaceae) à La Réunion. *Master report. Henri Poincaré University, Nancy, France, 20 p.*
- Baret, S. (2002). *Mécanismes d'invasion de Rubus alceifolius à l'île de la Réunion: interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique d'invasion*. PhD thesis, University of La Réunion, Saint-Denis, France. 224 p.
- Baret, S., Maurice, S., Le Bourgeois, T., and Strasberg, D. (2004). Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poirét (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology*, 172(2):265–273.
- Baret, S., Nicolini, E., Humeau, L., Le Bourgeois, T., and Strasberg, D. (2003a). Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island (Indian Ocean). *Canadian Journal of Botany*, 81(12):1293–1301.
- Baret, S., Nicolini, E., Le Bourgeois, T., and Strasberg, D. (2003b). Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirét, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany*, 91(1):39–48.
- Barlow, N. D. (1999). *Models in biological control: a field guide*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Barrigossi, J. A. F., Zimmermann, F. J. P., and Lima, P. S. (2002). Consumption rates and performance of *Erinnyis ello* L. on four cassava varieties. *Neotropical Entomology*, 31(3):429–433.
- Barry, R. G. (1992). Mountain climatology and past and potential future climatic changes in mountain regions: a review. *Mountain Research and Development*, 12:71–86.
- Barton, J., Fowler, S. V., Gianotti, A. F., Winks, C. J., De Beurs, M., Arnold, G. C., and Forrester, G. (2007). Successful biological control of mist flower (*Ageratina riparia*) in New Zealand: agent establishment, impact and benefits to the native flora. *Biological Control*, 40:370–385.
- Baty, F., Ritz, C., Charles, S., Brutsche, M., Flandrois, J.-P., and Delignette-Muller, M.-L. (2014). A toolbox for nonlinear regression in R: the package nlstools. *Journal of Statistical Software*.
- Bazykin, A. D. (1974). Sistema Volterra i uravnenie Mihaelisa–Menten. Voprosy Matematicheskoy Genetiki. Nauka, Novosibirsk.
- Becerra, J. X. (1994). Squirt-gun defense in *Bursera* and the chrysomelid counterploy. *Ecology*, 75(7):1991–1996.

- Becerra, J. X. (2003). Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(22):12804–12807.
- Becerra, J. X. and Venable, D. L. (1990). Rapid-terpene-bath and 'squirt-gun' defense in *Bursera schlechtendalii* and the counterploy of chrysomelid beetles. *Biotropica*, 22:320–323.
- Beddington, J. R., Free, C. A., and Lawton, J. H. (1975). Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 225:58–60.
- Beddington, J. R., Free, C. H., and Lawton, J. H. (1978). Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insect pests. *Nature*, 273:513–519.
- Beddington, J. R., Hassell, M. P., and Lawton, J. H. (1976). The components of arthropod predation: II. The predator rate of increase. *Journal of Animal Ecology*, 45:165–186.
- Beddington, J. R. and May, R. M. (1975). Time delays are not necessarily destabilizing. *Mathematical Biosciences*, 27:109–117.
- Beirne, B. P. (1985). Avoidable obstacles to colonization in classical biological control of insects. *Canadian Journal of Zoology*, 63(4):743–747.
- Bennett, F. D. (1999). *Vibrissina* sp. (Diptera: Tachinidae) a parasite of the seagrapple sawfly *Sericoceros krugii* (Hymenoptera: Argidae) in Puerto Rico: a new record. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 83:75–78.
- Benson, R. B. (1950). An introduction to the natural history of British sawflies. *Transactions of the Society of British Entomologists*, 10:45–142.
- Bernays, E. A. and Chapman, R. F. (1994). *Host-plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman & Hall, New York.
- Berryman, A. A. (1992). The origins and evolution of predator–prey theory. *Ecology*, 73:1530–1535.
- Berryman, A. A., Gutierrez, A. P., and Arditi, R. (1995). Credible, parsimonious and useful predator-prey models: a reply to abrams, gleeson, and sarnelle. *Ecology*, 76:1980–1985.
- Birch, L. C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *The Journal of Animal Ecology*, 17(1):15–26.
- Blank, S. M., Hara, H., Mikuláš, J., Csóka, G., Ciornei, C., Constantineanu, R., Constantineanu, I., Roller, L., Altenhofer, E., Huflejt, T., and Véték, G. (2010). *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera: Argidae): An East Asian pest of elms (*Ulmus* spp.) invading Europe. *European Journal of Entomology*, 107(3):357–367.
- Blossey, B. (1995). A comparison of various approaches for evaluating potential biological control agents using insects on *Lythrum salicaria*. *Biological Control*, 5:113–122.

- Blossey, B. (1999). Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biological Invasions*, 1:301–311.
- Blossey, B. and Notzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83(5):887–889.
- Blumenthal, D. M. (2006). Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9(7):887–895.
- Blümke, A. and Anderbrant, O. (1997). Oviposition pattern and behaviour of the pine sawfly *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera: Diprionidae). *Bulletin of Entomological Research*, 87:231–238.
- Boevé, J.-L., Rozenberg, R., Shinohara, A., and Schmidt, S. (2014). Toxic peptides occur frequently in pergid and argid sawfly larvae. *Plos One*, 9:e105301.
- Bonsall, M. B., van der Meijden, E., and Crawley, M. J. (2003). Contrasting dynamics in the same plant–herbivore interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(25):14932–14936.
- Boraschi, D., Peruquetti, R. C., and Del Lama, M. A. (2005). Biology, social behavior and sex-allocation of *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(2):253–263.
- Boukal, D. S. and Berec, L. (2002). Single-species models of the Allee effect: extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *Journal of Theoretical Biology*, 218(3):375–394.
- Boyd, D. W. and Cheatham, C. L. (2004). Evaluation of twelve genotypes of *Hibiscus* for resistance to hibiscus sawfly, *Atomacera decepta* Rohwer (Hymenoptera: Argidae). *Journal of Environmental Horticulture*, 22(3):170–172.
- Briese, D. T. (2004). Weed biological control: applying science to solve seemingly intractable problems. *Australian Journal of Entomology*, 43(3):304–317.
- Briese, D. T., Böttcher, S., Vitou, J., and Thomann, T. (2003). Prevalence and impact of the crown fly, *Botanophila spinosa*, on its host thistle, *Onopordum acanthium*, in southern France. *Acta Oecologica*, 24:77–86.
- Briese, D. T., Zapata, A., Andorno, A., and Perez-Camargo, G. (2002). A two-phase open-field test to evaluate the host-specificity of candidate biological control agents for *Heliotropium amplexicaule*. *Biological Control*, 25:259–272.
- Broughton, S. (2000). Review and Evaluation of Lantana Biocontrol Programs. *Biological Control*, 17(3):272–286.
- Brown, R. E. (1989). Biological control of tansy ragwort (*Senecio jacobaea*) in western oregon, usa, 1975-87. In *Proceedings of the VII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Rome, Italy, pp. 299–305.

- Brun, L. A., Sheppard, A. W., Delmotte, E., Hasan, S., and Jourdan, M. (1995). Development of cercospora blight epidemics and effect on the summer annual *Heliotropium europaeum* in the field. *Annals of Applied Biology*, 127:137–150.
- Brun, R., Reichert, P., and Kunsch, H. (2001). Practical identifiability analysis of large environmental simulation models. *Water Resources Research*, 37(4):1015–1030.
- Bruzzese, E. (1980). The phytophagous insect fauna of *Rubus* spp. (Rosaceae) in Victoria, a study on the biological control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). *Journal of the Australian Entomological Society*, 19:1–6.
- Buckingham, G. R. (2001). Quarantine host range studies with *Lophyrotoma zonalis*, an Australian sawfly of interest for biological control of melaleuca, *Melaleuca quinquenervia*, in Florida. *BioControl*, 46:363–386.
- Buckley, Y. M. (2008). Is modelling population dynamics useful for anything other than keeping a researcher busy? In *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. La Grande Motte, France, pp. 3–6.
- Buckley, Y. M., Briese, D. T., and Rees, M. (2003a). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. I. Using multi-level mixed-effects models for characterizing growth, survival and fecundity in a long-term data set. *Journal of Applied Ecology*, 40(3):481–493.
- Buckley, Y. M., Briese, D. T., and Rees, M. (2003b). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. II. Construction and use of an individual-based model to predict population dynamics and the effects of management strategies. *Journal of Applied Ecology*, 40(3):494–507.
- Buckley, Y. M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North, H., and Rees, M. (2005a). Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 42(6):1020–1030.
- Buckley, Y. M., Hinz, H. L., Matthies, D., and Rees, M. (2001). Interactions between density-dependent processes, population dynamics and control of an invasive plant species, *Tripleurospermum perforatum* (scentless chamomile). *Ecology Letters*, 4(6):551–558.
- Buckley, Y. M., Rees, M., Paynter, Q., and Lonsdale, M. (2004). Modelling integrated weed management of an invasive shrub in tropical Australia. *Journal of Applied Ecology*, 41(3):547–560.
- Buckley, Y. M., Rees, M., Sheppard, A. W., and Smyth, M. J. (2005b). Stable coexistence of an invasive plant and biocontrol agent: a parameterized coupled plant–herbivore model. *Journal of Applied Ecology*, 42(1):70–79.
- Byrne, M. J., Currin, S., and Hill, M. P. (2002). The influence of climate on the establishment and success of the biocontrol agent *Grantia spadicea*, released on *Solanum sisymbriifolium* in South Africa. *Biological Control*, 24:128–134.

- Cadet, T. (1977). *La végétation de l'île de La Réunion*. PhD thesis, University of Aix-Marseille, France. 312 p.
- Caldwell, M. M. (1971). Solar uv irradiation and the growth and development of higher plants. *Photophysiology*, 6:131–177.
- Campbell, A., Frazer, B. D., Gilbert, N., Gutierrez, A. P., and Mackauer, M. (1974). Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology*, 11(2):431–438.
- Cantrell, R. S. and Cosner, C. (2001). On the dynamics of predator-prey models with the Beddington-DeAngelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 257:206–222.
- Capinera, J. L. (2008). *Encyclopedia of Entomology. Volume 2*. Springer, New York.
- Caron, V., Moslih, F., Ede, E., and O'Dowd, D. J. (2011). An accidental biological control agent ? Host specificity of the willow sawfly *Nematus oligospilus* (Hymenoptera: Tenthredinidae) in Australia. *Australian Journal of Entomology*, 50:290–295.
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models. Second edition*. Sinauer Associated Inc., Sunderland.
- Catford, J. A., Jansson, R., and Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1):22–40.
- Caughley, G. and Lawton, J. H. (1981). *Plant-herbivore systems*. Theoretical Ecology: Principles and Applications. 2nd edition, Blackwell, Oxford, United Kingdom, pp. 132–166.
- Ceniceros Fuste, R. (2004). Etude de la biologie et de la spécificité de *Cibdela janthina* pour la lutte biologique contre *Rubus alceifolius*. Report, CIRAD, Saint-Pierre, La Réunion, France. 21 p.
- Chaboudez, P. and Sheppard, A. W. (1995). Are particular weeds more amenable to biological control? A reanalysis of mode of reproduction and life history. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 95–102.
- Chauhan, U. and Kaushal, P. (1999). *Arge fumipennis* Smith (Hymenoptera: Argidae): a serious pest of roses at Nauni - Solan H.P. *Insect Environment*, 5(3):106–107.
- Cheke, A. S. (1987). An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In Diamond, A. W., editor, *Studies of the Mascarene Islands Birds*, pages 5–89. Cambridge University Press.

- Ciesla, W. M. (2002). Observations on the life history and habits of a tropical sawfly, *Sericoceros mexicanus* Kirby (Hymenoptera: Argidae) on Roatán Island, Honduras. *The Forestry Chronicle*, 78(4):515–521.
- Clark, J. R., Stafne, E. T., Hall, H. K., and Finn, C. E. (2007). Blackberry breeding and genetics. *Plant Breeding Reviews*, 29:19–144.
- Clarke, A. R. and Zalucki, M. P. (2000). Foraging and vein-cutting behaviour of *Euploea core corinna* (W. S. Macleay) (Lepidoptera: Nymphalidae) caterpillars feeding on latex-bearing leaves. *Australian Journal of Entomology*, 39(4):283–290.
- Clewley, G. D., Eschen, R., Shaw, R. H., and Wright, D. J. (2012). The effectiveness of classical biological control of invasive plants. *Journal of Applied Ecology*, 49(6):1287–1295.
- Cloutier, D. and Watson, A. K. (1989). Application of modelling to biological weed control. In *Proceedings of the VII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Rome, Italy, pp. 6–16.
- Codella, S. G. and Raffa, K. F. (1993). Defense strategies of folivorous sawflies. In *Sawfly Life History Adaptations to Woody Plants*, chapter 10, pages 261–294. Academic Press, Inc.
- Codella, S. G. and Raffa, K. F. (1995). Contributions of female oviposition patterns and larval behavior to group defense in conifer sawflies (Hymenoptera: Diprionidae). *Oecologia*, 103(1):24–33.
- Coetzee, J. A., Byrne, M. J., and Hill, M. P. (2007). Predicting the distribution of *Eccritotarsus catarinensis*, a natural enemy released on water hyacinth in South Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(3):237–247.
- Colautti, R. I. and MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 10:135–141.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., and MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7(8):721–733.
- Conservatoire Botanique National de Mascarin (2010). Version électronique de l'Index de la flore vasculaire de La Réunion (Trachéophytes): status, menaces, et protections (Electronic version of the vascularflora Index of Réunion Island (Tracheophytes): status, threats and protections). Available at "<http://flore.cbnm.org>".
- Coombs, E. M., Clark, J. K., Piper, G. L., and Cofrancesco, A. F. (2004). *Biological control of invasive plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis. 467 pp.
- Coulson, J. R., Vail, P. V., Dix, M. E., Nordlund, D. A., and C, K. W. (2000). *110 years of biological control research and development in the United States Department of Agriculture: 1883–1993*. Washington D.C.: U.S. Dept. of Agriculture, Agricultural Research Service.

- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., and Grenfell, B. (1999). Inverse density dependence and the allee effect. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):405–410.
- Cox, M. L. (1996). The unusual larva and adult of the Oriental *Phaedon fulvescens* Weise (Coleoptera : Chrysomelidae : Chrysomelinae) : a potential biocontrol agent of *Rubus* in the Mascarenes. *Journal of Natural History*, 30(1):135–151.
- Craig, T. P. (2010). The resource regulation hypothesis and positive feedback loops in plant–herbivore interactions. *Population Ecology*, 52(4):461–473.
- Craig, T. P., Price, P. W., and Itami, J. K. (1992). Facultative sex ratio shifts by a herbivorous insect in response to variation in host plant quality. *Oecologia*, 92(2):153–161.
- Crawley, M. J. (1983). *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Crawley, M. J. (1986). The population biology of invaders. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London (B)*, 314:711–731.
- Crawley, M. J. (1989a). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34(1):531–562.
- Crawley, M. J. (1989b). Plant life-history and the success of weed biological control projects. In *Proceedings of the VII International Symposium on the Biological Control of Weeds*. Rome, Italy, pp. 6–11.
- Crawley, M. J. (1989c). The successes and failures of weed biocontrol using insects. *Biocontrol News and Information*, 10(3):213–223.
- Crosskey, R. W. (1964). A new genus and species of Australian Tachinidae (Diptera) parasitic on the sawfly *Zenarge turneri* Rohwer (Hymenoptera: Argidae). *Australian Journal of Entomology*, 3(1):18–22.
- Cruttwell-McFadyen, R. E. and Bennett, F. D. (1995). Potential biocontrol agents of *Portulaca oleracea* L. from the Neotropics. *Biological Control*, 5:189–195.
- Cullen, J. M. (1995). Predicting effectiveness: fact and fantasy. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 103–109.
- Daehler, C. C. (1998). The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 84(2):167–180.
- Davis, A. S., Landis, D. A., Nuzzo, V., Blossey, B., Gerber, E., and Hinz, H. L. (2006). Demographic models inform selection of biocontrol agents for garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Ecological Applications*, 16:2399–2410.

- Davis, M. and Thompson, K. (2000). Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81(3):226–230.
- Davis, M. A., Grime, J. P., and Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3):528–534.
- De Bach, P. (1974). *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 323 p.
- De Clercq, P., Mason, P. G., and Babendreier, D. (2011). Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl*, 56(4):681–698.
- de Cordemoy, J. E. (1892). Nos forêts. In *J. Rép. Réunion*. 'Le Ralliement'.
- de Cordemoy, J. E. (1895). Flore de l'île de la Réunion (Phanérogames, Cryptogames vasculaires, Muscinées) avec l'indication des propriétés économiques & industrielles des plantes. *Librairie des sciences naturelles Paul Klincksieck, Paris*. [Reprinted 1972, J. Cramer, Lehre].
- de Souza Dias, B. F. (1975). Comportamento pre-social de sinfitas do Brasil Central. 1. *Themos olfersii* (Klug) (Hymenoptera, Argidae). *Studia Entomologica*, 18:401–430.
- DeAngelis, D. L., Goldstein, R. A., and O'Neill, R. V. (1975). A model for trophic interaction. *Ecology*, 56:881–892.
- Dennis, B. (2002). Allee effects in stochastic populations. *Oikos*, 96(3):389–401.
- Dervin, S., Baret, S., Penin, L., and Sanchez, M. (2013). Régime alimentaire du grand gecko vert de Madagascar, *Phelsuma grandis* Gray, 1870 sur l'île de La Réunion (Squamata: Gekkonidae). *Cahiers scientifiques de l'Océan Indien occidental*, 4:29–38.
- Dhileepan, K. (2003). Seasonal variation in the effectiveness of the leaf-feeding beetle *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera: Chrysomelidae) and stem-galling moth *Epiblema strenuana* (Lepidoptera: Tortricidae) as biocontrol agents on the weed *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae). *Bulletin of Entomological Research*, 93(5):393–401.
- Dhileepan, K., Taylor, D. B. J., McCarthy, J., King, A., and Shabbir, A. (2013). Development of cat's claw creeper leaf-tying moth *Hypocosmia pyrochroma* (Lepidoptera: Pyralidae) at different temperatures: Implications for establishment as a biological control agent in Australia and South Africa. *Biological Control*, 67(2):194–202.
- Dhileepan, K., Treviño, M., and Raghu, S. (2005). Effect of temperature on the survival of *Aconophora compressa* Walker (Hemiptera: Membracidae): implications for weed bio-control. *Australian Journal of Entomology*, 44:457–462.
- di Castri, F. (1989). *History of biological invasions with special emphasis on the Old World*. Pages 1–30 in J. Drake, F. di Castri, R. Groves, F. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmànek and M. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.

- Dillon, P. M., Lowrie, S., and McKey, D. (1983). Disarming the 'Evil Woman': petiole constriction by a sphingid larva circumvents mechanical defenses of its host plant, *Cnidoscolus urens* (Euphorbiaceae). *Biotropica*, 15:112–116.
- Ding, J., Fu, W., Reardon, R., Wu, Y., and Zhang, G. (2004). Exploratory survey in China for potential insect biocontrol agents of mile-a-minute weed, *Polygonum perfoliatum* L., in Eastern USA. *Biological Control*, 30:487–495.
- Dussourd, D. E. (1993). Foraging with finesse: caterpillar adaptations for circumventing plant defenses. In *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging* (ed. N. E. Stamp and T. M. Casey). London: Chapman & Hall, pp. 92–131.
- Dussourd, D. E. and Denno, R. F. (1991). Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology*, 72:1383–1396.
- Dussourd, D. E. and Denno, R. F. (1994). Host range of generalist caterpillars: trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology*, 75:69–78.
- Dussourd, D. E. and Eisner, T. (1987). Vein-cutting behavior: insect counterploy to the latex defense of plants. *Science*, 237(4817):898–901.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical models in biology*. McGraw-Hill, New York.
- Efron, B. and Tibshirani, R. J. (1993). *An Introduction to the Bootstrap*. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Eilenberg, J., Hajek, A., and Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46:387–400.
- Elpino-Campos, A. (2012). Feeding behavior of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) larvae on passion vines. *Acta Ethologica*, 15:107–118.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen Co., London. 181 p.
- Essl, F., Dullinger, S., Moser, D., Rabitsch, W., and Kleinbauer, I. (2012). Vulnerability of mires under climate change: implications for nature conservation and climate change adaptation. *Biodiversity and Conservation*, 21(3):655–669.
- FAO (1996). Code of conduct for the import and release of exotic biological control agents. *International Standards for Phytosanitary Measures*, 3:19.
- Fenili, G. (1981). Studies on Hymenoptera Symphyta: *Arge enodis* Linnaeus pest of *Salix babylonica*, taxonomic morphology, Italy.1. *Redia-giornale di zoologia*, 4(64):13–51.
- Firn, J., Moore, J. L., MacDougall, A. S., Borer, E. T., Seabloom, E. W., HilleRisLambers, J., Harpole, W. S., Cleland, E. E., Brown, C. S., Knops, J. M., et al. (2011). Abundance of introduced species at home predicts abundance away in herbaceous communities. *Ecology Letters*, 14:274–281.

- Flake, D. M., Behere, G. T., Firake, P. D., Rajkhoa, D. J., Azad Thakur, N. S., Saini, M. S., Rahman, Z., and Ngachan, S. V. (2013). *Arge xanthogaster* (Hymenoptera: Argidae): a new threat to rose plants in Meghalaya, India. *Florida Entomologist*, 96(4):1298–1304.
- Fowler, S. V. and Griffin, D. (1995). The effect of multi-species herbivory on shoot growth in gorse *Ulex europaeus*. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Lincoln University, Canterbury, New Zealand, pp. 579–584.
- Fowler, S. V., Harman, H. M., Memmott, J., Peterson, P., Smith, L., Julien, M. H., Sforza, R., Bon, M. C., Evans, H. C., and Hatcher, P. E. (2008). Release strategies in weed biocontrol: how well are we doing and is there room for improvement? In *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. La Grande Motte, France, pp. 495–502.
- Freckleton, R. P. and Watkinson, A. R. (1998). Predicting the determinants of weed abundance: a model for the population dynamics of *Chenopodium album* in sugar beet. *Journal of Applied Ecology*, 35(6):904–920.
- Friedmann, F. (1997). Rosaceae. In J. Bosser, T. Cadet, W. M. and Guého, J., editors, *Flore des Mascareignes. La Réunion, Maurice, Rodrigues*, volume 81, pages 1–11. ORSTOM (Organisme de Recherche de Sciences et Techniques d'Outre-Mer), Paris, France.
- Gard, B. (2005). Étude de *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera : Tenthredinidae) et *Alcidodes* sp. (Coleoptera : Curculionidae) agents potentiels de lutte biologique contre *Rubus alceifolius* (Rosaceae) plante envahissante à la Réunion. *Master report. ENSAM, Montpellier, France*. 54 p.
- Gardner, D. E., Smith, W. C., and Markin, G. P. (1995). Biological control of alien plants in natural areas of Hawaii. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 2–7.
- Gargominy, O. (2003). *Biodiversité et conservation dans les collectivités française d'outre-mer*. Comité français pour l'UICN, coll. Planète Nature, 246 p.
- Gassmann, A. (1996). Classical biological control of weeds with insects: a case for emphasizing agent demography. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 171–175.
- Gassmann, A. and Schroeder, D. (1995). The search for effective biological control agents in Europe: history and lessons from leafy spurge (*Euphorbia esula* L.) and cypress spurge (*Euphorbia cyparissias* L.). *Biological Control*, 5:466–477.
- Geiger, R., Aron, R. H., and Todhunter, P. (1995). *The climate near the ground*. 5th edn, Vieweg, Wiesbaden.
- Gerber, E., Hinz, H. L., and Blossey, B. (2007a). Impact of the belowground herbivore and potential biological control agent, *Ceutorhynchus scrobicollis*, on *Alliaria petiolata* performance. *Biological Control*, 42:355–364.

- Gerber, E., Hinz, H. L., and Blossey, B. (2007b). Interaction of specialist root and shoot herbivores of *Alliaria petiolata* and their impact on plant performance and reproduction. *Ecological Entomology*, 32:357–365.
- Getz, W. M. (1991). A unified approach to multispecies modeling. *Natural Resource Modeling*, 5:393–421.
- Gillman, M. P. and Crawley, M. J. (1990). A comparative evaluation of models of cinnabar moth dynamics. *Oecologia*, 82(4):437–445.
- Ginzburg, L. R. (1998). Assuming reproduction to be a function of consumption raises doubts about some popular predator–prey models. *Journal of Animal Ecology*, 67(2):325–327.
- Goolsby, J. A., Spencer, D., and Whitehand, L. (2009). Pre-release assessment of impact on *Arundo donax* by the candidate biological control agents *Tetramesa romana* (Hymenoptera: Eurytomidae) and *Rhizaspidiotus donacis* (Hemiptera: Diaspididae) under quarantine conditions. *Southwestern Entomologist*, 34:359–376.
- Goolsby, J. A., van Klinken, R. D., and Palmer, W. A. (2006). Maximising the contribution of native-range studies towards the identification and prioritisation of weed biocontrol agents. *Australian Journal of Entomology*, 45(4):276–286.
- Goolsby, J. A., Wright, A. D., and Pemberton, R. W. (2003). Exploratory surveys in Australia and Asia for natural enemies of Old World climbing fern, *Lygodium microphyllum*: Lygodiaceae. *Biological Control*, 28(1):33–46.
- Goolsby, J. A., Zonneveld, R., and Bourne, A. (2004). Prerelease assessment of impact on biomass production of an invasive weed, *Lygodium microphyllum* (Lygodiaceae: Pteridophyta), by a potential biological control agent, *Floracarus perrepae* (Acariformes: Eriophyidae). *Environmental Entomology*, 33(4):997–1002.
- Gourlay, A. H., Wittenberg, R., Hill, R. L., Spiers, A. G., and Fowler, S. V. (2000). The biological control programme against *Clematis vitalba* in New Zealand. In *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp. 799–806.
- Grevstad, F. S. (1996). Establishment of weed control agents under the influences of demographic stochasticity, environmental variability, and Allee effects. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 19–26.
- Grevstad, F. S. (1999). Factors influencing the chance of population establishment: implications for release strategies in biocontrol. *Ecological Applications*, 9(4):1439–1447.
- Grevstad, F. S., Coombs, E. M., and McEvoy, P. B. (2013). Revisiting Release Strategies in Biological Control of Weeds: Are We Using Enough Releases? In *Proceedings of the XIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Waikoloa, Hawaii, USA, pp. 368–376.

- Guillerm, J. L., Le Floch, E., Maillet, J., and Boulet, C. (1990). *The invading weeds within the Western Mediterranean Basin*. In: di Castri E., Hansen A. J., Debussche M. (eds.) Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. Kluwer Academic Press, Dordrecht. pp. 61–84.
- Gurney, W. S. C., McCauley, E., Nisbet, R. M., and Murdoch, W. W. (1990). The physiological ecology of *Daphnia*: a dynamic model of growth and reproduction. *Ecology*, 71:716–732.
- Gutierrez, A. P. (1992). Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: the metabolic pool model as a paradigm. *Ecology*, pages 1552–1563.
- Hagen, S. B., Jepsen, J. U., Ims, R. A., and Yoccoz, N. G. (2007). Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-arctic birch forest: a response to recent climate warming? *Ecography*, 30(2):299–307.
- Haines, M. L., Emberson, R. M., Sheppard, A., Syrett, P., Withers, T. M., and Worner, S. P. (2013). Implications of individual variation in insect behavior for host specificity testing in weed biocontrol. *BioControl*, 58(5):703–713.
- Hairston, N. G., Smith, F. E., and Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94:421–425.
- Hale, J. K. (1977). *Theory of Functional Differential Equations*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Hale, J. K. and Koçak, H. (1991). *Dynamics and Bifurcation*. Springer-Verlag, New York.
- Halley, J. M. and Dempster, J. P. (1996). The spatial population dynamics of insects exploiting a patchy food resource: a model study of local persistence. *Journal of Applied Ecology*, 33:439–454.
- Halstead, A. J. (2004). Berberis sawfly, *Arge berberidis* Schrank (Hymenoptera: Argidae), a pest new to Britain. *British Journal of Entomology and Natural History*, 17:131–135.
- Hamer, K. C., Hill, J. K., Mustafa, N., Benedick, S., Sherratt, T. N., Chey, V. K., and Maryati, M. (2005). Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forests: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4):417–425.
- Hanley, M. E. and Goulson, D. (2003). Introduced weeds pollinated by introduced bees: Cause or effect? *Weed Biology and Management*, 3(4):204–212.
- Harizanova, V., Stoeva, A., and Rector, B. G. (2012). Host range testing and biology of *Abia sericea* (Cimbricidae), a candidate for biological control of invasive teasels (*Dipsacus* spp.) in North America. *Journal of Hymenoptera Research*, 28:1–11.
- Harris, P. (1991). Classical biocontrol of weeds: its definition, selection of effective agents, and administrative-political problems. *The Canadian Entomologist*, 123:827–849.

- Hassell, M. P. (1978). *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hayes, A. J., Gourlay, A. H., and Hill, R. L. (1996). Population dynamics of an introduced biological control agent for gorse in New Zealand: a simulation study. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 357–363.
- Hayes, K. R. and Barry, S. C. (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, 10(4):483–506.
- Heads, P. A. and Lawton, J. H. (1985). Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology*, 10:29–42.
- Heimpel, G. E. and de Boer, J. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53:209–230.
- Heywood, V. H. (1989). *Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants*. Pages 31–60 in J. Drake, F. di Castri, R. Groves, F. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmànek and M. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.
- Hight, S. D., Horiuchi, I., Vitorino, M. D., Wikler, C., and Pedrosa-Macedo, J. H. (2003). Biology, host specificity tests, and risk assessment of the sawfly *Heteroppeya hubrichi*, a potential biological control agent of *Schinus terebinthifolius* in Hawaii. *BioControl*, 48:461–476.
- Hill, R. L., Gourlay, A. H., and Winks, C. J. (1993). Choosing gorse spider mite strains to improve establishment in different climates. In *Proceedings of the 6th Australasian Grasslands Invertebrate Ecology Conference, RA Prestidge (Ed.)*. AgResearch, Hamilton, New Zealand.
- Hivert, J. (2003). Plantes exotiques envahissantes: état des méthodes de lutte mises en oeuvre par l'Office National des Forêts à La Réunion. *Réunion, ONF-Réunion*.
- Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3):489–513.
- Hoffmann, J. H. (1990). Interactions between three weevil species in the biocontrol of *Sesbania punicea* (Fabaceae): the role of simulation models in evaluation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 32:77–87.
- Hoffmann, J. H. and Moran, V. C. (1998). The population dynamics of an introduced tree, *Sesbania punicea*, in South Africa, in response to long-term damage caused by different combinations of three species of biological control agents. *Oecologia*, 114:343–348.
- Hoffmann, J. H. and Moran, V. C. (1999). *A review of the agents and factors that have contributed to the successful biological control of Sesbania punicea (Cav.) Benth. (Papilionaceae) in South Africa*. In Olckers, T. and Hill, M. P. (eds.). *African Entomology. Biological*

- Control of Weeds in South Africa (1990–1998). *African Entomology Memoir No. 1*: 75–79. Entomological Society of Southern Africa.
- Holling, C. S. (1959a). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91:385–398.
- Holling, C. S. (1959b). The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91:293–320.
- Holloway, J. K. and Huffaker, C. B. (1951). The role of *Chrysolina gemellata* in the biological control of klamath weed. *Journal of Economic Entomology*, 44(2):244–247.
- Hopper, K. R. and Roush, R. T. (1993). Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology*, 18(4):321–331.
- Hough-Goldstein, J., Mayer, M. A., Hudson, W., Robbins, G., Morrison, P., and Reardon, R. (2009). Monitored releases of *Rhinoncomimus latipes* (Coleoptera: Curculionidae), a biological control agent of mile-a-minute weed (*Persicaria perfoliata*), 2004–2008. *Biological Control*, 51(3):450–457.
- Hsu, S.-B., Hwang, T.-W., and Kuang, Y. (2001). Global analysis of the Michaelis–Menten type ratio–dependent predator–prey system. *Journal of Mathematical Biology*, 42(6):489–506.
- Hufbauer, R. A. and Roderick, G. K. (2005). Microevolution in biological control: mechanisms, patterns, and processes. *Biological control*, 35(3):227–239.
- Huffaker, C. B. (1957). Fundamentals of biological control of weeds. *Hilgardia*, 27:101–157.
- Huffaker, C. B. and Kennett, C. E. (1959). A ten-year study of vegetational changes associated with biological control of klamath weed. *Journal of Range Management*, 12(2):69–82.
- Hulme, P. E. (2006). Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology*, 43(5):835–847.
- Hunt-Joshi, T. R., Blossey, B., and Root, R. B. (2004). Root and leaf herbivory on *Lythrum salicaria*: implications for plant performance and communities. *Ecological Applications*, 14:1574–1589.
- Hutchinson, G. E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 50:221–246.
- Hwang, T.-W. (2003). Global analysis of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 281(1):395–401.
- Hwang, T.-W. (2004). Uniqueness of limit cycles of the predator-prey system with beddington-deangelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 290:113–122.

- Jenkins, N. L. and Hoffmann, A. A. (2001). Distribution of *Drosophila serrata* Malloch (Diptera: Drosophilidae) in Australia with particular reference to the southern border. *Australian Journal of Entomology*, 40(1):41–48.
- Jervis, M. and Vilhelmsen, L. (2000). Mouthpart evolution in adults of the basal, 'symphytan', hymenopteran lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(1):121–146.
- Jeschke, J. M. (2008). Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity and Distributions*, 14(6):913–916.
- Jian-Sheng, W., Ju-Yong, S., and Hong-Bin, Z. (1996). Studies on biology of *Arge geei* Rohwer. *Entomological Knowledge*, 33:87–90.
- Jolivet, P. (1984). *Phaedon fulvescens* Weise (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomilinae) un auxilliaire possible dans le contrôle des *Rubus* aux tropiques. *Bulletin de la Société Linéenne de Lyon*, 53:235–246.
- Jonsen, I. D., Bouchier, R. S., and Roland, J. (2007). Influence of dispersal, stochasticity, and an Allee effect on the persistence of weed biocontrol introductions. *Ecological Modelling*, 203(3):521–526.
- Jost, C., Arino, O., and Arditi, R. (1999). About deterministic extinction in ratio-dependent predator-prey models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61:19–32.
- Julien, M., McFadyen, R., and Cullen, J. M. (2012). *Biological control of weeds in Australia*. Melbourne Australia: CSIRO Publishing. 648 p.
- Julien, M. H., Bourne, A. S., and Low, V. H. K. (1992). Growth of the weed *Alternanthera philoxeroides* (Martius) Grisebach, (alligator weed) in aquatic and terrestrial habitats in Australia. *Plant Protection Quarterly*, 7:1–7.
- Julien, M. H. and Griffiths, M. W. (1998). *Biological Control of Weeds: a World Catalogue of Agents and their Target Weeds*. Wallingford, Oxford: CAB Int. 4th ed. 223 p.
- Julien, M. H., Harley, K. L. S., Wright, A. D., Cilliers, C. J., Hill, M. P., Center, T. D., Cordo, H. A., and Cofrancesco, A. F. (1996). International cooperation and linkages in the management of water hyacinth with emphasis on biological control. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 273–282.
- Jupp, P. W. and Cullen, J. M. (1996). Expected and observed effects of the mite *Aculus hyperici* on St John's wort, *Hypericum perforatum*, in Australia. In *Proceedings of IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 365–370.
- Kalkmann, C. (1993). *Rosaceae*. In Foundation Flora Malesiana, editor, *Flora Malesiana*, volume 11, pages 227–351. Rijksherbarium, Leiden, The Netherlands.

- Kannan, R., Oelrichs, P. B., Thamsborg, S. M., and Williams, D. H. (1988). Identification of the octapeptide lophyrotomin in the European birch sawfly *Arge pullata*. *Toxicon*, 26:224–226.
- Karimpour, Y. (2008a). Biology of the Rumex leaf defoliator sawfly *Kokujewia ectrapela* Konow (Hymenoptera: Argidae) in Urmia region. In *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. La Grande Motte, France, p. 250.
- Karimpour, Y. (2008b). Host-specificity and potential of *Kokujewia ectrapela* for the control of *Emex* spp. In *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. La Grande Motte, France, p. 357.
- Keane, R. M. and Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4):164–170.
- Keith, P. (2002). Freshwater fish and decapod crustacean populations on Réunion island, with an assessment of species introductions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 364:97–107.
- Kelly, C. A. (1998). Effects of variable life history and insect herbivores on reproduction in *Solidago macrophylla* (Asteraceae) on an elevational gradient. *The American Midland Naturalist*, 139(2):243–254.
- Kelly, D. and McCallum, K. (1995). Evaluating the impact of *Rhinocyllus conicus* on *Carduus nutans* in New Zealand. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*, pages 205–211. Lincoln University, Canterbury, New Zealand, pp. 205–211.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., and Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23):9322–9327.
- Kleinschmidt, H. E. and Johnson, R. W. (1977). *Weeds of Queensland*. Queensland Department of Primary Industries, Brisbane, Australia, 469 p.
- Kogan, M. (1998). Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual Review of Entomology*, 43:242–270.
- Kok, L. T. and Mays, W. T. (1991). Successful biological control of plumeless thistle, *Carduus acanthoides* L. [Campanulatae: Asteraceae (= compositae)], by *Trichosirocalus horridus* (Panzer) (Coleoptera: Curculionidae) in Virginia. *Biological Control*, 1(3):197–202.
- Kolar, C. S. and Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4):199–204.
- Kollmann, J., Steinger, T., and Roy, B. A. (2000). Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis. *American Journal of Botany*, 87(11):1592–1598.

- Koptur, S. (1985). Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology*, 66:1639–1650.
- Korner, C. and Diemer, M. (1987). In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1(3):179–194.
- Kosola, K. R., Dickmann, D. I., Paul, E., and Parry, D. (2001). Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia*, 129(1):65–74.
- Kovalev, O. V. (1989). New factors of efficiency of phytophages: a solitary population wave and succession process. In *Proceedings of the VII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Rome, Italy, pp. 51–53.
- Kriticos, D. J. (2003). *The roles of ecological models in evaluating weed biological control agents and projects*. In: Improving the Selection, Testing and Evaluation of Weed Biological Control Agents. CRC Technical Series No. 7 (eds H Spafford Jacob & DT Briese), pp. 69–74. CRC for Australian Weed Management, Adelaide, Australia.
- Kriticos, D. J., Watt, M. S., Withers, T. M., Leriche, A., and Watson, M. C. (2009). A process-based population dynamics model to explore target and non-target impacts of a biological control agent. *Ecological Modelling*, 220(17):2035–2050.
- Krug, R. M. and Richardson, D. M. (2014). Modelling the effect of two biocontrol agents on the invasive alien tree *Acacia cyclops*—Flowering, seed production and agent survival. *Ecological Modelling*, 278:100–113.
- Laaidi, M., Laaidi, K., Besancenot, J.-P., and Thibaudon, M. (2003). Ragweed in france: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma & Immunology*, 91(2):195–201.
- Lactin, D. J., Holliday, N. J., Johnson, D. L., and Craigen, R. (1995). Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology*, 24(1):68–75.
- Lago, P. K. and Stanford, D. F. (1989). Phytophagous insects associated with cultivated marijuana, *Cannabis sativa*, in northern Mississippi. *Journal of Entomological Science*, 24:437–445.
- Lake, E. C., Hough-Goldstein, J., Shropshire, K. J., and d'Amico, V. (2011). Establishment and dispersal of the biological control weevil *Rhinoncomimus latipes* on mile-a-minute weed, *Persicaria perfoliata*. *Biological control*, 58(3):294–301.
- Lake, J. C. and Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117(2):215–226.

- Lakhani, K. H. and Dempster, J. P. (1981). Cinnabar moth and its food plant, ragwort: further analysis of a simple interaction model. *Journal of Animal Ecology*, 50:231–249.
- Larson, D. L., Grace, J. B., and Larson, J. L. (2008). Long-term dynamics of leafy spurge (*Euphorbia esula*) and its biocontrol agent, flea beetles in the genus *Aphthona*. *Biological Control*, 47(2):250–256.
- Larson, D. L., Phillips-Mao, L., Quiram, G., Sharpe, L., Stark, R., Sugita, S., and Weiler, A. (2011). A framework for sustainable invasive species management: Environmental, social, and economic objectives. *Journal of environmental management*, 92(1):14–22.
- Lavergne, C., Rameau, J. C., and Figier, J. (1999). The invasive woody weed *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri* threatens native forests on La Réunion. *Biological Invasions*, 1(4):377–392.
- Lavergne, R. (1978). Les pestes végétales de l'île de La Réunion. *Info Nature*, 16:9–60.
- Lawton, J. H. (1985). Ecological theory and choice of biological control agents. In *Proceedings of the VI International Symposium on Biological Control of Weeds*. Vancouver, Canada, pp. 12–26.
- Le Bourgeois, T. (1998). Etude sur la lutte biologique contre la peste végétale *Rubus alceifolius* à La Réunion. Etape n°1 Bibliographie. France, Montpellier, CIRAD.
- Le Bourgeois, T., Baret, S., and Desmier de Chenon, R. (2013). Biological control of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion Island (Indian Ocean): from investigations on the plant to the release of the biological control agent *Cibdela janthina* (Argidae). In *Proceedings of the XIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Waikoloa, Hawaii, USA, pp. 153–160.
- Lee, C. E. and Gelembiuk, G. W. (2008). Evolutionary origins of invasive populations. *Evolutionary Applications*, 1(3):427–448.
- Leigh Jr, E. G. (1981). The average lifetime of a population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 90(2):213–239.
- Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183–212.
- Leslie, P. H. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35:213–245.
- Lewis, M. A. and Kareiva, P. (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Population Biology*, 43(2):141–158.
- Liu, H. and Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8(7):1535–1545.

- Liu, Z. and Yuan, R. (2004). Stability and bifurcation in a delayed predator-prey system with Beddington-DeAngelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 296:521–537.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4):133–137.
- Logan, J. A., Wollkind, D. J., Hoyt, S. C., and Tanigoshi, L. K. (1976). An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environmental Entomology*, 5(6):1133–1140.
- Lonsdale, W., Farrell, G., and Wilson, C. (1995). Biological control of a tropical weed: a population model and experiment for *Sida acuta*. *Journal of Applied Ecology*, 32:391–399.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins.
- Louda, S. M., Pemberton, R. W., Johnson, M. T., and Follett, P. A. (2003). Nontarget effects – the achilles’ heel of biological control? retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Review of Entomology*, 48:365–396.
- Lowmann, M. D. (1985). Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology*, 10(7–24).
- Luck, R. F. (1990). Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 5:196–199.
- Lym, R. G. and Nelson, J. A. (2000). Biological control of leafy spurge (*Euphorbia esula*) with *Aphthona* spp. along railroad right-of-ways. *Weed Technology*, 14(3):642–646.
- MacDonald, I. A. W. (1989). Stratégie de recherche et de gestion pour le contrôle à long terme des pestes végétales à La Réunion. *Unpubl. Report to the Conseil Régional de La Réunion*, 16 p.
- MacDonald, I. A. W., Thébaud, C., Strahm, W. A., and Strasberg, D. (1991). Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation*, 18:51–61.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3):689–710.
- Mahmood, K. and Ullah, M. (2011). Additions to the knowledge of taxonomy and biology of *Arge simlaensis* (Cameron) (Argidae: Hymenoptera) in rain fed conditions of Punjab (Pakistan). *Pakistan Journal of Zoology*, 43(4):821–823.
- Malthus, T. R. (1798). *An essay on the principle of population*. Penguin Books, Harmondsworth, England, reprinted in 1970 edition.

- Mandon-Dalger, I. (2002). *Sélection de l'habitat et dynamique d'invasion d'un oiseau introduit, le cas du Bulbul orphée à La Réunion*. PhD thesis, Université de Rennes 1, France, 209 pp.
- Martin, R. J. and Carnahan, J. A. (1983). A population model for noogoora burr (*Xanthium occidentale*). *Australian Rangeland Journal*, 5:54–62.
- Mathieu, A., Dumont, Y., Chiroleu, F., Duyck, P.-F., Flores, O., Lebreton, G., Reynaud, B., and Quilici, S. (2014). Predicting the altitudinal distribution of an introduced phytophagous insect against an invasive alien plant from laboratory controlled experiments: case of *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) and *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in La Réunion. *BioControl*, 59:461–471.
- May, B. and Coetzee, J. (2013). Comparisons of the thermal physiology of water hyacinth biological control agents: predicting establishment and distribution pre-and post-release. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(3):241–250.
- May, R. M. (1974). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCauley, E., Nisbet, R. M., Murdoch, W. W., de Roos, A. M., and Gurney, W. S. C. (1999). Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments. *Nature*, 402:653–656.
- McClay, A. S. (1995). Beyond “before-and-after”: experimental design and evaluation in classical weed biological control. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 213–219.
- McClay, A. S. and Balciunas, J. K. (2005). The role of pre-release efficacy assessment in selecting classical biological control agents for weeds—applying the Anna Karenina principle. *Biological Control*, 35(3):197–207.
- McEvoy, P. B. and Coombs, E. M. (1999). Biological control of plant invaders: regional patterns, field experiments, and structured population models. *Ecological Applications*, 9(2):387–401.
- McEvoy, P. B., Cox, C., and Coombs, E. (1991). Successful biological control of ragwort, *Senecio jacobaea*, by introduced insects in Oregon. *Ecological Applications*, 1:430–442.
- McFadyen, R. E. (1998). Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43:369–393.
- McFadyen, R. E. C. (2000). Successes in biological control of weeds. In *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp. 3–14.
- McFadyen, R. E. C. and Jacob, H. S. (2004). Insects for the biocontrol of weeds: predicting parasitism levels in the new country. In *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*. CSIRO, Canberra, Australia, pp. 135–140.

- McNeely, J. A., Mooney, H. A., Neville, L. E., Schei, P., and Waage, J. K. (2001). *A global strategy on invasive alien species*. World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Medina, A. M. and Lopes, P. P. (2014). Seasonality in the dung beetle community in a Brazilian tropical dry forest: Do small changes make a difference ? *Journal of Insect Science*, 14(123).
- Memmott, J., Fowler, S. V., Harman, H. M., Hayes, L. M., Moran, V. C., and Hoffmann, J. H. (1996). How best to release a biological control agent. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 291–296.
- Meyer, J. Y., Taputuarai, R., and Killgore, E. (2008). Dissemination and impacts of the fungal pathogen, *Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *miconiae*, on the invasive alien tree, *Miconia calvenscens*. In *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. La Grande Motte, France, pp. 22–27.
- Miller, J. K., Roketenetz, L., and Garris, H. (2011). Modeling the interaction between the exotic invasive aquatic macrophyte *Myriophyllum spicatum* and the native biocontrol agent *Euhrychiopsis lecontei* to improve augmented management programs. *BioControl*, 56(6):935–945.
- Miller, T. E. X., Louda, S. M., Rose, K. A., and Eckberg, J. O. (2009). Impacts of insect herbivory on cactus population dynamics: experimental demography across an environmental gradient. *Ecological Monographs*, 79(1):155–172.
- Mills, N. J. and Getz, W. M. (1996). Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*, 92(2):121–143.
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., et al. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9(6):726–740.
- Mooney, H. A. and Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10):5446–5451.
- Moran, V. C. and Hoffmann, J. H. (1989). The effects of herbivory by a weevil species, acting alone and unrestrained by natural enemies, on growth and phenology of the weed *Sesbania punicea*. *Journal of Applied Ecology*, 26:967–977.
- Moran, V. C. and Zimmermann, H. G. (1991). Biological control of jointed cactus, *Opuntia aurantiaca* (Cactaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 37(1):5–27.
- Morin, L., Reid, A. M., Sims-Chilton, N. M., Buckley, Y. M., Dhileepan, K., Hastwell, G. T., Nordblom, T. L., and Raghu, S. (2009). Review of approaches to evaluate the effectiveness of weed biological control agents. *Biological Control*, 51(1):1–15.

- Morley, B. D. and Toelken, H. R. (1983). *Flowering plants in Australia*. Rigby, Adelaide.
- Morozov, A. Y. (2010). Emergence of Holling type III zooplankton functional response: bringing together field evidence and mathematical modelling. *Journal of Theoretical Biology*, 265(1):45–54.
- Mourer-Chauviré, C., Bour, R., Ribes, S., and Moutou, F. (1999). The avifauna of Reunion Island (Mascarene Islands) at the time of the arrival of the first Europeans. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89:1–38.
- Murali, K. S. and Sukumar, R. (1993). Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia*, 94:114–119.
- Murdoch, W. W. (1973). The functional response of predators. *Journal of Applied Ecology*, 10:335–342.
- Murdoch, W. W., Nisbet, R. M., Blythe, S. P., Gurney, W. S. C., and Reeve, J. D. (1987). An invulnerable age class and stability in delay-differential parasitoid-host models. *American Naturalist*, 129:263–282.
- Myers, J. H. (1987). *Population outbreaks of introduced insects: lessons from the biological control of weeds*. In P. Barbosa and J. C. Shultz (eds) *Insect outbreaks*, Academic Press, San Diego, USA, pp. 173–193.
- Myers, J. H., Jackson, C., Quinn, H., White, S. R., and Cory, J. S. (2009). Successful biological control of diffuse knapweed, *Centaurea diffusa*, in British Columbia, Canada. *Biological Control*, 50(1):66–72.
- Myers, J. H., Risley, C., and Eng, R. (1989). The ability of plants to compensate for insect attack: why biological control of weeds with insects is so difficult. In *Proceedings of VII International Symposium on the Biological Control of Weed*. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 6–11.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., and Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853–858.
- Nestel, D., Dickschen, F., and Altieri, M. A. (1994). Seasonal and spatial population loads of a tropical insect: the case of the coffee leaf-miner in Mexico. *Ecological Entomology*, 19(2):159–167.
- Nicholson, A. J. and Bailey, V. A. (1935). The Balance of Animal Populations. Part I. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, pages 551–598.
- Nisbet, R. M., McCauley, E., De Roos, A. M., Murdoch, W. W., and Gurney, W. S. C. (1991). Population dynamics and element recycling in an aquatic plant-herbivore system. *Theoretical Population Biology*, 40(2):125–147.

- Nordlund, D. A. (1996). Biological control, integrated pest management and conceptual models. *Biocontrol News and Information*, 17:35–44.
- Nybom, H. (1988). Apomixis versus sexuality in blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 160:207–218.
- Ooi, P. A. C. (1992). Biological control of weeds in Malaysian plantations. In *Proceedings of the 1st International Weed Control Congress*. Weed Science Society of Victoria, Melbourne, Australia, pp. 248–255.
- Owadally, M. (1960). Some forest pests and diseases in Mauritius. *Revue agriculture sucrière de l'île Maurice*, 59:76–94.
- Parker, I. M. (2000). Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications*, 10(3):726–743.
- Paynter, Q. (2005). Evaluating the impact of a biological control agent *Carmentis mimosa* on the woody wetland weed *Mimosa pigra* in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 42:1054–1062.
- Pemberton, R. W. (2000). Predictable risk to native plants in weed biological control. *Oecologia*, 125(4):489–494.
- Peschken, D. P. and McClay, A. S. (1995). Picking the target: a revision of McClay's scoring system to determine the suitability of a weed for classical biological control. In *Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds*. Lincoln University, Canterbury, New Zealand, pp. 137–143.
- Petre, C.-A., Detrain, C., and Boevé, J. L. (2007). Anti-predator defence mechanisms in sawfly larvae of *Arge* (Hymenoptera, Argidae). *Journal of Insect Physiology*, 53(7):668–675.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., and Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1):53–65.
- Pimentel, D., Zuniga, R., and Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52:273–288.
- Porcar, M., Gómez, F., Gruppe, A., Gómez-Pajuelo, A., Segura, I., and Schröder, R. (2008). Hymenopteran specificity of *Bacillus thuringiensis* strain PS86Q3. *Biological Control*, 45(3):427–432.
- Powell, R. D. (1989). The functional forms of density-dependent birth and death rates in diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) explain why it has not been controlled by *Urophora affinis*, *U. quadrifasciata* and *Sphenoptera jugoslavica*. In *Proceedings of the VII International Symposium on Biological Control of Weeds*, pages 195–202. Rome, Italy.
- Price, P. W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62:244–251.

- Price, P. W. (2000). Host plant resource quality, insect herbivores and biocontrol. In *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp. 583–590.
- Probst, J.-M. (1997). *Les animaux de La Réunion: guide d'identification des oiseaux, mammifères, reptiles et amphibiens*. Éditions Azalées, 1–167.
- Pujol, G., Iooss, B., and Janon, A. (2012). Package 'sensitivity'. R Project.
- Quere, P. (1990). *Le problème des pestes végétales sur l'île de La Réunion*. Rapport de l'Office National Des Forêts. ONF, France.
- R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raghu, S., Dhileepan, K., and Scanlan, J. C. (2007). Predicting risk and benefit a priori in biological control of invasive plant species: A systems modelling approach. *Ecological Modelling*, 208:247–262.
- Raghu, S., Wilson, J. R., and Dhileepan, K. (2006). Refining the process of agent selection through understanding plant demography and plant response to herbivory. *Australian Journal of Entomology*, 45(4):308–316.
- Ramula, S., Knight, T. M., Burns, J. H., and Buckley, Y. M. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 45(4):1124–1133.
- Rees, M. and Hill, R. L. (2001). Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. *Journal of Applied Ecology*, 38(2):364–377.
- Rees, M. and Paynter, Q. (1997). Biological control of scotch broom: modelling the determinants of abundance and the potential impact of introduced insect herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 34:1203–1221.
- Regas-Williams, K. A. and Habeck, D. H. (1979). Life history of a poison-ivy sawfly *Arge humeralis* (Beauvois) (Hymenoptera: Argidae). *Florida Entomologist*, 62(4):356–363.
- Régnière, J., Powell, J., Bentz, B., and Nealis, V. (2012). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5):634–47.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., d'Antonio, C. M., Milton, S. J., and Rejmanek, M. (2000a). Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75:65–93.
- Richardson, D. M. and Higgins, S. I. (1998). *Pines as invaders in the southern hemisphere*. In *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 450–473.

- Richardson, D. M. and Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3):409–431.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., and West, C. J. (2000b). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2):93–107.
- Ricker, W. E. (1941). The consumption of young sockeye salmon by predaceous fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 5(3):293–313.
- Robinet, C., Liebhold, A., and Gray, D. (2007). Variation in developmental time affects mating success and Allee effects. *Oikos*, 116(7):1227–1237.
- Rodriguez-Cabal, M. A., Barrios-Garcia, M. N., and Simberloff, D. (2009). Across island and continents, mammals are more successful invaders than birds (reply). *Diversity and Distributions*, 15(5):911–912.
- Room, P. M., Harley, K. L. S., Forno, I. W., and Sands, D. P. A. (1981). Successful biological control of the floating weed *Salvinia*. *Nature*, 294:78–80.
- Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171:385–387.
- Rosenzweig, M. L. and MacArthur, R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist*, pages 209–223.
- Saini, M. S. and Thind, A. S. (1989). Revision of genus *Cibdela* Konow from India (Insecta, Hymenoptera, Symphyta: Argidae). *Reichenbachia Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 26(24):135–143.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., and Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459):1770–1774.
- Saltelli, A., Tarantola, S., and Chan, K. P. S. (1999). A quantitative model-independent method for global analysis of model output. *Technometrics*, 41:39–56.
- Saponari, M., Boscia, D., Nigro, F., and Martelli, G. P. (2013). Identification of DNA sequences related to *Xylella fastidiosa* in oleander, almond and olive trees exhibiting leaf scorch symptoms in Apulia (Southern Italy). *Journal of Plant Pathology*, 95:668.
- Sax, D. F., Gaines, S. D., and Brown, J. H. (2002). Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American Naturalist*, 160(6):766–783.

- Schmidt, S., Walter, G. H., Grigg, J., and Moore, C. J. (2006). Sexual communication and host plant associations of Australian pergid sawflies (Hymenoptera: Symphyta: Pergidae). *Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects*. Goecke & Evers, Keltern, pp. 173–193.
- Schooler, S. S., Salau, B., Julien, M. H., and Ives, A. R. (2011). Alternative stable states explain unpredictable biological control of *Salvinia molesta* in Kakadu. *Science*, 470:86–89.
- Schroeder, D. and Goeden, R. (1986). The search for arthropod natural enemies of introduced weeds for biological control—in theory and practice. *Biocontrol News and Information*, 7:147–155.
- Shaw, R. H., Bryner, S., and Tanner, R. (2009). The life history and host range of the Japanese knotweed psyllid, *Aphalara itadori* Shinji: Potentially the first classical biological weed control agent for the European Union. *Biological Control*, 49(2):105–113.
- Shea, K. and Kelly, D. (1998). Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications*, 8(3):824–832.
- Shea, K. and Possingham, H. P. (2000). Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology*, 37(1):77–86.
- Sheppard, A., Smyth, M., and Swirepik, A. (2001). The impact of a root-crown weevil and pasture competition on the winter annual *Echium plantagineum*. *Journal of Applied Ecology*, 38(2):291–300.
- Sigala, P. and Lavergne, C. (1996). Les plantes exotiques envahissantes des forêts indigènes de l'île de La Réunion : perspectives de lutte biologique. In *Proceedings of IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa.
- Simberloff, D. and Stiling, P. (1996). How risky is biological control? *Ecology*, 77(7):1965–1974.
- Sims, N. M., Buckley, Y. M., Zalucki, M. P., and Reid, A. (2006). The use of models in long-term post-release biological control evaluation. In *Proceedings of the 15th Australian Weeds Conference*. Weed Management Society of South Australia, pp. 601–604.
- Smith, D. R. and Díaz, E. A. B. (2001). A new species of *Sericoceros* Konow (Hymenoptera: Argidae) damaging villetana trees, *Triplaris caracasana* Cham. (Polygonaceae) in Paraguay. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 103:217–221.
- Smith, D. R. and Janzen, D. H. (2003). Food plants and life histories of sawflies of the family Argidae (Hymenoptera) in Costa Rica, with descriptions of two new species. *Journal of Hymenoptera Research*, 12:193–208.
- Smith, D. R., Wright, A. D., Winotai, A., and Desmier de Chenon, R. (2002). Studies on *Neostromboceros albicomus* (Konow) (Hymenoptera: Tenthredinidae), a potential biological control

- agent for the old world climbing fern, with notes on two other species of *Neostromboceros*. *Journal of Hymenoptera Research*, 11:142–151.
- Smith, L. M., Ravlin, F. W., Kok, L. T., and Mays, W. T. (1984). Seasonal model of the interaction between *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) and its weed host, *Carduus thoermeri* (Campanulatae: Asteraceae). *Environmental Entomology*, 13:1417–1426.
- Smith, M. C., Holt, J., and Webb, M. (1993). Population model of the parasitic weed *Striga hermonthica* (Scrophulariaceae) to investigate the potential of *Smicronyx umbrinus* (Coleoptera: Curculionidae) for biological control in Mali. *Crop Protection*, 12:470–476.
- Smith, M. C., Reeder, R. H., and Thomas, M. B. (1997). A model to determine the potential for biological control of *Rottboellia cochinchinensis* with the head smut *Sporisorium ophiuri*. *Journal of Applied Ecology*, pages 388–398.
- Soetaert, K. and J, H. P. M. (2009). *A practical guide to ecological modelling: using R as a simulation platform*. Springer-Verlag, New York.
- Soetaert, K. and Petzoldt, T. (2010). Inverse modelling sensitivity and Monte Carlo analysis in R using package FME. *Journal of Statistical Software*, 33(3):1–28.
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18:1–35.
- Soltis, P. S. and Soltis, D. E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, 60:561–588.
- Soubeyran, Y. (2008). Espèces exotiques envahissantes dans les collectivités françaises d'outre-mer. *Etat des lieux et recommandations*. Comité français de l'UICN.
- Soulères, O. (1991). Le problème des exotiques envahissantes à La Réunion. *ONF Bull. Tech.*, 21:123–130.
- Stephens, A. E. A., Krannitz, P. G., and Myers, J. H. (2009). Plant community changes after the reduction of an invasive rangeland weed, diffuse knapweed, *Centaurea diffusa*. *Biological Control*, 51(1):140–146.
- Stephens, P. A. and Sutherland, W. J. (1999). Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):401–405.
- Stokes, K. E., Buckley, Y. M., and Sheppard, A. W. (2006). A modelling approach to estimate the effect of exotic pollinators on exotic weed population dynamics: bumblebees and broom in Australia. *Diversity and Distributions*, 12(5):593–600.
- Story, J. M., Callan, N. W., Corn, J. G., and White, L. J. (2006). Decline of spotted knapweed density at two sites in western Montana with large populations of the introduced root weevil, *Cyphocleonus achates* (Fahraeus). *Biological Control*, 38:227–232.

- Strasberg, D. (1995). Processus d'invasion par les plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie*, 26(3):169–180.
- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D. M., Baret, S., Dupont, J., and Cowling, R. M. (2005). An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 14(12):3015–3032.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., and Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11):645–651.
- Strohm, S. and Tyson, R. (2009). The effect of habitat fragmentation on cyclic population dynamics: a numerical study. *Bulletin of Mathematical Biology*, 71(6):1323–1348.
- Suarez, A. V. and Tsutsui, N. D. (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17(1):351–360.
- Suckling, D. M. and Sforza, R. F. H. (2014). What magnitude are observed non-target impacts from weed biocontrol? *PloS One*, 9(1):e84847.
- Suzuki, S. (1998). Leaf phenology, seasonal changes in leaf quality and herbivory pattern of *Sanguisorba tenuifolia* at different altitudes. *Oecologia*, 117:169–176.
- Syrett, P., Briese, D. T., and Hoffmann, J. H. (2000). Success in biological control of terrestrial weeds by arthropods. In *Biological control: measures of success*, pages 189–230. (eds. Gurr G. & Wratten S.), Kluwer, Dordrecht.
- Tallamy, D. W. (1985). Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology*, 66:1574–1579.
- Tanner, J. T. (1975). The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology*, pages 855–867.
- Taylor, C. M. and Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8(8):895–908.
- Tenow, O. and Nilssen, A. (1990). Egg cold hardiness and topoclimatic limitations to outbreaks of *Epirrita autumnata* in northern Fennoscandia. *Journal of Applied Ecology*, 27:723–734.
- Thébaud, C. (1989). Contribution à l'étude des plantes étrangères envahissantes à La Réunion. *Institut de Recherche Agronomique Tropicale-Office National des Forêts, Saint-Denis, La Réunion, France*, 49 p.
- Thomas, M. B. and Reid, A. M. (2007). Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants? *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9):447–453.
- Thomas, P. A. and Room, P. M. (1986). Successful control of the floating weed *Salvinia molesta* in Papua New Guinea: a useful biological invasion neutralizes a disastrous one. *Environmental Conservation*, 13:242–248.

- Thompson, M. M. (1997). Survey of chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae: Rosoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84:128–164.
- Tisdale, R. A. and Wagner, M. R. (1991). Oviposition behavior of *Neodiprion fulviceps* (Cresson) (Hymenoptera: Diprionidae) on ponderosa pine. *Journal of Insect Behavior*, 4(5):609–617.
- Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Turchin, P. and Batzli, G. O. (2001). Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*, 82:1521–1534.
- Turchin, P. and Hanski, I. (1997). An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *The American Naturalist*, 149(5):842–874.
- Tyson, R., Haines, S., and Hodges, K. E. (2010). Modelling the Canada lynx and snowshoe hare population cycle: the role of specialist predators. *Theoretical Ecology*, 3(2):97–111.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., and Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8):1345–1351.
- van Achterberg, C. and Desmier de Chenon, R. (2009). The first report of the biology of *Proterops borneoensis* Szépligeti (Hymenoptera: Braconidae: Ichneutinae), with the description of a new species from China. *Journal of Natural History*, 43(11-12):619–633.
- van den Bosch, R., Messenger, P. S., and Gutierrez, A. P. (1982). *An introduction to biological control*. Plenum, New York.
- van der Meijden, E., Nisbet, R. M., and Crawley, M. J. (1998). The dynamics of a herbivore-plant interaction, the cinnabar moth and ragwort. In *Insect Populations*, pages 291–308. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- van Klinken, R. D. and Raghu, S. (2006). A scientific approach to agent selection. *Australian Journal of Entomology*, 45(4):253–258.
- Van Thuan, N. (1968). *Flore du Cambodge, du Laos, et du Vietnam*. Fascicule 7: Rosaceae II (*Rubus*). Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Van Thuan, N. (1970). Flora of Thailand. *Thailand Institute of Science and Technological Research, Bangkok, Thailand*, vol. II:41–61.
- Verhulst, P. F. (1838). Notice sur la loi que la population suit son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*, 10:113–121.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., and Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7):702–708.

- Vitousek, P. M., d'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., and Westbrooks, R. (1997a). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1):1–16.
- Vitousek, P. M., d'Antonio, C. M., Loope, L. L., and Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5):468–478.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., and Melillo, J. M. (1997b). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325):494–499.
- Volterra, V. (1926a). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558–560.
- Volterra, V. (1926b). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della Reale Accademia Nazionale dei Lincei*, 2:31–113.
- Volterra, V. (1931). *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Vilars, Paris.
- von Foerster, H. (1959). Some remarks on changing populations. *The kinetics of cellular proliferation*.
- Wagner, M. R., McCullough, D. G., and Di Matteo, J. M. (1986). Life history of *Neodiprion fulviceps* (Cresson), a ponderosa pine feeding sawfly (Hymenoptera: Diprionidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88(2):221–226.
- Wahlberg, N. (2001). The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 55:522–537.
- Wan, F.-H. and Harris, P. (1997). Use of risk analysis for screening weed biocontrol agents: *Altica carduorum* Guer.(Coleoptera: Chrysomelidae) from China as a biocontrol agent of *Cirsium arvense* (L.) Scop. in North America. *Biocontrol Science and Technology*, 7(3):299–308.
- Wapshere, A. J. (1974). A strategy for evaluating the safety of organisms for biological weed control. *Annals of Applied Biology*, 77(2):201–211.
- Wapshere, A. J. (1975). A protocol for programmes for biological control of weeds. *Pest Articles & News Summaries*, 21(3):295–303.
- Watkinson, A. R., Lonsdale, W. M., and Andrew, M. H. (1989). Modelling the population dynamics of an annual plant *Sorghum intrans* in the wet-dry tropics. *Journal of Ecology*, 77:162–181.
- Wickler, C., Pedrosa-Macedo, J. H., Vitorino, M. D., Caxambú, M. G., and Smith, C. W. (2000). Strawberry guava (*Psidium cattleianum*) – Prospects for biological control. In *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp. 659–665.

- Williamson, M. and Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6):1661–1666.
- Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist*, 112:1017–1045.
- Wong, H. R. (1954). Common sawflies feeding on white birch in the forested areas of Manitoba and Saskatchewan. *The Canadian Entomologist*, 86(4):154–158.
- Woodburn, T. L., Moran, V. C., and Hoffmann, J. H. (1996). Interspecific competition between *Rhinocyllus conicus* and *Urophora solstitialis*, two biocontrol agents released in Australia against *Carduus nutans*. In *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa, pp. 409–415.
- Yang, J.-Y., Kim, H.-H., Lee, D., Lee, S.-M., Shin, H.-C., and Choo, H.-Y. (2007). Biological control of *Arge captiva*, *Arge pagana pagana*, and *Arge similis* with entomopathogenic nematodes. *Journal of Korean Forestry Society*, 96(1):1–6.
- Ying, Q. and Chang-Yuan, F. (1992). Biology and control of the sawfly *Arge przhewalskii* Guss. *Acta Entomologica Sinica*, 35:200–207.
- Zaitzev, V. F., Reznik, S. Y., Volkovitsh, M. G., Dolgovskaya, M. Y., Konstantinov, A. S., and Spencer, N. R. (2004). Prospects for the search for weed biocontrol agents in Russia. In *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*. CSIRO, Canberra, Australia, pp. 203–207.
- Zalucki, M. P. and Van Klinken, R. D. (2006). Predicting population dynamics of weed biological control agents: science or gazing into crystal balls? *Australian Journal of Entomology*, 45(4):331–344.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.