



**HAL**  
open science

# Déterminants environnementaux locaux, paysagers et macroclimatiques des relations plante-insecte dans les agrosystèmes : le cas de la drosophile envahissante *Drosophila suzukii* et des plantes à fruits charnus

Romain Ulmer

► **To cite this version:**

Romain Ulmer. Déterminants environnementaux locaux, paysagers et macroclimatiques des relations plante-insecte dans les agrosystèmes : le cas de la drosophile envahissante *Drosophila suzukii* et des plantes à fruits charnus. Agronomie. Université de Picardie Jules Verne, 2022. Français. NNT : 2022AMIE0062 . tel-04144860

**HAL Id: tel-04144860**

**<https://theses.hal.science/tel-04144860v1>**

Submitted on 28 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.



## Thèse de Doctorat

*Mention : Biologie des populations et écologie*  
*Spécialité : Sciences Ecologiques : Ecologie, Evolution et Biodiversité*

présentée à l'Ecole Doctorale en Sciences, Technologie, Santé (EDSTS 585)

de l'Université de Picardie Jules Verne

par

**Romain Ulmer**

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Picardie Jules Verne

*Déterminants environnementaux locaux, paysagers et macroclimatiques des relations plante-insecte dans les agrosystèmes : le cas de la drosophile envahissante *Drosophila suzukii* et des plantes à fruits charnus*

Soutenue le 18 octobre 2022 après avis des rapporteurs, devant le jury d'examen :

M. Michaël Aubert, Professeur, Université de Rouen	Président du jury - Examineur
M <sup>me</sup> Marlène Goubault-Body, Professeure, Université de Tours	Rapporteure
M <sup>me</sup> Stéphanie Bankhead, Maître de Conférences HDR, Université d'Orléans	Rapporteure
M. Frédéric Dubois, Professeur, UPJV	Examineur
M. Olivier Chabrierie, Maître de Conférences HDR, UPJV	Directeur
M <sup>me</sup> Aude Couty, Maître de Conférences, UPJV	Co-Directrice





“I am dying by inches, from not having anybody to talk to about insects...”

Charles Darwin, 1858

## Remerciements

Avant d'entamer cette section je tiens à remercier les membres du jury d'avoir bien voulu évaluer mon travail. Merci aux deux rapporteuses Marlène Goubault-Body et Stephanie Bankhead, ainsi qu'aux examinateurs Michaël Aubert et Frédéric Dubois. Merci également au Ministère français de l'agriculture et de l'alimentation ainsi qu'au réseau Terralia qui ont financé la majorité des travaux présentés dans cette thèse dans le contexte du projet CASDAR DS2.



---

Je voudrais en premier lieu remercier les lois des probabilités. Les statistiques n'ont jamais été mon fort, ce n'est un secret pour personne, pourtant j'aimerais faire un rapide calcul de probabilités. Sachant qu'il y a environ 9 millions de chercheurs sur la planète d'après l'UNESCO, la probabilité de tomber sur le meilleur encadrant du monde est de 0,00000011. C'est déjà très faible. Toutefois, la probabilité de tomber sur les 3 meilleurs encadrants du monde est quant à elle d'une chance sur 729 milliards de milliards, ce qu'on peut sans mal qualifier de très très faible. Les lois des probabilités postulent qu'avec assez de temps, un milliard de singes tapant au hasard sur un milliard de machines à écrire finiront par rédiger Hamlet, c'est le paradoxe du singe savant. Par le même raisonnement, sur un milliard de doctorants encadrés par 3 milliards d'encadrants, il y en aura bien un qui finira par être encadré par les 3 meilleurs du monde. Et bien voilà, ce doctorant c'est moi. Dans cet univers où nous sommes tous des singes savants tapant au hasard sur une machine, je suis votre Hamlet. J'arrête là cette métaphore bancaire qui, vous l'aurez compris, sert avant tout à montrer à quel point je vous suis reconnaissant de m'avoir encadré durant ces 4 années (pour éviter les conflits, précisons quand même que ce pour quoi je remercie l'un ne fait pas pour autant défaut chez les autres) :

**Olivier**, merci pour ton accueil, ton soutien sans faille, ta participation et ton implication. Merci pour le travail que tu as fourni quand le mien ne suffisait pas, pour

ton aide sur les statistiques comme pour les mots de motivations quand la mienne faiblissait.

**Aude**, merci pour ta gentillesse, pour ton sérieux, pour m'avoir poussé quand c'était nécessaire, pour m'avoir accueilli à de nombreuses reprises, pour les pâtisseries que tu ramenais.

**Patrice**, mon encadrant officieux mais pas moins important à mes yeux. Merci pour ta disponibilité, pour ta sincérité, pour tes blagues souvent gênantes mais toujours drôles même si je faisais mine d'être dépité.

A vous trois vous avez toujours été là quand j'en avais besoin, vous avez toujours su répondre à mes attentes et à mes questions. Grâce à vous, et ce dès mon stage de Master 2, pour la première fois je me levais pour aller travailler non pas par obligation, mais avec une vraie envie. Une envie de travailler sur un sujet qui me plaît, une envie de retrouver une équipe et une ambiance qui me donnait le sourire. C'est majoritairement grâce à ça que j'ai eu l'envie de continuer sur une thèse avec vous par la suite. Je n'aurais pas pu rêver d'une meilleure équipe d'encadrants

Merci également à tous les autres membres du labo que je ne pourrai pas remercier individuellement ici et qui ont contribué à faire de cet endroit un lieu de travail agréable. Merci en particulier à Guillaume Decocq, directeur de l'unité, pour avoir accepté de m'accueillir au sein de l'unité EDYSAN. Merci à Pedro pour son aide régulière sur R et sur les stats, Françoise pour son travail essentiel sur tous les aspects techniques de ma recherche et son aide sur la pose des pièges, Yvelise puis Marine pour s'être occupé de l'élevage des drosophiles si importantes pour mon travail, Géraldine pour sa jovialité toujours prête à m'aider sur des questions d'enseignement, Arnaud pour avoir pris part à mon comité de suivi de thèse et pour les clés de sa maison, et tous les autres qui, d'une manière ou d'une, ont participé à faire de cette thèse ce qu'elle est aujourd'hui. Merci aussi au professeur Matthieu Chauvat qui a également pris part à mon comité de suivi de thèse.

Merci aux différents stagiaires qui ont eu la chance inouïe de travailler sous ma tutelle. Justine, Nicolas et Alice, la team comptage de mouches. Sans vos talents d'identificateur de droso, je n'aurais sûrement pas eu le temps de tout compter moi-même. Et Fausta, merci pour ton travail toujours de qualité sur l'article pyracantha et pour ton introduction à la politique qui ne m'a pas quitté depuis. Merci aussi à Eva,

Jérémy et Margot qui, même s'ils sont restés peu de temps, n'en ont pas moins contribué au travail présenté dans cette thèse

Merci à mes potes Thomas, Théo et Benoît pour les soirées au bar, les parties de fléchettes et de jeux de société, les échanges d'insectes ou les bagarres en armure. Quand on partage un bureau c'est important d'y mettre une bonne ambiance et de ce point de vu là vous avez été parfaits. Merci aussi à mon copain Fabien et ma Tata Stef. On a chacun nos vies maintenant, mais c'est toujours autant un plaisir de vous retrouver comme si on s'était quitté la veille. Et bien sûr merci à tous les autres que je ne peux pas citer exhaustivement ici.

Merci à mes différents colocs Gaëtan, Guyotte, Seb et Eloïse, pour la bonne ambiance à la maison, les super soirées passées ensemble et les rires partagés. C'est rare d'avoir une colocation avec une telle énergie, et quand on travaille sur une thèse, c'est important d'être bien chez soi.

Merci à Anaïs et Aurélie d'avoir chacune partagé une période de ma vie durant ce doctorat. Nos vies ont pris des directions différentes mais vous m'avez toutes les deux beaucoup apporté, chacune à votre manière. Mon moral, ma motivation et donc la qualité de cette thèse n'aurait sûrement pas été les mêmes sans vos présences respectives.

Merci à ma famille, qui n'est peut-être pas la plus grande du monde mais qui compte plus que tout pour moi et que j'aime de tout mon cœur. Maman, Papa, je sais que je vous ai causé beaucoup d'inquiétudes mais vous avez toujours été derrière moi. Dans les moments où je n'étais pas loin d'abandonner, c'est en pensant à vous que j'ai trouvé la force de continuer. J'ai fait cette thèse avec toujours en tête l'objectif de vous rendre fiers et je sais que vous l'êtes. Pas parce-que je pense avoir fait un super boulot, mais parce-que je sais que même si ce n'est pas le cas, vous n'êtes pas ce genre de parents dont la fierté envers leurs enfants s'arrête aux résultats académiques. Mamie, merci d'être resté la gentille grand-mère supportrice que tu as toujours été. Sans le savoir, beaucoup de gens te doivent des remerciements pour m'avoir donné le gout de la cuisine et de la pâtisserie qui m'ont accompagné durant ces années. Lucie et Mathieu, vous êtes ce que j'ai de plus proche d'une sœur et d'un frère. Je suis content

qu'on ait pu se voir plusieurs fois durant cette thèse, même si j'aurais aimé que ce soit encore plus souvent. Laurent, tu as ouvert la voie aux docteurs dans la famille Ulmer, comme ta fille j'apporte ma pierre à l'édifice. Et enfin une pensée particulière pour Nicole. Nous ne nous étions pas beaucoup vus et c'est maintenant trop tard pour y remédier, mais nous portons le même nom et j'essaierai de continuer à le faire briller.

Merci aussi à Aglaé, Philippe et toute ma communauté de macroarthropodes plus ou moins locaux. Vous vous en fichez sûrement, mais vous aussi m'avez aidé, à votre manière, à tenir le coup jusqu'au bout. Les jours où je n'avais pas envie de me lever ni de faire quoi que ce soit, c'est souvent la nécessité d'aller chercher du troène pour les chenilles ou des feuilles mortes pour les coléos qui m'a poussé à sortir et à m'aérer la tête.

Et enfin, un merci tout spécial au docteur Leo Sternbach sans qui cette thèse n'aurait peut-être pas vu le jour.



## Table des matières

Préambule.....	1
Introduction générale.....	2
<b>1. Le succès des espèces exotiques envahissantes .....</b>	<b>2</b>
1.1. Définition de l'invasion biologique .....	2
1.2. Processus d'invasion .....	4
1.3. Les causes du succès d'invasion.....	8
<i>i. Rôle des caractéristiques de l'espèce introduite .....</i>	<i>8</i>
<i>ii. Rôle des caractéristiques de l'environnement             d'introduction.....</i>	<i>10</i>
1.4. Les conséquences de l'invasion .....	14
<b>2. L'environnement, élément clé dans la relation plante-insecte .</b>	<b>15</b>
2.1. Influence de l'environnement sur la relation plante hôte-insecte à différentes échelles.....	16
<i>i. Echelle macroclimatique .....</i>	<i>16</i>
<i>ii. Echelle paysagère.....</i>	<i>18</i>
<i>iii. Echelle locale.....</i>	<i>20</i>
2.2. Le cas particulier des agrosystèmes.....	20
<i>i. La relation plante-insecte dans les agrosystèmes.....</i>	<i>21</i>
<i>ii. Intégration de l'environnement proche dans les modalités             de gestion des ravageurs.....</i>	<i>22</i>
<b>3. <i>Drosophila suzukii</i>, espèce exotique envahissante et ravageur des cultures de fruits .....</b>	<b>23</b>
3.1. Particularités de l'espèce .....	23
<i>i. Place au sein des drosophiles.....</i>	<i>23</i>
<i>ii. Cycle biologique et caractéristiques morphologiques de             l'espèce .....</i>	<i>25</i>
<i>iii. Niche écologique de l'espèce.....</i>	<i>27</i>

a.	Espèces de plantes hôtes .....	28
b.	Préférences écologiques .....	28
3.2.	Un processus d'invasion rapide .....	29
i.	<i>Origine géographique de l'espèce</i> .....	29
ii.	<i>Zones envahies et historique de l'invasion</i> .....	29
iii.	<i>Causes du succès de l'invasion</i> .....	31
iv.	<i>Conséquences économiques et écologiques</i> .....	32
3.3.	Etat des solutions de lutte actuelles .....	34
i.	<i>Lutte chimique de synthèse</i> .....	34
ii.	<i>Biocontrôle</i> .....	35
	Objectifs de la thèse et démarche générale .....	40
	Chapitre 1 : Rôle de l'environnement dans le succès d'invasion de <i>D. suzukii</i> à différentes échelles .....	43
	Présentation du chapitre.....	43
	<b>1. Impact des facteurs environnementaux à plusieurs échelles sur la relation <i>D. suzukii</i>-plante hôte</b> .....	43
	<b>2. <i>D. suzukii</i> en zone urbaine : dynamique saisonnière, intégration à la communauté des Drosophilidés et rôle des facteurs environnementaux</b> .....	92
	Chapitre 2 : Vers des méthodes innovantes et durables de lutte biologique contre <i>D. suzukii</i> : le biocontrôle par les macroarthropodes locaux et les plantes-pièges .....	143
	Présentation du chapitre.....	143
	<b>1. Prédation et impact des macroarthropodes locaux sur le comportement de ponte de <i>D. suzukii</i></b> .....	143
	<b>2. Le <i>Pyracantha</i> comme plante-piège pour réduire l'infestation des cultures de fruits par <i>D. suzukii</i></b> .....	172
	Discussion générale .....	198
	<b>1. Diversité des relations entre <i>D. suzukii</i> et son environnement biotique et abiotique</b> .....	200

1.1. Intégration de <i>D. suzukii</i> au sein des communautés locales de macroarthropodes .....	200
1.2. Relations entre <i>D. suzukii</i> et les plantes à fruits charnus .....	204
1.3. <i>D. suzukii</i> , une espèce très sensible aux variations de son environnement .....	206
1.4. Dynamique temporelle des populations de <i>D. suzukii</i> et variabilité des conditions environnementales .....	209
<b>2. Vers une meilleure prise en compte des facteurs environnementaux dans la gestion de <i>D. suzukii</i> ?.....</b>	<b>211</b>
1. De nouveaux outils dans la lutte contre le ravageur .....	211
2. Améliorer la gestion des habitats non-agricoles pour réduire les dégâts en champs .....	213
<b>Conclusions et perspectives de recherche.....</b>	<b>214</b>
Bibliographie.....	217

## Liste des Figures

**Figure 1.** Cadre unifié de l'invasion adapté d'après Blackburn et al. (2011).

**Figure 2.** Illustration de l'effet de fondation décrit par Mayr (1954).

**Figure 3.** Illustration des concepts de niche écologique de Hutchinson (1957) et Soberón et Peterson (2005).

**Figure 4.** Illustration de l'impact de la proximité phylogénétique et/ou fonctionnelle entre une espèce introduite et les espèces autochtones sur quatre mécanismes jouant sur le succès d'invasion. Adapté d'après Mitchell et al. (2006).

**Figure 5.** Nombres d'espèces envahissantes en Europe parmi les 5 principaux taxons d'eucaryotes.

**Figure 6.** Phylogénie de *Drosophila suzukii* au sein du genre *Drosophila* (Rota-Stabelli et al., 2013).

**Figure 7.** Etapes du cycle de vie de *Drosophila suzukii*. (Rossi-Stacconi, Oregon State University, 2019).

**Figure 8.** Mâle (gauche) et femelle (droite) de *Drosophila suzukii* en morphe estival (N. Gompel).

**Figure 9.** Comparaison de l'ovipositeur de femelle *D. suzukii* avec celui des femelles de 3 espèces françaises communes du genre *Drosophila* (Hauser, 2011)

**Figure 10.** Mâles *D. suzukii* présentant un morphe estival, intermédiaire et hivernal, de gauche à droite respectivement (Photo : R. Ulmer).

**Figure 11.** Répartition mondiale connue de *D. suzukii* d'après la littérature et les bases de données scientifiques en 2022 (complété d'après Ørsted & Ørsted, 2019).

**Figure 12.** Représentation synthétique des travaux menés dans le premier chapitre de cette thèse.

**Figure 13.** Schéma synthétique illustrant la diversité des interactions entre les facteurs environnementaux et le ravageur *D. suzukii* ainsi que les différentes échelles d'action de ces facteurs.

## Préambule

Les activités humaines sont à l'origine de très nombreuses perturbations des écosystèmes. En particulier, les échanges et déplacements à large échelle conduisent à l'introduction non-intentionnelle de nombreuses espèces hors de leurs aires de répartition d'origine. Ces espèces, si leur expansion et leur prolifération deviennent par la suite problématique pour les écosystèmes ou les activités de l'homme, sont alors qualifiées d'espèces envahissantes. L'accentuation des mouvements d'espèces d'origine anthropique durant le siècle dernier a ainsi conduit à un nombre croissant d'invasions biologiques. Parmi ces cas d'invasions, certains sont d'autant plus problématiques que l'espèce en question altère les écosystèmes envahis, mais occasionne également des dégâts sur les productions humaines, notamment en agriculture. Dans ce contexte, l'intérêt de la thématique de ma thèse est double. En m'intéressant à l'étude d'un cas récent d'invasion biologique par un ravageur de cultures, j'ai développé une approche à la fois fondamentale et appliquée. Comprendre l'écologie d'un ravageur est en effet essentiel dans l'optique de réduire ses dégâts dans les cultures mais également son impact sur les écosystèmes.

L'organisme modèle étudié durant ce travail est *Drosophila suzukii*. Cet insecte diptère, récemment introduit dans plusieurs parties du monde, cause d'importants dégâts sur de nombreuses cultures fruitières (fraise, cerise, framboise...). Bien que cette espèce soit très étudiée depuis une dizaine d'années, son écologie en milieu naturel reste assez peu connue. Ces travaux s'intègrent principalement au projet CASDAR-DS2, j'ai également participé dans une moindre mesure au projet SURPAS. Mon travail a consisté à enrichir les connaissances concernant le déterminisme environnemental de *D. suzukii*, notamment en étudiant l'impact des variables locales, paysagères et climatiques sur ses populations. J'ai également cherché à comprendre comment les relations entre *D. suzukii* et les éléments biotiques de son environnement (en particulier les espèces de plantes non cultivées et les arthropodes locaux) pourraient nous aider à réduire les dommages causés aux cultures.

# Introduction générale

## 1. Le succès des espèces exotiques envahissantes

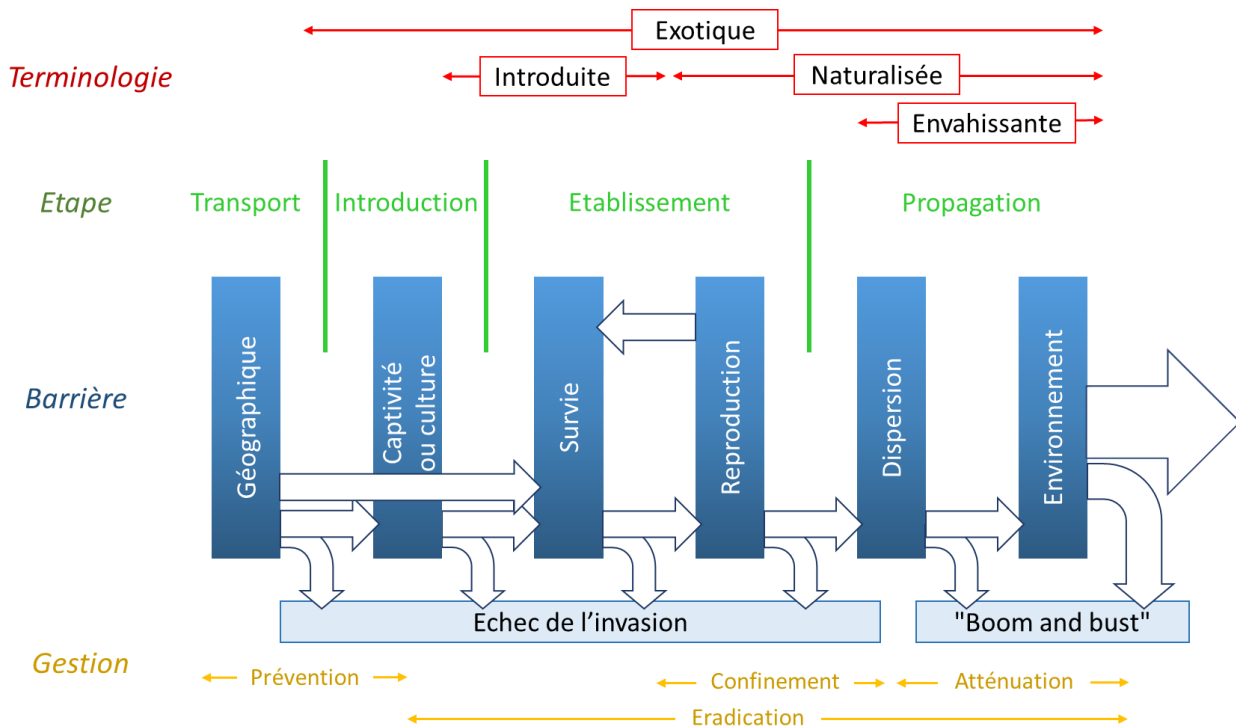
Si les invasions biologiques ne sont pas un phénomène récent (Williamson & Griffiths, 1996), l'augmentation drastique de leur fréquence depuis le XXème siècle a donné lieu à un intérêt grandissant de la part de la communauté scientifique ces deux dernières décennies (Seebens et al. 2017 ; Chabrierie et al. 2019). Ces invasions biologiques constituent en effet un problème écologique majeur car elles représentent une menace pour la biodiversité (Blackburn et al., 2014; Kenis et al., 2009) et sont notamment la principale cause de disparition des espèces animales à l'échelle mondiale (Clavero & García-Berthou, 2005). Elles engendrent également un coût socio-économique important (Ahmed et al., 2022), notamment lorsque ces espèces envahissantes sont phytophages et s'attaquent aux cultures (Pimentel et al., 2001) ou bien sont susceptibles de transmettre des agents infectieux aux humains (Schindler et al., 2015) et/ou aux animaux d'élevage (Pimentel et al., 2005). Les coûts financiers dépensés pour contrer l'expansion des espèces invasives sont aussi à prendre en compte (Jardine & Sanchirico, 2018).

### 1.1. Définition de l'invasion biologique

Malgré le nombre important d'études portant sur la biologie et l'écologie des invasions, un flou a longtemps existé, et persiste encore, autour de la terminologie propre à cette discipline en perpétuelle évolution (Wilson, 2020). Plusieurs définitions de l'invasion biologique coexistent. Ces définitions s'articulent en général autour de trois points fondamentaux (Pyšek et al., 2004; Richardson et al., 2000; Williamson & Griffiths, 1996):

- l'origine de l'espèce, exotique ou native. Il faut définir si une espèce qui se reproduit abondamment et devient problématique pour les écosystèmes ou pour l'homme, tout en restant dans son aire de répartition native, peut réellement être considérée comme envahissante (Carey et al., 2012).
- le temps de résidence de l'espèce, c'est-à-dire depuis combien de temps une espèce exotique est présente dans une aire d'introduction (Pyšek et al., 2004).

- le statut envahissant de l'espèce, la vitesse à laquelle elle se reproduit et augmente la surface de son aire de répartition, potentiellement au détriment d'espèces locales (Catford et al., 2012) et en altérant parfois les caractéristiques fonctionnelles des écosystèmes (Renault et al., 2022).



**Figure 1.** Cadre unifié de l'invasion adapté d'après Blackburn et al. (2011). Pour devenir envahissante une espèce doit franchir plusieurs barrières (en bleu). Les flèches blanches représentent le passage des espèces d'une barrière à une autre ou vers leur déclin (en bas) si le passage n'est pas réussi. Ce processus d'invasion est divisé en 4 grandes étapes (en vert). Les mots en rouge représentent la terminologie adéquate pour qualifier les espèces selon leur place dans le processus d'invasion, et les mots en jaune les méthodes de gestion adaptées selon l'étape.

Blackburn et al. (2011) ont proposé d'unifier le cadre théorique de la biologie de l'invasion afin de fournir une terminologie et une définition communes et précises (Figure 1). Cette définition, généralement acceptée, implique plusieurs critères pour qu'une espèce soit qualifiée d'envahissante. Selon Blackburn et al. (2011), une espèce envahissante est allochtone, c'est-à-dire introduite hors de son aire de répartition originelle. Selon ces auteurs, le caractère envahissant ne prend pas nécessairement en compte les impacts de l'invasion, c'est-à-dire que les impacts écologiques et/ou économiques générés par l'espèce envahissante peuvent être difficilement détectables. Elle doit cependant être capable de survivre et de se reproduire dans son

aire d'introduction, et de se disperser sur de grandes distances. Toutefois, dans la majorité des cas, les espèces exotiques envahissantes sont responsables de grands changements dans l'écosystème, négatifs ou positifs, en termes de processus écologiques et services écosystémiques (Charles & Dukes, 2007; Milanović et al., 2020) et de règles d'assemblage des espèces dans les communautés (Traveset & Richardson, 2020). Au-delà de cette définition - en constante évolution - des espèces envahissantes, le caractère allochtone d'une invasion est de plus en plus remis en cause, et dans certains cas une espèce dite « native » pourrait aussi être considérée comme envahissante, notamment lorsqu'elle change sa distribution et élargie son aire de répartition sous l'effet des changements globaux (Valéry et al., 2009).

## 1.2. *Processus d'invasion*

Dans le cadre théorique proposé par Blackburn et al. (2011), le processus d'invasion est constitué d'un ensemble de barrières qu'une espèce doit franchir, jusqu'à devenir envahissante lorsqu'elle franchit la dernière barrière (Figure 1).

A chaque barrière, seule une certaine proportion des espèces parvient à passer à la barrière suivante. Les espèces qui ne parviennent pas à franchir une barrière ne peuvent ainsi pas devenir envahissantes (boîte « Echec de l'invasion » en bas de la figure 1). Williamson et Fitter ont proposé une règle, dite « des dixièmes » (the tens rule), prédisant qu'à chaque étape, seuls 10% des espèces parviennent à passer à la suivante (Williamson, 1989; Williamson & Fitter, 1996). Ainsi, dans un pool d'espèces données, 10% ont le potentiel d'être introduites dans un nouvel environnement. Parmi celles-ci, 10% pourraient s'y établir, et parmi ces espèces établies, 10% seulement deviendraient envahissantes. Cette règle reste bien sûr un cadre général soulignant les filtres par lesquelles passent les espèces. Il existe de nombreux cas d'invasions biologiques pour lesquels le plus gros filtre se fait, par exemple, au niveau de la phase initiale de transport (Kolar & Lodge, 2001).

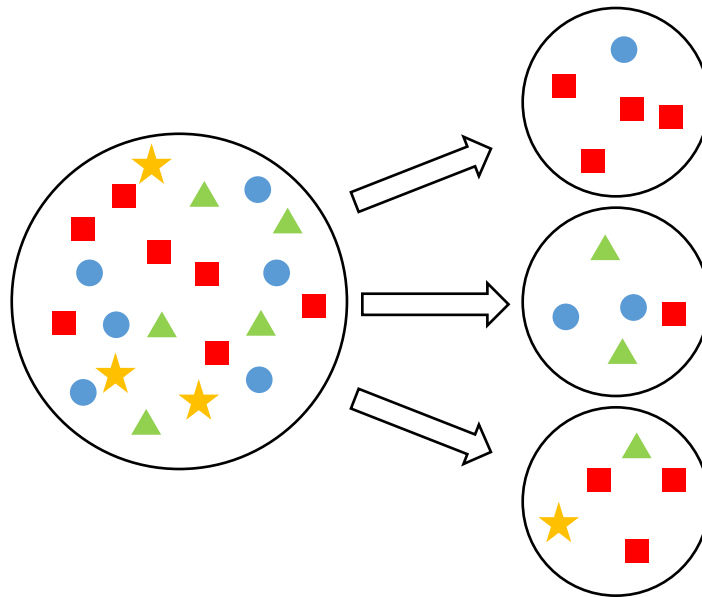
La première étape du processus d'invasion est donc celle du transport. Elle correspond au franchissement d'une barrière géographique entre l'aire d'origine d'une espèce et une nouvelle aire de répartition spatialement séparée de celle d'origine. Cette étape de transport est généralement d'origine humaine, via l'introduction volontaire (plantes d'ornement, gibier, etc.) ou non d'espèces. Les introductions



accidentelles se font souvent par le biais d'organismes accompagnant des biens importés (graines d'adventices présentes au milieu de semences, parasites sur du bétail, etc.). L'introduction peut également être liée à l'homme, mais de manière plus indirecte, en étant la conséquence de ses activités. Par exemple, l'ouverture du canal de Suez a permis à de nombreuses espèces de migrer de la Mer Rouge vers la Mer Méditerranée, sans que l'homme ne soit directement responsable de leur transport (Galil et al., 2015). La croissance exponentielle des transports intercontinentaux au cours du XX<sup>ème</sup> siècle a engendré une forte augmentation du nombre d'espèces franchissant les barrières géographiques qui les contenaient ces dernières décennies (van Kleunen et al., 2015). Ces transports d'origine humaine suivant souvent les mêmes trajets (grandes routes commerciales), il existe ainsi des grandes voies d'invasions par lesquelles les espèces transitent (Essl et al., 2015; Seebens et al., 2015). Les échanges et introductions d'espèces entre certaines aires géographiques sont donc plus fréquents (échanges Europe/Amérique du Nord), et de nouvelles voies peuvent apparaître selon l'évolution des sociétés humaines (par exemple la forte croissance économique de la Chine depuis une cinquantaine d'années a entraîné une hausse des transports au départ de ce pays, et donc du nombre d'invasions biologiques par des espèces asiatiques). De même, certains modes de transport d'espèces sont plus ou moins favorisés selon les zones géographiques. L'Europe ayant par exemple de nombreux grands ports commerciaux, le bateau y est la principale source d'introduction d'espèces (Essl et al., 2015).

Le cadre théorique proposé par Blackburn et al. (Figure 1) contient une étape dite « d'introduction », qui n'est pas obligatoire pour toutes les espèces. Elle concerne les espèces introduites volontairement par l'homme et gardées en captivité en une zone géographique restreinte. Les conditions nécessaires au maintien de l'espèce y sont contrôlées artificiellement (plante en serre, animal en enclos, etc.). L'espèce va donc devoir passer cette barrière de la captivité afin de se retrouver dans le milieu naturel. Quand une espèce parvient à échapper à la captivité, ou quand elle est directement introduite dans le milieu naturel sans passer par l'étape précédente, elle est qualifiée « d'introduite » et atteint l'étape d'établissement. Afin de passer cette nouvelle étape, et donc de devenir une espèce dite « naturalisée », elle doit passer deux barrières, celle de la survie et celle de la reproduction. La survie des individus est majoritairement dépendante des nouvelles conditions environnementales,

biotiques (ressources, prédateurs, compétiteurs, etc.) et abiotiques (température, humidité, photopériode, etc.) dans l'aire d'invasion. Ces conditions étant souvent différentes de celles de l'aire d'origine, l'espèce peut ne pas y être adaptée et échouer à s'établir durablement dans ce nouvel environnement (Sakai et al., 2001; Shea & Chesson, 2002; Simberloff, 2011). L'espèce doit également faire face au phénomène de stochasticité environnementale qui augmente le risque d'extinction pour les petites populations (Lande, 1993). La deuxième barrière est celle de la reproduction. Elle dépend de caractéristiques propres à l'espèce introduite, telle que sa fécondité, son temps de génération, et sa variabilité génétique, mais également des processus à l'échelle de la population. En effet, les individus étant souvent introduits en petit nombre, il est donc possible d'observer dans la population introduite un effet de fondation, c'est-à-dire une perte de la variation génétique par rapport à la population d'origine (Figure 2 ; Terzian & Biéumont, 1988). A cet effet de fondation s'ajoute une dérive génétique au fil des générations, entraînant une probabilité élevée de fixation des allèles délétères et donc une baisse de la valeur sélective des individus (Lynch et al., 1995). Les populations étant de petite taille, elles sont également particulièrement sensibles à une dépression de consanguinité qui fixe les mutations récessives (Fauvergue et al., 2012) et à la stochasticité démographique (Lande, 1993). Le « paradoxe génétique des invasions » désigne d'ailleurs l'apparent paradoxe de la réussite écologique d'espèces introduites, qui passent donc pourtant par une réduction de la diversité génétique qui devrait les affecter négativement (Estoup et al., 2016). L'effet Allee est également un important facteur impactant la démographie de ces petites populations fondatrices (Allee et al., 1949). Là où, pour les grandes populations, la croissance est souvent inversement proportionnelle à la densité, l'effet Allee est un phénomène inverse observable dans les populations de petite taille. Le taux de croissance affiche une corrélation positive avec la densité, ce qui peut amener à l'extinction des petites populations peu denses comme c'est souvent le cas pour les espèces introduites (Stephens et al., 1999). Tous ces facteurs ont mené les chercheurs à étudier la taille minimale d'une population nécessaire à sa naturalisation, on parle alors de « minimal viable population size », c'est-à-dire la taille à partir de laquelle une population peut survivre dans la nature (Doak et al., 2005; Heger & Trepl, 2003).



**Figure 2.** Illustration de l'effet de fondation décrit par Mayr (1954) montrant comment, d'une population mère (à gauche) initiale génétiquement variée (les formes représentent les individus génétiquement similaires), trois échantillonnages de cinq individus peuvent donner des populations filles présentant des compositions génétiques très différentes.

L'étape suivant la naturalisation est celle de la propagation. Cependant cette étape d'expansion n'arrive pas toujours immédiatement après la naturalisation. Une espèce naturalisée peut parfois rester dans une phase de latence où sa population reste de faible taille, sans pour autant disparaître. Groves (2006) parle par exemple de « sleeper weeds » pour qualifier des espèces de plantes introduites dont la population a augmenté de manière significative au moins 50 ans après leur naturalisation. Durant cette période, les espèces introduites ayant le potentiel de devenir envahissantes sont difficilement détectables de par leur faible nombre et le peu de dégâts écologiques et économiques qu'elles occasionnent (Mack et al., 2000; Morissette et al., 2020). Un écosystème peut ainsi abriter plusieurs espèces introduites en latence, qui pourront devenir envahissantes par la suite même si les introductions de nouveaux individus cessent. Ce concept est appelé « dette d'invasion » (Seabloom et al., 2006). Les espèces naturalisées, pour devenir envahissantes, vont devoir passer par deux barrières. La première est celle de la dispersion, c'est-à-dire arriver à se propager sur de nombreux sites couvrant une large aire géographique. Cette barrière peut être assimilée à une succession d'étapes d'introduction et d'établissement sur de nouveaux territoires. Ce-faisant, l'espèce va se propager et se retrouver dans de nouveaux environnements aux conditions différentes de l'environnement du premier point

d'introduction ; elle va donc expérimenter toute la variabilité environnementale de son territoire d'accueil et y survivre là où ses capacités d'adaptation le permettent. Cette étape est la dernière barrière, celle de la sélection par le filtre environnemental. La dimension temporelle est également importante dans cette étape. En effet, la vitesse à laquelle les espèces se dispersent est un critère majeur dans l'attribution du statut d'espèces envahissantes ou non. Cette vitesse de propagation dépend de l'identité des organismes. Par exemple pour Richardson et al. (2000), une plante se dispersant par graine doit élargir son aire de répartition de plus de 100 m en moins de 50 ans pour être considérée comme réellement envahissante, et de plus de 6 m en moins de 3 ans pour les plantes se dispersant végétativement par racine ou rhizome. Même après la phase de naturalisation, l'invasion peut échouer. L'espèce peut ainsi vivre un phénomène de « boom and bust » (littéralement « explosion et récession » ; Figure 1), c'est-à-dire que la population s'effondre et disparaît ou retourne à de très faibles effectifs. Ce phénomène est parfois observé, même si rarement expliqué, chez certaines espèces qui semblaient pourtant être en voie de devenir envahissantes (Blackburn et al., 2009; Simberloff & Gibbons, 2004).

### 1.3. *Les causes du succès d'invasion*

Comme nous l'avons vu, seul un petit nombre d'espèces parvient à franchir toutes les barrières et devenir envahissante. De plus, même chez les espèces envahissantes, certaines espèces rencontrent un succès d'invasion plus impressionnant que d'autres (invasion plus rapide, sur de plus larges zones etc.). Si ces différences peuvent en partie être expliquées par le hasard ou des causes anthropiques (les transports humains vont concerner certaines espèces plus que d'autres de par la nature des marchandises transportées auxquelles elles sont associées, par exemple), il existe différentes causes écologiques qui peuvent expliquer le succès d'invasion de certaines espèces.

#### i. Rôle des caractéristiques de l'espèce introduite

Une espèce peut devenir envahissante parce qu'elle présente un avantage compétitif non négligeable par rapport aux espèces autochtones (Van Kleunen et al., 2010). Ces cas sont notamment documentés pour des espèces de plantes introduites

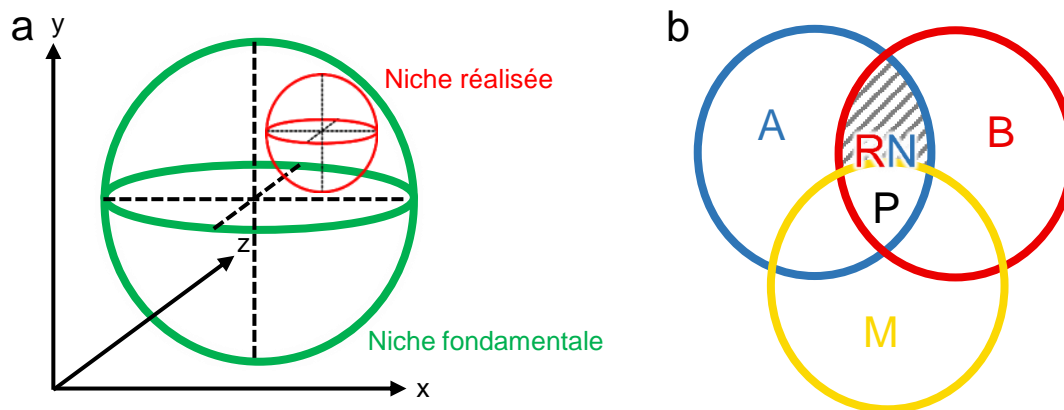
qui se montrent parfois plus performantes que les espèces des communautés végétales de l'aire d'invasion (Callaway & Josselyn, 1992; Huenneke & Thomson, 1995; Zhang et al., 2018). Cette plus grande compétitivité peut s'expliquer par des caractéristiques permettant une meilleure acquisition des ressources comme une plus large surface foliaire (Leishman et al., 2007) , ou des coûts de construction tissulaire moins élevés (Daehler, 2003). L'espèce introduite peut également posséder des caractéristiques biochimiques anodines dans son écosystème d'origine (les autres espèces y étant adaptées) mais qui se révèlent allélopathiques (toxiques pour les autres espèces) dans l'écosystème envahi. Ce phénomène, appelé « novel weapon hypothesis », permettrait ainsi à certaines espèces introduites d'avoir un avantage sur les espèces locales en inhibant certaines de leurs fonctions (croissance, germination, etc.), leur introduction permettant ainsi l'apparition d'une « nouvelle arme » (Callaway & Ridenour, 2004). Par exemple, la centaurée tachetée *Centaurea maculosa* sécrète un exsudat racinaire à base de catéchine sans effet sur les plantes de son aire d'origine européenne. En revanche cette substance réduit fortement la croissance des espèces américaines, zone où elle rencontre un important succès d'invasion (Thorpe et al., 2009).

Une grande plasticité phénotypique est également une caractéristique fréquemment observée chez les espèces au fort succès d'invasion (Daehler, 2003; Roderick & Vernon, 2009). La plasticité phénotypique est décrite comme la capacité d'un génotype donné à produire plusieurs phénotypes distincts selon les conditions environnementales durant l'ontogenèse (Pigliucci, 2005). Ce mécanisme permet une adaptation très rapide à l'environnement (au niveau métabolique, physiologique, comportemental ou morphologique), même avec une population ayant une diversité génétique faible comme c'est souvent le cas des espèces introduites (Davis, 2009; Lavergne & Molofsky, 2007). L'amplitude de la plasticité d'une espèce dépend toutefois de facteurs génétiques préexistants, et donc du contexte évolutif de l'espèce introduite avant son introduction (Richards et al., 2006). Cette diversité génétique de l'espèce est également un facteur du succès d'invasion, mais son effet est contrasté. Les espèces perdent souvent une grande partie de leur diversité génétique lors de leur introduction (effet fondateur, cf 1.1.ii), ce qui peut bien sûr avoir des effets néfastes sur leur succès d'invasion (Dlugosch & Parker, 2008). Cependant cette perte de diversité peut également avoir des effets bénéfiques, comme par exemple l'élimination d'allèles délétères due à une forte homozygotie, phénomène appelé « genetic purging »

(Schrieber & Lachmuth, 2017). La perte de diversité peut également être compensée par une pression de propagule élevée, c'est-à-dire, pour une espèce donnée, un grand nombre d'évènements d'introduction et/ou un grand nombre d'individus introduits à chaque évènement. Dans les cas où elle est élevée, de nombreuses propagules continuent d'arriver dans l'aire d'invasion, ce qui amène de la diversité génétique dans la population envahissante. Cette diversité est d'ailleurs d'autant plus grande que les sources de propagules sont diversifiées (Facon et al., 2003; Kolbe et al., 2004). Ces mécanismes font que la diversité génétique, même si elle reste souvent un avantage, n'est généralement pas le facteur le plus important expliquant le succès d'invasion (Dlugosch et al., 2015; Hagenblad et al., 2015).

## ii. Rôle des caractéristiques de l'environnement d'introduction

Les caractéristiques de l'environnement envahi peuvent également expliquer le succès d'invasion rencontré par certaines espèces. L'espèce introduite va en effet s'intégrer dans un nouvel écosystème totalement différent de celui de son aire d'origine, et par conséquent y occuper une nouvelle niche écologique. Le concept de niche écologique a été décrit par Hutchinson en 1957, et même s'il a été raffiné et discuté depuis, les bases de son approche de la niche écologique font toujours consensus aujourd'hui. Hutchinson définit la niche écologique d'une espèce comme un espace à plusieurs dimensions, correspondant à toutes les variables environnementales abiotiques ayant une influence sur cette espèce (Figure 3a). Cette niche, appelée « niche fondamentale » est l'espace où la présence de l'espèce est possible car les conditions environnementales permettent sa présence, mais pas forcément l'espace où l'espèce va effectivement être présente, car des facteurs biotiques peuvent restreindre sa présence à une sous-partie de la niche fondamentale. Cette niche, appelée « niche réalisée », résulte des interactions biotiques (prédateurs, compétiteurs, parasites, etc.) qui empêchent l'espèce d'avoir accès à l'ensemble de sa niche fondamentale. La niche réalisée peut théoriquement être égale à la niche fondamentale dans le cas où aucune interaction biotique ne restreint la distribution de l'espèce.



**Figure 3.** Illustration des concepts de niche écologique de a) Hutchinson (1957) et b) Soberón et Peterson (2005). La niche de Hutchinson est ici représentée sur 3 dimensions correspondant à 3 variables environnementales abiotiques. La niche réalisée est un sous-espace de taille inférieure ou égale à l'espace qu'est la niche fondamentale. La niche de Soberón et Peterson correspond à la région P, sous-partie de taille inférieure ou égale à la région RN (niche réalisée) issue du croisement des régions A (conditions abiotiques) et B (conditions biotiques) et M (zone accessible). La région grisée (RN moins P) correspond à la région concernée par le risque d'invasions biologiques.

Un modèle plus récent de la niche écologique, proposé par Soberón et Peterson (2005) inclut, en plus des facteurs biotiques et abiotiques, un facteur de dispersion des espèces (Figure 3b). Dans ce modèle, appelé BAM (pour Biotic, Abiotic, Movements), la niche réalisée résulte du croisement de trois régions. La région A correspond à la région géographique où l'ensemble des facteurs abiotiques est viable pour l'espèce (concept assimilable à celui de niche fondamentale dans le modèle d'Hutchinson). La région B correspond à la région géographique où l'ensemble des conditions biotiques est viable pour l'espèce. Les régions A et B peuvent plus ou moins se chevaucher. Leur chevauchement correspond à la région RN (realized niche), qui correspond à la zone géographique où peut se faire la niche réalisée. Enfin une dernière région, M, correspond à la région géographique écologiquement accessible à l'espèce, c'est-à-dire la zone potentielle de dispersion. Au croisement des régions M et RN se trouve la région P (Population), c'est-à-dire la région regroupant l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques favorables, ce qui équivaut à la distribution géographique de l'espèce (Soberón & Peterson, 2005). Dans ce modèle, on voit qu'il existe une partie de la région RN où l'espèce n'est pas présente (grisée sur la figure 3b). Cette région correspond à une zone géographique où les conditions environnementales sont viables pour l'espèce, mais qu'elle ne peut atteindre pour diverses raisons. Ce sont

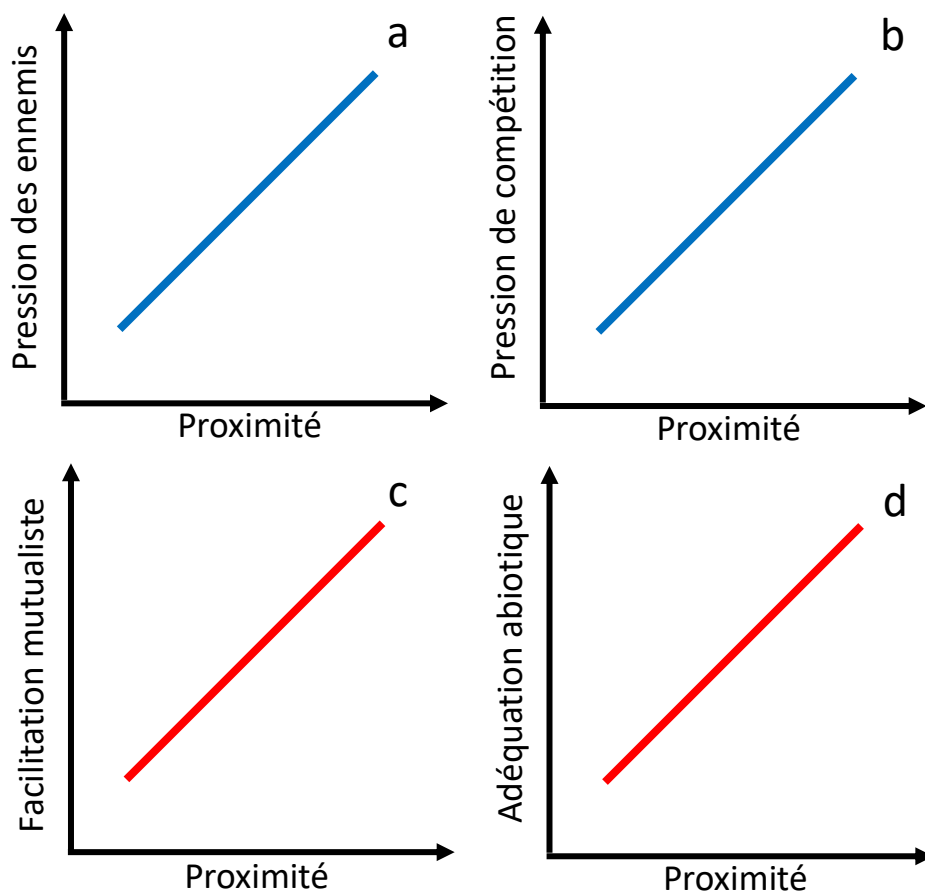
donc ces régions qui sont concernées par l'invasion de cette espèce, la seule barrière à traverser pour cette dernière étant celle du transport.

L'espèce introduite, en arrivant dans un nouvel écosystème, peut y trouver une ressource disponible et dont l'accès ne souffre que de peu (voire pas) de compétition par les espèces locales. Cette hypothèse, appelée « hypothèse de la niche vide », prédit que certains écosystèmes contiennent des niches écologiques inexploitées par les espèces locales, rendant alors ces écosystèmes sensibles à l'invasion d'une nouvelle espèce capable de combler cette niche (Elton, 1958; Hierro et al., 2005; Lekevičius, 2009). Dans l'environnement d'introduction, une opportunité de ressources pour l'espèce introduite apparaît lorsqu'une ressource n'est utilisée par aucune autre espèce (Diamond & Veitch, 1981; Fleming & Dibble, 2015). Les communautés d'espèces sont donc plus susceptibles d'être envahies lorsqu'elles contiennent une grande quantité de ressources non-utilisées (Davis et al., 2000). Mais l'opportunité de ressources (et donc le risque d'invasion) peut aussi apparaître lorsque l'espèce introduite possède une meilleure efficacité d'acquisition de la ressource que les espèces locales. Elle peut également survenir quand, à efficacités d'acquisition égales, l'espèce introduite a des besoins moins élevés que les espèces locales pour cette ressource (Shea & Chesson, 2002). Il est à noter que plus un environnement est hétérogène (dans ses conditions biotiques et abiotiques), plus il possède de ressources non-utilisées, et donc plus il est susceptible d'être envahi. En revanche l'hétérogénéité limite l'impact des espèces envahissantes sur les espèces locales, car les deux peuvent utiliser des ressources et des niches différentes (Melbourne et al., 2007). De plus, les milieux présentant un nombre plus restreint d'espèces sont plus susceptibles d'abriter des niches vacantes que des milieux saturés en espèces, et sont donc plus à risque face aux invasions biologiques (Smith & Shurin, 2006).

La niche vide peut également se traduire par une diminution voire une absence d'ennemis naturels dans l'aire d'invasion comparé à l'aire d'origine (« Enemy release hypothesis », Jeschke & Heger, 2018; Keane & Crawley, 2002). Une espèce, dans son milieu d'origine, est intégrée au sein d'une communauté comprenant divers ennemis naturels (prédateurs, parasites, pathogènes, etc.) qui ont coévolué dans le même écosystème et sont donc plus ou moins spécialisés pour s'attaquer à l'espèce en question. En étant introduite dans un nouvel environnement, l'espèce va faire face à de nouveaux ennemis non-spécialisés, et donc en général moins efficaces (Parker et al., 2013; Torchin & Mitchell, 2004; Wolfe, 2002). Ce relâchement de la pression en



ennemis naturels peut dans certains cas contribuer au succès d'invasion de certaines espèces (Berkvens et al., 2010; Gozzi et al., 2020; Lucero et al., 2019). De plus, la diminution de la pression en ennemis sur l'espèce introduite permet à cette dernière d'allouer moins d'énergie à ses défenses, et donc plus énergie à des traits d'histoire de vie favorisant sa compétitivité par rapport aux espèces locales, augmentant ainsi son invasibilité (Blossey & Notzold, 1995; Joshi & Vrieling, 2005).



**Figure 4.** Illustration de l'impact de la proximité phylogénétique et/ou fonctionnelle entre une espèce introduite et les espèces autochtones sur quatre mécanismes jouant sur le succès d'invasion. Plus l'espèce introduite est phylogénétiquement et/ou fonctionnellement proche des espèces locales, plus la pression des ennemis naturels dans le nouvel environnement sera forte (a), de même que la pression par les compétiteurs (b), car les niches occupées seront similaires. En revanche, plus l'espèce est proche des espèces locales, plus elle profitera d'interactions mutualistes (c) et plus elle sera adaptée aux conditions abiotiques du milieu (d). Ainsi la dissemblance avec les espèces autochtones favorise le succès d'invasion à travers les mécanismes illustrés en bleus, tandis que c'est la proximité avec ces espèces qui favorise le succès d'invasion pour les mécanismes illustrés en rouges. Adapté d'après Mitchell et al. (2006).

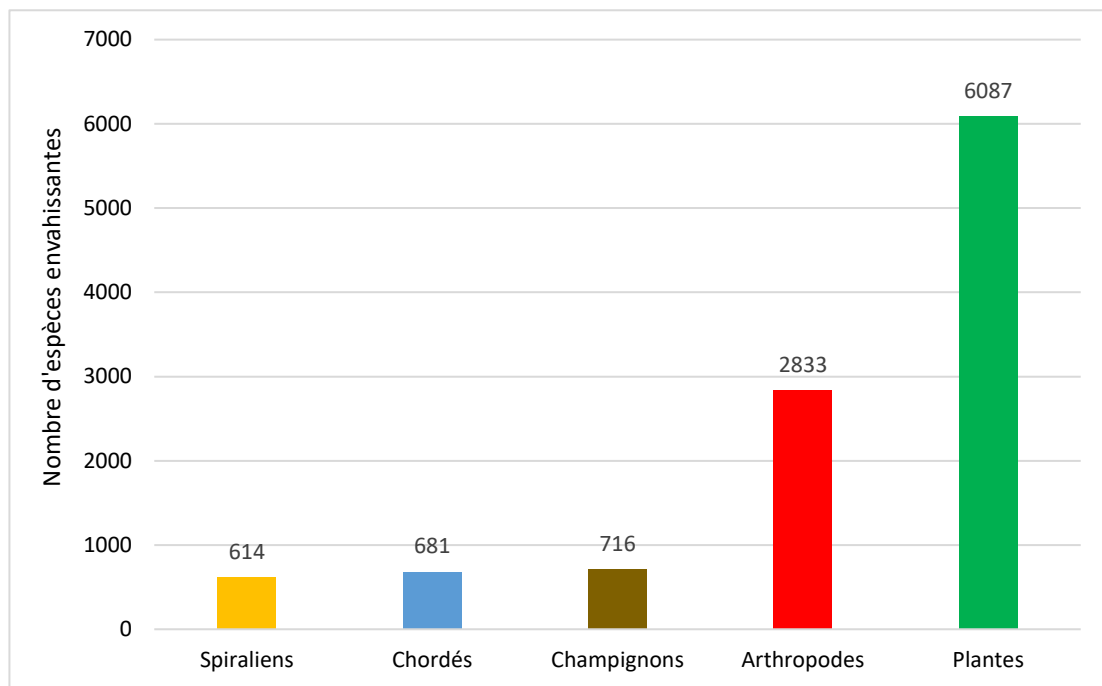
La proximité (phylogénétique et fonctionnelle) entre l'espèce introduite et les espèces locales va en conséquence avoir d'importants effets sur ses interactions avec l'environnement biotique et abiotique et donc *in fine* sur son succès d'invasion. Ces effets ont été synthétisés par Mitchell et al. (2006) en 4 grands mécanismes (Figure 4). Ainsi, la similarité entre une espèce introduite et les espèces locale va faciliter les interactions mutualistes entre ces dernières ainsi que l'adéquation avec l'environnement abiotique, mais également entraîner l'augmentation de la pression des ennemis et compétiteurs locaux. L'impact de cette similarité sur le succès d'invasion va donc être un compromis entre ses effets positifs et négatifs.

#### 1.4. Les conséquences de l'invasion

L'invasion d'un environnement par une espèce est un évènement écologique majeur de par les lourdes conséquences qu'il occasionne. En effet, l'introduction d'une nouvelle espèce dans un écosystème peut amener à un bouleversement important des communautés d'espèces natives. Une espèce introduite peut par exemple consommer des espèces autochtones en grande quantité et ainsi en provoquer des extinctions locales (Poland & McCullough, 2006; Small et al., 2005) . Ces extinctions vont ainsi changer la composition des communautés d'espèces locales, d'autres espèces prenant la place de celles qui ont disparu (Weckel et al., 2006). Les espèces qui utilisaient la même ressource que l'envahisseur vont également être impactées, et le seront d'autant plus qu'elles sont spécialistes de cette ressource commune (Louda et al., 1997). Cela peut entraîner une chaîne de réponses dans les réseaux trophiques, la raréfaction d'une espèce ayant toujours un impact sur les espèces qui la consomme au niveau trophique supérieur (Kenis et al., 2009). Une espèce introduite peut également impacter les communautés locales en introduisant avec elle des agents pathogènes. Les espèces locales ayant peu de défenses immunitaires contre ces agents (elles sont dites « naïves » car n'ayant jamais expérimenté de contact avec ces nouveaux pathogènes), ces derniers peuvent avoir d'importants effets sur la composition des communautés (Morin et al., 2007). En impactant ainsi les communautés d'espèces locales, les invasions biologiques altèrent également les processus et services écosystémiques qui y sont liés. La présence de certaines espèces de plantes envahissantes fixatrices d'azote peut par exemple perturber durablement les cycles de l'azote dans les sols, diminuant la fertilité de ces derniers

(Castro Díez & Alonso Fernández, 2017). De même, certaines plantes envahissantes peuvent fortement modifier la production primaire ainsi que les cycles du carbone des écosystèmes (Nie et al., 2017). Le succès de la pollinisation peut également être modifié par la présence de pollinisateurs non locaux compétiteurs des pollinisateurs locaux plus adaptés aux fleurs natives (Moritz et al., 2005). Les pollinisateurs introduits sont souvent moins efficaces (car moins adaptés), et peuvent parfois favoriser la pollinisation de plantes exotiques plutôt que celle des plantes locales, amenant ainsi encore plus de changements dans les communautés d'espèces (Goulson, 2003; Morales et al., 2017).

## 2. L'environnement, élément clé dans la relation plante-insecte



**Figure 5.** Nombres d'espèces envahissantes en Europe parmi les 5 principaux taxons d'eucaryotes. Données issues de la base de données DASIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) en date du 12/06/2020 sur 11192 espèces recensées. <https://www.gbif.org/fr/dataset/39f36f10-559b-427f-8c86-2d28afff68ca>

Les espèces envahissantes ont donc des conséquences très importantes sur les écosystèmes. De plus, au sein des espèces envahissantes en Europe, la grande majorité sont soit des plantes, soit des arthropodes parmi lesquels une majorité d'insectes (Pyšek et al., 2020, Figure 5). La question de la relation plante-insecte a

donc une place majeure au sein du cadre des invasions biologiques, d'autant plus que les espèces d'insectes phytophages envahissants sont parmi celles qui impactent le plus les écosystèmes (Brockerhoff & Liebhold, 2017; Mech et al., 2019; Roy et al., 2019).

### *2.1 Influence de l'environnement sur la relation plante hôte-insecte à différentes échelles*

La relation plante-insecte, notamment dans le cas d'une phytophagie, est modélisée par les caractéristiques des espèces concernées et va donc être propre à chaque interaction. Toutefois, les facteurs environnementaux impactent également grandement cette relation, et ce à plusieurs échelles.

#### i. Echelle macroclimatique

Le macroclimat est constitué d'un ensemble diversifié de facteurs climatiques agissant sur de vastes échelles comme celles d'un pays ou d'un continent. Il inclue des variables comme la température, l'humidité, les vents, les précipitations, l'ensoleillement, et la saisonnalité. Ces variables macroclimatiques vont dépendre de la position géographique comme la longitude et surtout la latitude, cette dernière étant prépondérante dans le macroclimat. L'altitude va également jouer sur les conditions macroclimatiques, son effet étant similaire à celui de la latitude. En effet, à large échelle, une augmentation de la latitude comme de l'altitude se traduit généralement par des températures moyennes plus froides et une saisonnalité plus marquée. D'autres facteurs géographiques vont également impacter le macroclimat, comme la continentalité (l'éloignement des côtes marines) ou encore la présence de chaînes de montagne qui va influencer sur les vents, les nuages et les précipitations.

L'impact du macroclimat sur la relation plante-insecte peut s'observer à travers des gradients, notamment latitudinaux. Les plantes, de par leur incapacité à se déplacer pour modérer l'impact des variables macroclimatiques, sont très sensibles à la latitude. Cette dernière va influencer sur des facteurs cruciaux pour les plantes tels que la température, la quantité de précipitations, la durée d'ensoleillement et la saison de croissance (Dong et al., 2020; Zhang et al., 2019). Il a par exemple été démontré que chez les espèces de plantes dont la répartition géographique s'étend sur de larges

plages de latitudes, les populations de hautes latitudes tendent à présenter des taux de croissance plus faibles (Chapin III & Chapin, 1981; Li et al., 1998), des graines de plus faible masse (Moles et al., 2007) et une phénologie plus précoce (Montague et al., 2008). De plus, ces populations présentent souvent un investissement plus conséquent dans la reproduction clonale que dans la reproduction sexuée par rapport aux populations de plus faible latitude (Pilon et al., 2003). Ces gradients latitudinaux observables sur les traits de croissance et de reproduction impactent ainsi les capacités des plantes à répondre à la pression d'herbivorie venant des insectes. Ces modifications de traits peuvent se faire de manière directe, par exemple lorsque la surface foliaire augmente avec la latitude (pour palier à la baisse d'ensoleillement), ce qui augmente la quantité de nourriture disponible pour les insectes (Li et al., 1998). Mais elles peuvent également être la conséquence de compromis énergétiques, par exemple lorsque la plante, devant dépenser plus d'énergie pour survivre au froid, dépense moins d'énergie dans des mécanismes de défense (Woods et al., 2012).

Les populations d'insectes sont également impactées directement par les conditions macroclimatiques. De par leur mobilité, les insectes peuvent généralement se déplacer, dans une certaine mesure, le long des gradients macroclimatiques pour profiter des conditions environnementales idéales. La latitude et les conditions climatiques sont alors des paramètres prépondérants impactant la distribution et la densité des populations d'insectes phytophages, et par conséquent la pression d'herbivorie (Kwon et al., 2020; Loughnan & Williams, 2019). Les conditions macroclimatiques influent également les traits d'histoire de vie des insectes car ces derniers présentent des adaptations aux variations environnementales. Par exemple chez la demoiselle *Lestes sponsa*, la photopériode plus longue l'été en hautes latitudes entraîne un développement plus rapide des individus afin de compenser la brièveté de la saison de croissance par rapport aux basses latitudes (Raczyński et al., 2021). Chez *Drosophila subobscura*, on observe un gradient latitudinal de la taille des ailes et du corps, les mouches de hautes latitudes étant plus grandes que celles de latitudes inférieures (Gilchrist et al., 2001). Dans leur cas, le froid des hautes latitudes rallonge le temps de développement des larves, ce qui leur donne plus de temps pour accumuler de l'énergie et donc de biomasse corporelle. En impactant ainsi à la fois les plantes et les insectes, les variables macroclimatiques ont une influence majeure sur les interactions biotiques telles que l'herbivorie. De nombreuses études démontrent en effet une corrélation négative entre l'herbivorie et la latitude, c'est-à-dire une herbivorie

plus forte à basse latitude (Lehndal & Ågren, 2015; Schemske et al., 2009; S. Zhang et al., 2016). Cette tendance peut s'expliquer notamment par des températures plus chaudes, une saison de développement plus longue, et une plus grande diversité d'insectes et de plantes dans les zones de faible latitude, i.e. les zones tropicales (Moreira et al., 2018). Les plantes vivant à basse latitude vont ainsi souvent développer des mécanismes de résistance plus performant en réponse à une pression d'herbivorie plus forte (Marquis et al., 2012; Więski & Pennings, 2014). Toutefois, l'impact de la latitude sur l'herbivorie résulte de l'interaction complexe de nombreux facteurs et son effet ne peut se résumer à une composante spatiale/géographique. De nombreuses études montrent que d'autres facteurs environnementaux conditionnent la relation plante-insecte. Par exemple en Europe, on observe une relation négative entre la latitude et la pression d'herbivorie sur le bouleau par les larves mineuses durant les années froides, mais cette relation s'inverse et devient positive les années chaudes, montrant la complexité des effets macroclimatiques sur les interactions interspécifiques (Kozlov et al., 2013).

## ii. Echelle paysagère

Le paysage peut se définir par la couverture, la diversité et l'agencement des différents habitats « naturels » (forêts, prairies, etc.) ou anthropisés (cultures, bâtis, etc.) dans une zone géographique donnée (de taille située entre l'écosystème élémentaire et la région ; Burel & Baudry, 1999) ainsi que par la longueur et le positionnement spatial des différents corridors écologiques présents (routes, rivières, haies, etc.). L'impact du paysage s'étudie à plus fine échelle que le macroclimat. Là où ce dernier impacte les organismes sur des larges zones géographiques (centaines de kilomètres), l'impact de l'échelle paysagère est de l'ordre du kilomètre autour du site étudié. Cette distance est bien sûr indicative et dépend des capacités de dispersion des organismes (Sahraoui et al., 2017) et des questions scientifiques posées dans chaque étude.

La composition paysagère est un facteur important dans la diversité et la distribution des organismes (Bianchi et al., 2006; Villa et al., 2020), notamment des invertébrés qui semblent y être plus sensibles que les vertébrés ou les plantes (Burel et al., 1998). L'hétérogénéité du paysage peut se mesurer à travers deux variables : la diversité de types d'habitats (hétérogénéité de composition), ainsi que le nombre et

l'arrangement des différents « patchs » d'habitats dans l'espace (hétérogénéité de configuration) (Fahrig et al., 2011). Les deux variables sont liées, le nombre d'habitats limitant de fait la diversité possible. L'hétérogénéité de composition semble avoir un effet plus important sur la composition des populations (Dunning et al., 1992), tandis que l'effet de l'hétérogénéité de configuration semble plus faible (Ries et al., 2004), mais ce dernier est également moins bien compris et étudié (Pasher et al., 2013). L'hétérogénéité du paysage est en général corrélée à la diversité des espèces (Holzschuh et al., 2010). En effet, la présence d'habitats variés offre une diversité de conditions environnementales, ce qui permet la présence d'un plus grand nombre d'espèces, notamment d'insectes (Flick et al., 2012; Jonsen & Fahrig, 1997) et de plantes (Tordoni et al., 2020). Le paysage impacte différemment les insectes généralistes et spécialistes (Börschig et al., 2013). Les insectes spécialistes sont liés à un nombre restreint d'espèces de plantes, une perte de diversité paysagère va donc plus impacter leurs populations que celles d'une espèce généraliste qui peut compenser la disparition/raréfaction d'une plante hôte par l'utilisation d'autres espèces (Perović et al., 2015). La présence de corridors écologiques (haies, bandes enherbées, etc.) est également un facteur paysager essentiel dans la répartition et la diversité des organismes, notamment les insectes (Collinge, 1998; Martin et al., 2019; Nicholls et al., 2001). Là encore l'effet sur les relations plantes insectes est complexe, certains facteurs peuvent avoir des effets à la fois positifs et négatifs sur les populations. Par exemple la présence de routes est un frein à la migration des organismes et fragmente énormément le paysage, particulièrement pour des petits organismes relativement lents comme certains insectes. La route agit donc comme une barrière pour ces derniers (Dániel-Ferreira et al., 2022). Dans le même temps, les bordures de ces routes sont des habitats particuliers de type prairiaux (car tondu régulièrement) hébergeant des populations de plantes différentes des habitats alentours. La route agit donc aussi comme un corridor pour les insectes se nourrissant de ces plantes (Dániel-Ferreira et al., 2022; New et al., 2021). Les différents facteurs environnementaux à l'échelle paysagère ont donc une importance clé dans la dynamique de la relation plante-insecte.

### iii. Echelle locale

L'impact des facteurs environnementaux locaux s'observe à fine échelle, de l'ordre de quelques mètres autour du site étudié. Ces facteurs, biotiques et abiotiques, sont variés. La diversité ou l'identité des habitats aux environs immédiats (quelques mètres) du site étudié, les caractéristiques du sol ou la présence de certaines ressources sont par exemple diverses variables environnementales agissant à l'échelle locale. Comme dit précédemment, l'altitude peut, à l'échelle locale, avoir des effets similaires à la latitude à l'échelle macroclimatique.

Concernant la relation plante-insecte, de nombreuses variables peuvent affecter les organismes concernés. Les plantes étant sessiles, elles sont en général impactées par des facteurs tels que la pente du sol (qui joue sur l'écoulement de l'eau et donc l'humidité du sol ; Farooque et al., 2016), ou l'exposition par rapport au sud (qui joue sur l'ensoleillement et donc la température ; Kaul et al., 2001). Ces facteurs impactent la production de nectar, de fruits, de feuilles, etc., ce qui va ensuite conditionner la présence des insectes utilisant ces ressources (Müller et al., 2011; Stiling & Rossi, 1995). Les caractéristiques de la végétation locale (composition, diversité) semblent d'ailleurs avoir un impact plus important sur les communautés d'insectes que les variables abiotiques locales ou les variables paysagères (Schaffers et al., 2008). On parle alors d'effet « bottom-up » (Vidal & Murphy, 2018), c'est-à-dire que le niveau trophique inférieur (ici les plantes hôtes) a un impact sur le niveau trophique du dessus, en l'occurrence les insectes phytophages. Le phénomène inverse, appelé « top-down » s'observe également quand les caractéristiques du niveau trophique supérieur (ici les ennemis naturels) influent l'échelon trophique du dessous (les insectes phytophages). Les conditions locales peuvent donc indirectement avoir un effet sur les insectes en modulant ces effets bottom-up et top-down *via* des changements des caractéristiques des plantes (comme dit plus haut) et des ennemis naturels, ces derniers étant aussi sensibles aux divers facteurs locaux (Schmidt et al., 2019).

#### 2.2 *Le cas particulier des agrosystèmes*

Une grande partie des études portant sur l'impact de l'environnement dans la relation plante-insecte sont réalisées en lien avec les agrosystèmes, particulièrement dans un pays comme la France où les terres agricoles sont un élément majeur du



paysage. Ces écosystèmes sont particuliers car l'action humaine y est omniprésente, même si plus ou moins prononcée selon les pratiques agricoles et les conditions de l'exploitation. De par la diversité des types d'exploitations (monoculture en openfield, pâturage, serre, bocage, etc.), les différents modes de gestion (conventionnelle, raisonnée, biologique, etc.) et la diversité des espèces visées (céréales, fruits, bétail, etc.), les agrosystèmes offrent une importante variété d'habitats. Les conditions régnant dans les agrosystèmes impactent de nombreuses espèces sauvages, aussi bien négativement (fragmentation du paysage, diffusion de pesticides, etc.) que positivement (plantes adventices, ravageurs, etc.).

#### i. La relation plante-insecte dans les agrosystèmes

Les agrosystèmes, notamment les cultures végétales, offrent une ressource extrêmement intéressante pour nombre d'insectes phytophages. De par la quantité présente et la qualité de la ressource (variétés sélectionnées pour leurs tailles et leurs qualités nutritives), les plantes cultivées sont souvent plus attractives que les plantes sauvages. De nombreuses espèces d'insectes vont alors s'y attaquer, provoquant des pertes de rendements et donc des dégâts économiques. Les plantes sauvages peuvent également profiter de la présence de ressources dans les agrosystèmes. Ces milieux étant souvent fertilisés, certaines espèces végétales vont y trouver des conditions idéales de développement et proliférer, entrant ainsi en compétition avec les plantes cultivées. La présence de ravageurs et d'adventices étant à l'origine de pertes financières, de nombreux produits phytosanitaires sont utilisés afin de réduire leur impact sur la production. La dispersion de ces produits dans les écosystèmes, de même que la fragmentation paysagère et la perte d'habitats dues à l'expansion des terres agricoles, sont d'ailleurs les causes majeures (avec le changement climatique) du déclin actuel des populations d'insectes à large échelle (Forister et al., 2019; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Les populations de plantes sauvages souffrent non seulement de l'impact direct des herbicides mais également de l'effet indirect de la raréfaction des pollinisateurs sauvages liée à l'utilisation excessives des pesticides (Keitt, 2009). Pourtant, des études ont montré l'effet positif sur les cultures de la diversité de plantes sauvages dans les habitats adjacents. Ces plantes offrent par exemple une ressource aux insectes pollinisateurs, qui à leur tour pollinisent les cultures (Nicholls & Altieri, 2013). Les plantes sauvages adjacentes aux cultures

peuvent également offrir des habitats attractifs pour les prédateurs locaux, qui peuvent ensuite diminuer le nombre de ravageurs dans les champs (Amaral et al., 2016; Gurr et al., 2004). La relation plante-insecte est donc au cœur d'un réseau complexe d'interactions entre les habitats sauvages et les habitats cultivés. Ces interactions peuvent être bénéfiques comme néfastes aussi bien pour les espèces sauvages que pour les espèces domestiquées, d'où l'intérêt de mieux les comprendre.

## ii. Intégration de l'environnement proche dans les modalités de gestion des ravageurs

Parmi les relations plantes-insectes dans les agrosystèmes et habitats adjacents, la relation entre les ravageurs et les plantes cultivées est au centre d'un enjeu économique et sociétal majeur. De nombreux moyens de lutte existent contre les ravageurs, tels que la lutte chimique (pesticides), l'utilisation de moyens mécaniques (piégeages, filets, etc.), l'augmentation de la résistance des plantes (sélection variétale, OGM, etc.) ou encore la lutte biologique (utilisation d'ennemis naturels). Toutefois l'environnement peut également jouer un rôle important dans la gestion des ravageurs. Cet effet s'observe notamment aux échelles paysagère (diversité d'habitats autour des cultures) et locale (diversité de plantes sauvages autour des parcelles) (Chaplin-Kramer & Kremen, 2012). La présence de zones semi-naturelles comme des haies ou des bandes enherbées autour des champs permet d'attirer une importante biodiversité incluant des prédateurs tels que des carabes, araignées, fourmis, etc. (Burel, 1996; Schmidt et al., 2019). Comme présenté précédemment, ces prédateurs participent ensuite à réduire les populations de ravageurs au sein des cultures adjacentes. Une gestion adaptée des espaces autour des parcelles permet ainsi d'attirer un maximum d'ennemis naturels et donc *in fine* de réduire l'infestation par les ravageurs (Altieri & Nicholls, 2019; Landis et al., 2000). A l'inverse, une diversité importante de plantes sauvages autour des parcelles multiplie les ressources disponibles (nourriture et abri notamment) pour les ravageurs, en particuliers les espèces généralistes. Les habitats en bordure de champs peuvent alors jouer un rôle de réservoir pour les ravageurs qui peuvent s'y réfugier et y augmenter leurs populations avant d'infester les cultures (Tscharntke et al., 2016). Connaître les caractéristiques des habitats autour des cultures et notamment

comment elles influencent la relation plante-insecte est donc essentiel dans la gestion des ravageurs et de leurs dégâts.

### **3. *Drosophila suzukii*, espèce exotique envahissante et ravageur des cultures de fruits**

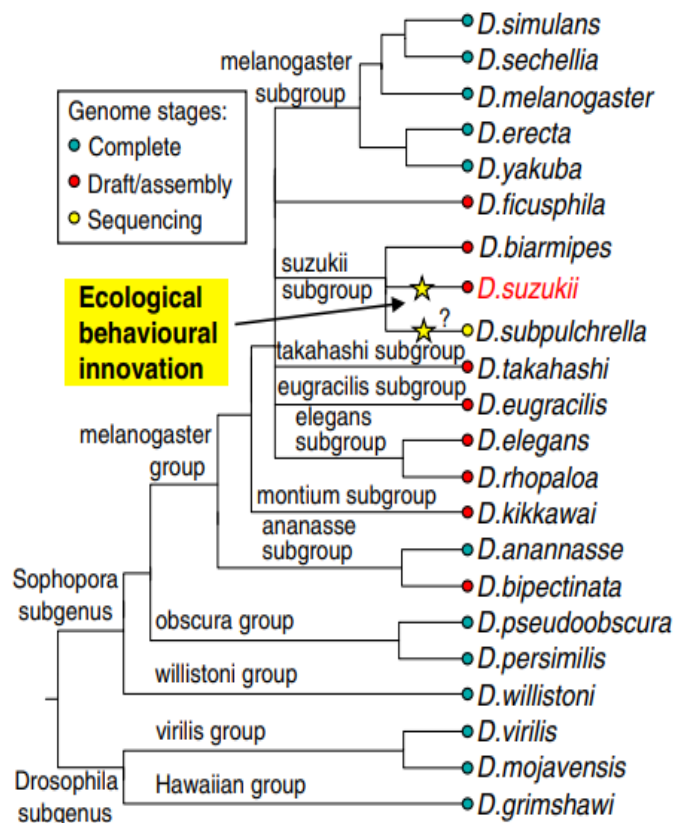
Parmi les nombreuses espèces exotiques envahissantes présentes en France, la drosophile à ailes tachetées (Spotted wing drosophila en anglais) *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) a été et reste le centre d'un grand intérêt non seulement scientifique mais également agricole et économique. Bien qu'elle ne soit pas la première espèce exotique de drosophile introduite en France (Skuhrava et al., 2010), elle est celle qui pose le plus de problèmes de par son statut de ravageur des cultures ainsi que par la rapidité de son processus d'invasion. En effet, contrairement aux autres drosophiles présentes dans son aire d'invasion, *D. suzukii* a des caractéristiques morphologiques et comportementales particulières lui permettant de profiter d'une niche trophique inoccupée par les autres drosophiles : les fruits en cours de maturation (Lee et al., 2011). Présentant également une grande polyphagie (Poyet et al., 2015), elle s'attaque aussi bien à de nombreuses espèces de plantes à fruits charnus sauvages (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015) qu'à des espèces de fruits cultivés, notamment les fruits rouges tels que les cerises, fraises, framboises ou myrtilles (Bellamy et al., 2013). Parmi les fruits des plantes sauvages qu'elle consomme, certains appartiennent à des plantes envahissantes (Poyet et al., 2014) et des plantes toxiques (Poyet et al., 2015, 2017), délaissés et parfois néfastes pour la majorité des insectes locaux. En raison des lourdes conséquences économiques des dégâts causés par cet insecte (Walsh et al., 2011), et de son impact écologique potentiel sur la dispersion des fruits charnus des plantes sauvages (Poyet et al., 2014), la nécessité d'approfondir les connaissances sur cette drosophile tant sur le plan fondamental qu'appliqué est rapidement devenue une priorité.

#### *3.1. Particularités de l'espèce*

##### i. Place au sein des drosophiles

La famille Drosophilidae est divisée en 2 sous-familles : Les Steganinae et les Drosophilinae (ITIS, 2021). *Drosophila suzukii* fait partie de cette dernière, au sein du

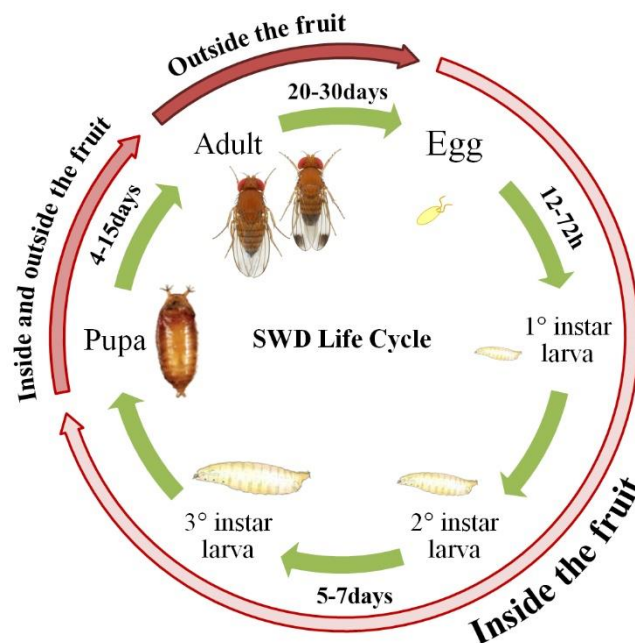
genre *Drosophila* lui-même divisé en 2 sous-genres : *Drosophila* et *Sophophora*. Dans ce dernier sous genre, d'après Rota-Stabelli et al. (2013), *D. suzukii* est classée dans le groupe melanogaster et dans le sous-groupe suzukii (Figure 6). *D. suzukii* est donc phylogénétiquement proche de l'espèce modèle *Drosophila melanogaster* dont la biologie est bien détaillée dans la littérature scientifique et avec laquelle elle partage de nombreuses caractéristiques (Iacovone et al., 2015; Rota-Stabelli et al., 2013; Yang et al., 2012). Elle se différencie cependant de la majorité des autres espèces du groupe melanogaster notamment par la présence d'un ovipositeur dentelé lui permettant de déposer ses œufs dans des fruits non mûres et d'accéder ainsi à des niches écologiques non exploitées par les autres drosophiles.



**Figure 6.** Phylogénie de *Drosophila suzukii* au sein du genre *Drosophila* (Rota-Stabelli et al., 2013). L'étoile jaune indique l'apparition d'un ovipositeur denté amenant diverses innovations comportementales et écologiques chez deux espèces du sous-groupe suzukii (dont *D. suzukii*).

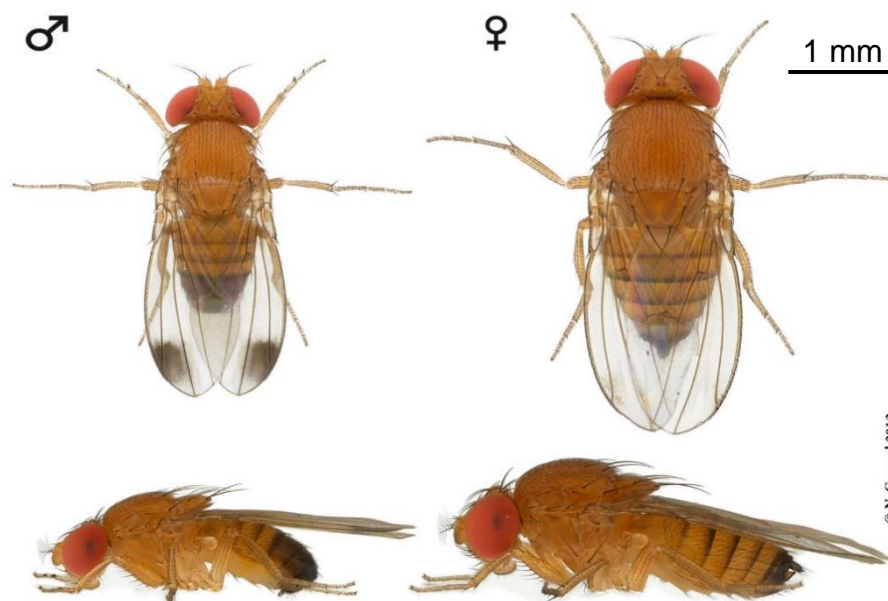
ii. Cycle biologique et caractéristiques morphologiques de l'espèce

*D. suzukii* a un cycle de vie similaire à celui de la plupart des espèces de drosophiles. Comme tous les diptères, son développement est de type holométabole et se compose de 4 stades principaux (Figure 7). En conditions contrôlées à 22°C, le stade œuf (développement embryonnaire) dure environ 24h, la phase larvaire (développement post-embryonnaire) 8 jours (divisés en 3 stades larvaires), le stade nymphal 6 jours et le stade adulte 12 jours (Tochen et al., 2014). Ces durées, mais aussi le succès de développement, sont fortement dépendants de la température. Par exemple, la durée de développement de l'œuf à l'adulte varie de 10 à 79 jours (Asplen et al., 2015). L'optimum de développement en termes de taux de survie et de rapidité s'effectue aux alentours de 22°C (Chabert et al., 2013; Tochen et al., 2014; Winkler et al., 2021). Les adultes non hivernant vivent en général une trentaine de jours dans la nature (Winkler et al., 2020), mais leur espérance de vie en conditions contrôlées dépend de nombreux facteurs. Une température fraîche (13°C) prolonge par exemple grandement l'espérance de vie qui peut être supérieur à 200 jours pour les femelles et 145 jours pour les mâles (Schlesener et al., 2020).

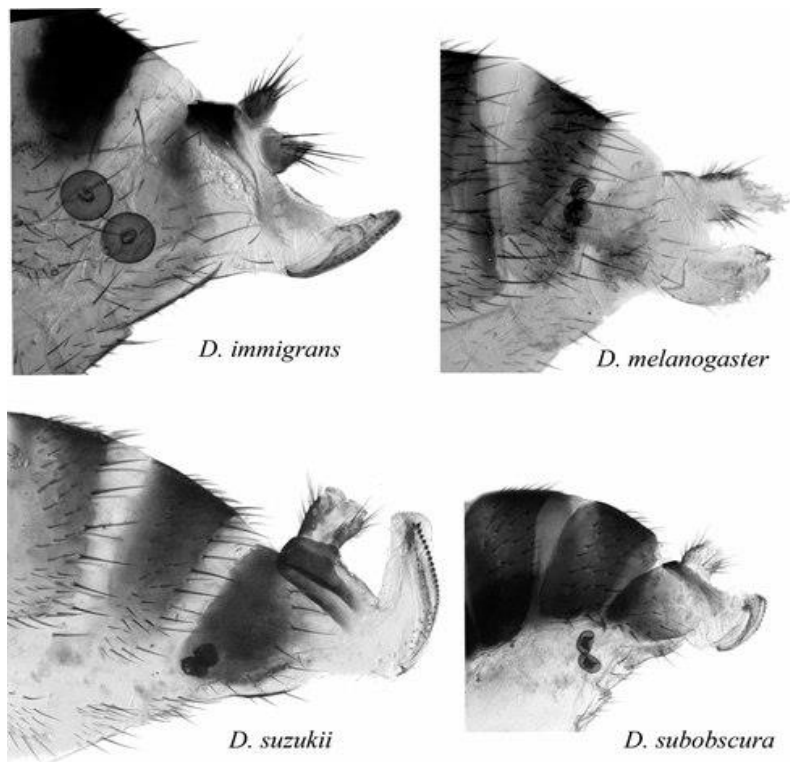


**Figure 7.** Etapes du cycle de vie de *Drosophila suzukii*. La durée de 5-7 jours (présentée au niveau de la flèche verte entre le 2<sup>ème</sup> et le 3<sup>ème</sup> stade larvaire) correspond à la durée du stade larvaire allant de l'éclosion à la pupaison (Rossi-Stacconi, Oregon State University, 2019).

Les adultes, de taille comprise entre 2 et 3.5 mm (Kanzawa, 1939), présentent un dimorphisme sexuel marqué (Figure 8). Les mâles, légèrement plus petits, ont une tache sombre sur l'extrémité de l'aile, entre les nervures L2 et L3 (Asplen et al., 2015), c'est pourquoi l'espèce est fréquemment appelée SWD (Spotted Wings Drosophila) en anglais. Les mâles d'autres espèces de drosophiles partagent cette caractéristique : des espèces phylogénétiquement proches comme *D. biarmipes* et *D. subpulchrella* mais aussi plus éloignées comme *D. rajasekari* et *D. elegans* (True et al., 1999; Yeh et al., 2006). Les femelles présentent un large ovipositeur (figure 9) denté en forme de scie, caractéristique également commune à l'espèce *D. subpulchrella* (Hauser, 2011). Néanmoins, ces espèces partageant des caractéristiques morphologiques similaires avec *D. sukuzii* ne sont pour l'instant pas encore observées en France, ce qui rend l'identification de cette dernière aisée au sein de la communauté de drosophiles françaises. Il est à noter que cette espèce possède différentes formes, appelées morphes, se développant selon la température régnant lors du développement larvaire (Stephens et al., 2015). Si les températures sont douces (>15°C), les adultes présenteront un morphe dit estival, d'une couleur brun-beige plus claire ainsi que des ailes plus petites. Si les températures sont froides (<15°C), les adultes présenteront un morphe dit hivernal, d'une couleur brun sombre et aux ailes plus grandes (Shearer et al., 2016). Certains individus ont également un morphe intermédiaire (Figure 10).



**Figure 8.** Mâle (gauche) et femelle (droite) de *Drosophila sukuzii* en morphe estival (N. Gompel).



**Figure 9.** Comparaison de l'ovipositeur de femelle *D. sukii* avec celui des femelles de 3 espèces françaises communes du genre *Drosophila* (Hauser, 2011)



**Figure 10.** Mâles *D. sukii* présentant un morphe estival, intermédiaire et hivernal, de gauche à droite respectivement (Photo : R. Ulmer).

### iii. Niche écologique de l'espèce

#### a. Espèces de plantes hôtes

*Drosophila suzukii* est une espèce faisant preuve d'une grande polyphagie, c'est-à-dire qu'elle peut utiliser une large variété d'espèces de plantes à fruits charnus, sauvages comme cultivées, pour pondre et se nourrir (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015). Parmi les espèces sauvages les plus couramment infestées nous pouvons citer la mûre (*Rubus fruticosus*), le sureau noir (*Sambucus nigra*) ou diverses espèces du genre *Prunus* (*P. serotina*, *P. mahaleb*, *P. spinosa*). Les fruits cultivés les plus couramment infestés, ou du moins ceux concentrant la majorité des dégâts économiques causés par *D. suzukii*, sont la cerise, la framboise, la fraise et la myrtille/le bleuets (Asplen et al., 2015). Cette drosophile présente une préférence pour les petits fruits rouges à la peau souple et à la chaire juteuse mais peut, en l'absence de ses hôtes de prédilection, pondre et se développer sur d'autres fruits comme le raisin, l'abricot, la pomme, la poire ou la tomate (Lee et al., 2011).

#### b. Préférences écologiques

L'ovipositeur denté spécifique des femelles *D. suzukii* leur permet de découper la cuticule rigide des fruits en cours de maturation (Atallah et al., 2014). Les autres espèces de drosophiles présentes dans son aire d'invasion ne possédant pas un ovipositeur équivalent (Figure 9), elles ne peuvent pondre que dans les fruits dont la peau est soit déjà percée (blessures du fruit, ovipositions antérieures d'autres espèces, etc.), soit ramollie car ayant atteint un stade de maturation assez avancé (voire un pourrissement). *Drosophila suzukii* est ainsi, dans la majeure partie de son aire d'introduction, la seule espèce de Drosophilidae à pouvoir accéder à cette ressource (Walsh et al., 2011) et ne fait donc face qu'à très peu de compétition de la part de la communauté de drosophiles frugivores dans cette niche écologique.

*D. suzukii* est une espèce originaire de zones tempérées asiatiques, mais peut supporter une large gamme de températures, comme le montre sa répartition étendue recouvrant à la fois des zones aux climats relativement chauds et secs (pourtour Nord de la mer Méditerranée), des zones aux climats chauds et humides (Brésil, Asie du Sud-Est) et des zones aux climats plus froids (Nord de l'Europe, Canada). Comme c'est souvent le cas avec les espèces introduites envahissantes, *D. suzukii* semble donc avoir connu une modification de sa niche écologique entre son aire native et ses

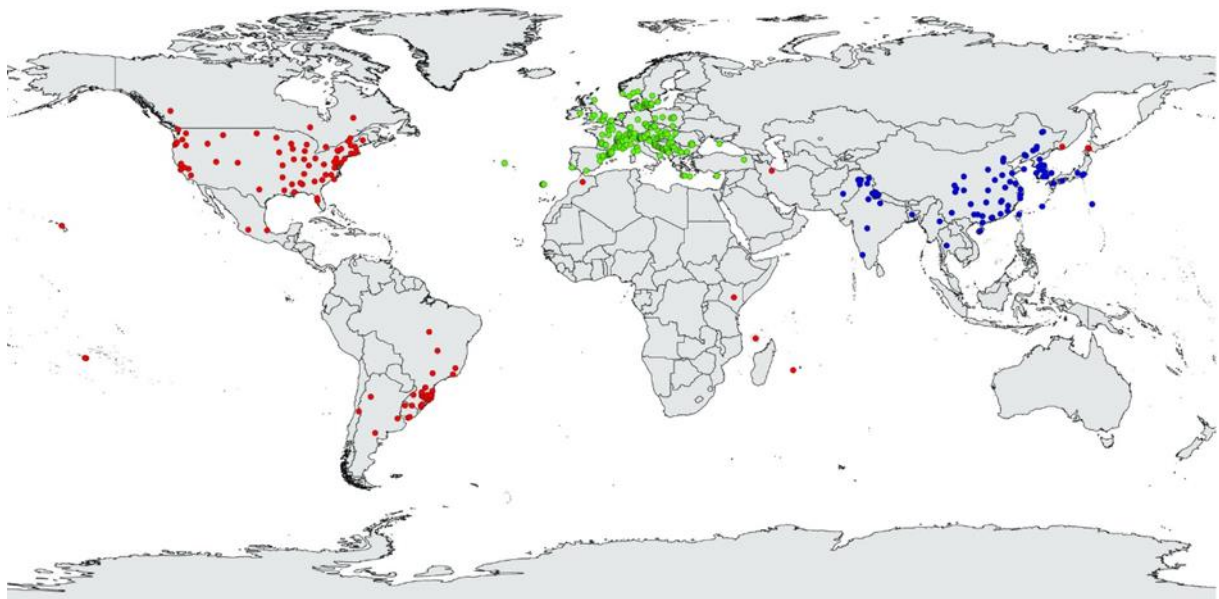


différentes aires d'introduction, l'Europe et l'Amérique du Nord (Ørsted & Ørsted, 2019).

### 3.2 Un processus d'invasion rapide

#### i. Origine géographique de l'espèce

*Drosophila suzukii* est une espèce décrite pour la première fois au Japon en 1916 (Kanzawa, 1936). Bien qu'elle soit souvent associée à ce pays, son aire native de répartition est bien plus large que cela et s'étend à une large portion de l'Asie du Sud-Est. Au-delà du Japon, sa présence sous le statut d'espèce native a été notée du Nord de la Chine au Sud de l'Inde, et à l'Ouest jusqu'au Pakistan, en passant par la Thaïlande et le Myanmar (Calabria et al., 2012; Ørsted & Ørsted, 2019 ; Figure 11).



**Figure 11.** Répartition mondiale connue de *D. suzukii* d'après la littérature et les bases de données scientifiques en 2022. Les points bleus sont considérés comme appartenant à l'aire native, les points verts à l'aire d'introduction européenne, et les points rouges aux autres aires d'introduction (complété d'après Ørsted & Ørsted, 2019).

#### ii. Zones envahies et historique de l'invasion

*D. suzukii* a été observée hors de son aire de répartition native pour la première fois en 1980 sur l'île d'Oahu dans l'archipel d'Hawaii, puis peu après sur les différentes îles de l'archipel (Kaneshiro, 1983). Aucun dommage sur les cultures n'a cependant

été reporté suite à cette première introduction. Des témoignages affirment sa présence en Amérique centrale (Costa-Rica notamment) à la fin des années 1990, sans que cette affirmation ne puisse être vérifiée dans les collections d'époques (Hauser, 2011). A partir de 2008, l'espèce commence à faire l'objet d'une attention particulière en raison de son caractère envahissant et des dégâts économiques qu'elle provoque. Cette année-là, *D. suzukii* est formellement identifiée pour la première fois sur le continent américain en Californie (Hauser et al., 2009), et en Europe en Catalogne (Calabria et al., 2012). Des premiers témoignages évoquent sa présence dans le sud de la France cette même année (Valérie Balmès, ANSES, communication personnelle), mais c'est en 2009 que sa présence est attestée en France à Montpellier ainsi que dans les Alpes Maritimes (Calabria et al., 2012). De l'ouest Méditerranéen, elle s'est ensuite très rapidement propagée en Europe vers le nord et l'ouest, à une vitesse exceptionnelle de près de 1000 km par an. En 2011, sa limite septentrionale en Europe se situe dans la forêt de Compiègne, au Nord de la France (Poyet et al., 2014). Elle est aussi détectée en Allemagne en 2011 (Vogt et al., 2012) et au Royaume-Uni en 2012 (Fountain et al., 2017), en Roumanie en 2013 (Chireceanu et al., 2015). Au nord elle est observée jusqu'en Scandinavie en 2014 (Manduric, 2014) et à l'est jusqu'en Turquie en 2015 (Orhan et al., 2016). Sa propagation en Europe s'est ensuite ralentie et peu de nouvelles zones semblent avoir été envahies depuis (Figure 11). Sur le continent américain, sa progression a également été fulgurante. Seulement 2 ans après sa détection en Californie en 2008 elle a été observée au Canada et jusqu'à la côte-Est des USA (Hauser, 2011). Elle atteint le Mexique en 2011 (SENASICA, 2013). L'espèce est également présente en Amérique du Sud depuis 2013, où elle a pu arriver soit par le sud du Brésil (Deprá et al., 2014), soit par le port de Valparaiso au Chili (Andreazza et al., 2017), zone d'importation de grandes quantités de fruits et légumes (ces deux hypothèses n'étant pas mutuellement exclusives). L'espèce est maintenant également présente en Argentine et en Uruguay. La figure 11 montre la totalité des occurrences connues de *D. suzukii* en 2018. Depuis cette étude, l'espèce a également été observée en Afrique : dans l'archipel des Comores (Hassani et al., 2020), ainsi que sur le continent, notamment au Maroc (Boughdad et al., 2021) et en Afrique subsaharienne au Kenya (Kwadha et al., 2021).

### iii. Causes du succès de l'invasion

Comme indiqué précédemment, *D. suzukii* est une espèce très polyphage. Une grande partie des espèces de plantes à fruits charnus présentes dans ses aires d'introduction lui permettent de se nourrir et de se développer. Sur 67 espèces à fruits charnus présentes dans le nord de la France, *D. suzukii* a pu pondre et se développer sur près de la moitié, appartenant à 17 familles différentes (Poyet et al., 2015). De plus, le ravageur se développe sur les fruits en cours de maturation, une niche écologique non utilisée par les autres drosophiles dans son aire d'invasion.

Les ennemis naturels des drosophiles, notamment les guêpes parasitoïdes, semblent également être peu efficaces (ce point sera détaillé dans la partie traitant de la lutte contre *D. suzukii*). La faible pression biotique (compétition, prédation, parasitisme) subie par le ravageur dans son aire d'introduction joue donc un grand rôle dans le succès de son invasion, mais au-delà de ça, l'espèce présente aussi de nombreuses adaptations qui peuvent expliquer la rapidité avec laquelle elle s'est propagée.

*D. suzukii* est une espèce très féconde, comme beaucoup de drosophiles. La maturité sexuelle des adultes est atteinte seulement un ou deux jours après l'émergence, les accouplements peuvent avoir lieu dès le premier jour, et les femelles peuvent commencer à pondre dès le deuxième jour (Cini et al., 2012). Les femelles sont synovigéniques, c'est-à-dire que la maturation des œufs se fait après l'émergence et nécessite donc une prise alimentaire. Elles pondent en général 1 à 3 œufs par fruit dans la nature (Cini et al., 2012), mais jusqu'à 13 œufs par fruit en conditions de laboratoire sur myrtilles (Lee et al., 2011). La femelle peut ainsi pondre jusqu'à 868 œufs durant sa vie estimée (Emiljanowicz et al., 2014). Le développement rapide des larves permet, selon les conditions climatiques, la succession de 13 générations maximum en l'espace d'une année (Asplen, 2015). Cette fertilité exceptionnelle confère à une seule femelle colonisatrice la capacité d'engendrer une descendance de plusieurs milliards d'individus en une saison de reproduction (Rota-Stabelli et al., 2013).

*D. suzukii* semble également bien adaptée aux climats de son aire d'introduction, et présente notamment une résistance étonnante aux climats froids. Alors que des modèles établis il y a une dizaine d'années, basés sur ses préférences

thermiques étudiées en laboratoire, prédisaient qu'elle ne pourrait probablement pas s'implanter dans certaines régions trop froides (Canada et nord des USA) (Dalton et al., 2011), *D. suzukii* y a malgré tout pu s'établir et y cause maintenant des dégâts importants (Smirle et al., 2017). Cette adaptation au froid peut, au moins en partie, s'expliquer par la plasticité phénotypique de l'espèce. Les « morphes hivernaux » présentent en effet une meilleure survie à des températures proches de 0°C. L'analyse génétique de ces morphes indique également chez eux une plus forte expression des gènes associés à la résistance au froid et une diminution de l'expression de ceux impliqués dans la reproduction (Shearer et al., 2016), suggérant une diapause reproductive chez cette espèce en période hivernale. Les piégeages faits en hiver montrent que ce sont majoritairement les femelles qui hivernent (Rossi-Stacconi et al., 2016), mais leurs ovaires sont sous-développés. Les mâles, plus rares en hiver, ne produisent d'ailleurs que très peu de sperme durant cette saison froide (Grassi et al., 2018). Les mécanismes permettant à l'espèce de survivre à l'absence de fruits durant l'hiver et le début du printemps sont toutefois mal connus, de même que sa dynamique populationnelle durant cette période (Panel et al., 2018). Une meilleure connaissance de ces mécanismes pourrait pourtant permettre d'améliorer l'efficacité des outils de lutte contre le ravageur (Ioriatti et al., 2015). Plusieurs projets de recherche dont certains menés par des équipes françaises (i.e. projet ANR DROTHERMAL) sont actuellement développés afin d'apporter des éléments de réponse.

#### iv. Conséquences économiques et écologiques

De par son large spectre de plantes hôtes, *D. suzukii* provoque des dégâts considérables sur de nombreuses cultures. Bellamy et al. (2013) ont classé les cultures les plus susceptibles d'être attaquées par *D. suzukii* en prenant en compte différents critères comme l'attractivité des fruits, les préférences d'oviposition et les facteurs de développement. D'après cette étude, les fruits les plus vulnérables sont (par ordre décroissant de vulnérabilité) la framboise, la fraise, la mûre, la cerise, la pêche, la myrtille, et le raisin. De par l'importance du marché représenté par l'ensemble de ces cultures, *D. suzukii* a le potentiel de provoquer d'énormes pertes économiques. D'après Walsh et al. (2011), dans le nord-ouest des USA qui est une région à forte production fruitière, les pertes dues à *D. suzukii* représenteraient 20% de la production en petit fruits, soit 511 millions de dollars par an. En Italie dans la province de Trente,

les pertes ont été estimées à plus de 3 millions d'euros (Bolda et al., 2013). En Dordogne (France) en 2013, *D. suzukii* a provoqué la perte de 600 tonnes de fraises, soit une estimation de 1.8 millions d'euros. Sur les cultures de cerisiers, la perte a été estimée à 9000€ par hectare (CTIFL, 2018).

Les conséquences économiques de l'invasion de *D. suzukii* sont les plus documentées et médiatisées en raison de l'impact sociétal qu'elles représentent, notamment avec l'arrachage de vergers de cerisiers dans le Sud de la France et les faillites d'exploitations agricoles. Néanmoins, comme la plupart des espèces envahissantes, *D. suzukii* peut aussi avoir un impact écologique non-négligeable sur les écosystèmes envahis (Kenis et al., 2009 ; Poyet et al., 2014). Cet impact écologique est cependant moins connu et les conséquences restent majoritairement à l'état d'hypothèse. Comme dit précédemment, *D. suzukii* ne souffre que de peu de compétition dans sa niche écologique. Si la pression de compétition exercée par les espèces autochtones est faible, la pression de compétition exercée par *D. suzukii* sur ces espèces autochtones est en revanche bien plus importante. En effet, *D. suzukii* a une fécondité bien plus élevée que d'autres mouches utilisant les fruits sains. Par exemple la mouche de la cerise *Rhagoletis cerasi* était le principal ravageur des cultures de cerise. Cette espèce présente une fécondité très faible (un œuf par fruit, une génération par an, Daniel & Grunder 2012) comparée à *D. suzukii* (jusqu'à 3 œufs par cerise dans la nature, Mitsui et al., 2006 ; Cini et al., 2012). Les dégâts causés par *Rhagoletis cerasi* sont en nette régression depuis l'arrivée de *D. suzukii*, ce qui pourrait être dû à la pression de compétition exercée par *D. suzukii* (Plantamp, 2016). Au sein de la communauté de drosophiles, l'introduction de *D. suzukii* pourrait avoir deux effets opposés. Premièrement, elle pourrait favoriser les autres drosophiles en augmentant la quantité de substrat de ponte disponible. En effet, en perçant la peau des fruits en cours de maturation, elle crée une ouverture qui permet l'accès à la chair pour les autres espèces de drosophile (Bernardi et al, 2017) comme *D. subobscura* (Poyet et al., 2014). De plus, cette ouverture permet également aux microorganismes pathogènes d'accéder au fruit, ce qui provoque un pourrissement prématuré (Walsh et al., 2011) et donc d'autant plus de ressources pour les drosophiles se développant préférentiellement dans les fruits pourris (Poyet et al., 2014). *D. suzukii* pourrait également avoir un effet négatif sur la communauté de drosophiles par effet de compétition apparente (Kenis et al., 2009). La compétition apparente se produit quand une espèce introduite impacte négativement mais indirectement une espèce locale en

augmentant la quantité d'ennemis naturels communs (Holt, 1977). De nombreux individus de *D. suzukii* pourraient ainsi potentiellement mener à de plus grandes populations de prédateurs en offrant une ressource alimentaire supplémentaire, ce qui pourrait impacter négativement les populations de drosophiles locales. Toutefois, les ennemis spécialistes de drosophiles comme les parasitoïdes semblent peu efficaces sur *D. suzukii* dans son aire d'invasion (cf 3.3.ii. *Lutte biologique*).

### 3.3 Etat des solutions de lutte actuelles

Face à l'invasion fulgurante de *D. suzukii* et les dégâts économiques importants qu'elle cause, la lutte contre ce ravageur est devenue un enjeu majeur de recherche. La lutte contre *D. suzukii* à l'échelle mondiale se base à l'heure actuelle majoritairement sur l'utilisation de pesticide de synthèse, mais de nombreuses alternatives de biocontrôle existent. Le biocontrôle est défini comme l'utilisation de produits se basant sur des mécanismes naturels comprenant les organismes auxiliaires (on parle alors de lutte biologique) et les produits phytopharmaceutiques qui sont composés de micro-organismes, de médiateurs chimiques tels que les phéromones et les kairomones, ou de substances naturelles d'origine végétale, animale ou minérale (article L. 253-6 du code rural).

#### i. Lutte chimique de synthèse

L'utilisation de pesticides est actuellement la méthode de lutte la plus utilisée contre *D. suzukii* dans le monde car la plus efficace (Shawer, 2020). Cependant cette technique est loin d'être optimale du fait de ses conséquences écologiques et en termes de santé publique. En effet, le cycle biologique de *D. suzukii* et son turnover générationnel rapide forcent à l'utilisation de pesticides durant le murissement du fruit, peu avant la récolte, ce qui augmente drastiquement le risque de présence de résidus de pesticides dans les fruits une fois cueillis. Outre les problèmes liés à la pollution de l'environnement, l'usage de pesticides chimiques contribue également à l'apparition de résistance chez les insectes et impacte négativement les populations d'arthropodes bénéfiques comme les celles des pollinisateurs (Cini et al., 2012). Etant donné que les larves passent tout le temps de leur développement à l'intérieur du fruit, la plupart des applications de pesticides visent les adultes ou les œufs. Les agriculteurs utilisent

généralement des insecticides classiques à large-spectre (pyréthrinoïdes, carbamates, organophosphorés), mais cette technique n'est pas toujours compatible avec les programmes de lutte biologique intégrée (Haye et al., 2016). Les néonicotinoïdes restent peu utilisés contre *D. suzukii* car leur efficacité est relativement faible face aux adultes (Bruck et al., 2011). Même s'ils semblent avoir de légers effets perturbateurs sur l'oviposition et le taux de survie des larves, ces effets ne sont pas assez importants pour une efficacité en tant qu'outil de lutte (Beers et al., 2011; Coslor, 2013). De plus l'action à large spectre des néonicotinoïdes provoque des effets négatifs non intentionnels sur les arthropodes auxiliaires (Main et al., 2018), ce qui a conduit à leur interdiction en Europe en 2018. Certains pesticides se sont néanmoins révélés plus efficaces. Des essais menés par Shower et al. (2018) ont montré que les organophosphorés (le diméthoate et le phosmet) et les pyréthrinoïdes (la lambda-cyhalothrine et la deltaméthrine) se sont avérés efficaces contre tous les stades de vie de *D. suzukii*. En France, le diméthoate était d'ailleurs majoritairement utilisé par les agriculteurs, mais il a été interdit dans le pays en 2016 (2019 à l'échelle de l'Union Européenne) car toxique pour l'être humain (DeSesso et al., 2008; Jamil et al., 2005).

## ii. Biocontrôle

L'usage de pesticides de synthèse, bien que satisfaisant quant à la diminution des infestations, n'en reste pas moins problématique d'un point de vue écologique et sanitaire. Comme évoqué précédemment, les pesticides de synthèse, notamment ceux à large spectre utilisés contre *D. suzukii*, ont des effets néfastes, même à des doses non-létales, sur le comportement et la physiologie des arthropodes auxiliaires comme les pollinisateurs et les ennemis naturels des ravageurs (Desneux et al., 2007). C'est pourquoi la lutte chimique via des produits d'origine naturelle a également été étudiée. Les spinosynes (le spinosad et le spinétorame), qui sont des biopesticides issus de toxines bactériennes, ont montré une efficacité intéressante contre tous les stades de vie de *D. suzukii* (Shower et al., 2018). Dam et al. (2019) ont démontré l'efficacité de diverses substances sur *D. suzukii*: la chitinase extraite du latex d'*Euphorbia characias* a un effet larvicide létal à 100% en cas d'ingestion. Les huiles essentielles de thym et de Manuka (*Leptospermum* sp.) présentent des résultats prometteurs en tant que répulsifs et par toxicité de contact. L'huile essentielle de plantes du genre *Perilla* a montré une activité insecticide quand elle est utilisée en

fumigation. Une autre étude a également montré que les huiles essentielles issues de plantes du genre *Piper* provoquent chez les adultes une mortalité de 100% par ingestion ou application topique, de même qu'elles ont un effet répulsif sur la ponte et engendrent une diminution du taux de survie des œufs (de Souza et al., 2020). L'application sur les fruits de kaolin (argile blanche) semble également présenter des résultats prometteurs pour réduire l'infestation (Linder et al., 2020), de même que l'application de soufre en poudre qui entraîne une réduction de 76 % du nombre d'œufs pondus dans les fruits (Dam et al., 2019).

De nombreuses études ont été également réalisées afin de trouver des solutions efficaces en lutte biologique. La lutte par les parasitoïdes a notamment fait l'objet de nombreux travaux scientifiques (Kremmer et al., 2017; Poyet et al., 2013; Seehausen et al., 2020). Les guêpes parasitoïdes des genres *Asobara* (Famille des Braconidés), *Leptopilina* et *Ganaspis* (Famille des Figitidés) ont montré une relative capacité à parasiter les larves de *D. suzukii* en laboratoire (Abram et al., 2020; Chabert et al., 2012) mais cette dernière s'y montre particulièrement résistante dans son aire d'invasion, notamment grâce à un système immunitaire très efficace (Poyet et al., 2013). Parmi les espèces européennes et américaines, les parasitoïdes pupaux se montrent plus performants pour parasiter le ravageur, notamment les espèces *Pachycrepoideus vindemiae* et *Trichopria drosophilae* (Chabert et al., 2012; Gabarra et al., 2015). Cependant leur efficacité sur le terrain n'est pas suffisante pour avoir une influence significative sur les populations de *D. suzukii* (Hogg et al., 2022; Miller et al., 2015). Les parasitoïdes présents dans son aire native semblent en revanche bien plus efficaces. Les parasitoïdes larvaires *Asobara japonica*, *Ganaspis brasiliensis* et *Leptopilina japonica* sont ceux qui parasitent le plus couramment *D. suzukii* en Asie (Daane et al., 2016; Girod et al., 2018) et donc les plus prometteurs pour une utilisation en lutte biologique. Cependant l'introduction d'espèces exotiques, même à des fins de lutte biologique, est risquée et réglementée dans l'Union Européenne car soumise à autorisation et dérogation spécifiques après évaluation de l'ANSES sur le territoire français.

L'étude de micro-organismes entomopathogènes a montré quelques résultats prometteurs. Le champignon *Metarhizium brunneum* induit par exemple une baisse de la fécondité des femelles ainsi qu'un taux de mortalité élevé (Yousef et al., 2018). La



bactérie *Bacillus thuringiensis*, insecticide le plus utilisé utilisée en lutte biologique, est efficace en ingestion contre les larves de *D. suzukii* mais ne peut pas pénétrer les fruits où les larves se nourrissent (Biganski et al., 2018). Une autre bactérie, *Chromobacterium subtsugae*, a en revanche montré une efficacité plus intéressante sur le terrain où son application en pulvérisation réduit l'infestation par *D. suzukii* (Fanning et al., 2018). Les nématodes entomopathogènes font face au même problème que les bactéries, à savoir que même s'ils sont efficaces en application topique sur les larves ils ne peuvent que difficilement accéder à l'intérieur du fruit (Tait et al., 2021). Une espèce prometteuse récemment découverte (*Oscheius onirici*) semble néanmoins pouvoir y pénétrer et y provoquer la mort des larves (Foye & Steffan, 2020).

Les prédateurs peuvent également être utilisés pour lutter contre *D. suzukii*. Diverses punaises de la famille des Anthocoridés, fréquemment utilisées en lutte biologique et disponibles commercialement, sont capables de consommer différents stades de *D. suzukii* en laboratoire (trois espèces du genre *Orius*, *O. insidiosus*, *O. laevigatus*, *O. majusculus* et *Anthocoris nemoralis*). De même, le staphylin *Dalotia corraria*, la chrysope verte *Chrysoperla carnea* et le forficule *Labidura riparia* se sont montrés capables de prédation sur au moins un stade de vie de *D. suzukii* (Cuthbertson et al., 2014; Englert & Herz, 2019; Gabarra et al., 2015; Woltz et al., 2015). Les larves étant présentes dans le fruit, un prédateur aurait besoin d'altérer voire de détruire ce dernier pour s'en nourrir, ce qui n'est pas intéressant d'un point de vue économique. En revanche *D. suzukii* a tendance à se nymphoser hors du fruit, et on retrouve les pupes sur le sol où elles seraient sujettes à la prédation de carabes ou de grillons (Ballman et al., 2017). Sur le terrain, l'analyse ADN de contenus stomacaux a montré la présence de *D. suzukii* dans le régime alimentaire de forficules (Dermaptères), d'araignées, de fourmis, de punaises Anthocoridés et Nabidés (Wolf et al., 2018). Toutes ces observations poussent à l'utilisation des prédateurs dans une lutte biologique conservatrice (favoriser la présence de prédateurs naturellement présents dans l'environnement, par exemple avec des environnements préservés autour des parcelles agricoles) plutôt qu'une lutte inondative (lâchers en grands nombres de prédateurs issus d'élevage dans les parcelles) (Wang, 2020; Woltz et al., 2015).

La lutte par la technique de l'insecte stérile est également étudiée, mais n'a pas encore été testée en conditions de terrain sur *D. sukuzii*. Cette technique consiste à élever et relâcher en grande quantité des mâles stérilisés par radiation, afin qu'une partie des femelles sauvages se reproduise avec ces mâles et n'ait donc pas de descendance (Dyck et al., 2021). Cette technique a l'avantage d'être espèce-spécifique, mais requiert certaines conditions pour être applicable. Il est important de s'assurer que la dose de radiation nécessaire pour stériliser les mâles stérilise également la totalité des femelles afin de ne pas relâcher de femelles fécondes. Il faut aussi vérifier que les mâles stériles restent compétitifs face aux mâles sauvages. Les recherches sont actuellement en cours sur *D. sukuzii* afin de s'assurer de la faisabilité et l'efficacité de cette méthode. Les études ont montré qu'une radiation gamma d'environ 200 Gy était nécessaire pour stériliser la quasi-totalité des mâles, tandis que les femelles sont toutes stériles dès 75 Gy. Les mâles stérilisés semblent rester compétitifs face aux mâles sauvages (Krüger et al., 2018; Sassù et al., 2019). Cependant, relâcher des femelles stériles n'est pas une solution optimale car celles-ci font concurrence aux les femelles sauvages pour s'accoupler avec les mâles stériles (Nikolouli et al., 2018). Dans cette optique, une étude récente a permis d'obtenir des résultats prometteurs dans le développement de souches transgéniques de *D. sukuzii* permettant de ne produire que des mâles en élevage, augmentant ainsi l'efficacité de la technique de l'insecte stérile (Schetelig et al., 2021). La bactérie *Wolbachia pipientis* peut également être utilisée dans le développement d'une technique similaire, dite de « l'insecte incompatible » (Nikolouli et al., 2018). Cette bactérie infeste le cytoplasme de nombreux arthropodes et provoque un phénomène d'incompatibilité cytoplasmique, c'est-à-dire que la descendance d'un mâle infecté mourra sauf si la femelle est également infectée (Werren et al., 2008). Relâcher en grand nombre des mâles *D. sukuzii* infectés par *W. pipientis* pourrait ainsi permettre de contrôler les populations du ravageur au même titre que la technique de l'insecte stérile (Cattell et al., 2018). Les deux techniques ne sont d'ailleurs pas incompatibles et pourraient être utilisées conjointement (Nikolouli et al., 2020).

D'autres techniques sont par ailleurs appliquées par les agriculteurs. Les pièges sont par exemple souvent utilisés, malgré le fait que leur efficacité n'ait pas toujours été prouvée. Cette technique a pour but de réduire la densité d'adultes présents dans les cultures en capturant/tuant une partie de la population. Il existe différents modèles

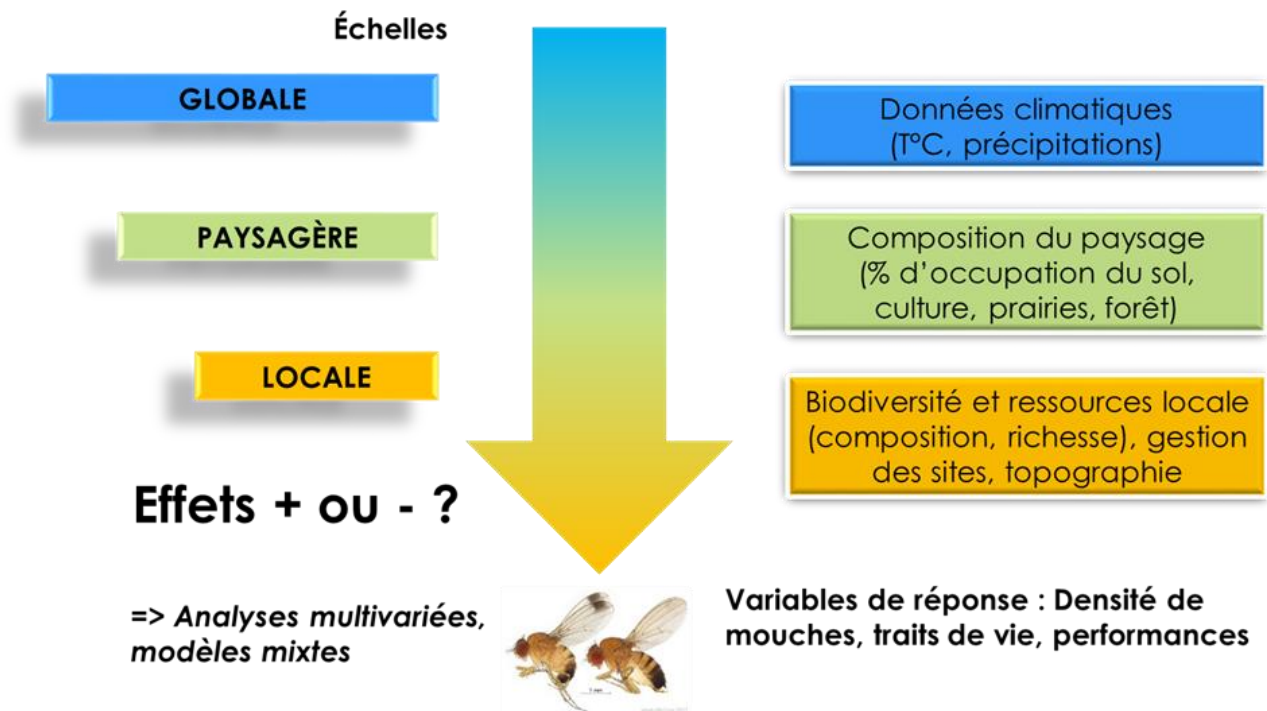
de pièges et attractifs/appâts vendus dans le commerce et spécialement dédiés à *D. suzukii*. Cependant il n'existe pas de substance à la fois attractive et spécifique, et les pièges capturent souvent plus de drosophiles appartenant aux espèces natives que de *D. suzukii* (Tonina et al., 2018). L'efficacité limitée de cette méthode ne la rend rentable que dans des parcelles où la pression de *D. suzukii* est déjà faible, c'est-à-dire dans un climat chaud et sec et loin de forêts ou de haies (Mori et al., 2019). La pose de filets autour des cultures est également une technique déjà mise en œuvre dans les cultures, principalement sur des arbres tels que les cerisiers. Cette technique des filets se montre souvent efficace bien que contraignante, mais son efficacité semble variable selon les saisons, la configuration des exploitations et les habitats avoisinants (projet CASDAR-DS2). Les mailles du filet doivent être inférieure à 1 mm, idéalement 0.98 mm pour une exclusion complète de *D. suzukii* (Kawase & Uchino, 2005). Le filet doit être installé après le fleurissement (pour ne pas empêcher la pollinisation dans le cas de cultures concernées) mais avant le début du murissement des fruits pour éviter d'y enfermer des *D. suzukii* (Caprile et al., 2013). Le filet peut être placé autour de chaque arbre, de chaque colonne ou de la parcelle tout entière. Bien que très contraignante, cette dernière méthode est la plus efficace car elle limite le nombre d'ouvertures pour l'accès aux arbres, et donc limite le risque de faire rentrer des drosophiles à chaque ouverture (Mori et al., 2019).

## Objectifs de la thèse et démarche générale

La thématique principale de mon travail présenté dans cette thèse est la relation qu'entretient *Drosophila suzukii* avec son environnement. Je me suis intéressé à l'impact de variables environnementales mesurées à différentes échelles sur le ravageur (Figure 12). J'ai également étudié différentes pistes de contrôle biologique des populations de *D. suzukii* dans les agrosystèmes via l'utilisation d'organismes locaux, animaux et végétaux.

Le **premier chapitre** présente une approche principalement fondamentale. L'objectif était **d'étudier le rôle des variations de conditions environnementales dans le succès d'invasion de *D. suzukii***. La première étude du Chapitre 1 porte sur les plantes-hôtes sauvages. Ces dernières jouent un rôle important de réservoir pour les populations du ravageur en offrant des ressources (alimentaires, sites de reproduction), et contribuent ainsi à l'augmentation des populations de *D. suzukii* avant que cette dernière ne colonise les agrosystèmes. Cependant, l'influence de ces plantes sauvages dans le succès d'invasion du ravageur n'est potentiellement pas la même selon la position géographique et/ou le type d'environnement. Dans ce travail, mon objectif était d'étudier l'impact des variables l'environnementales, notamment macroclimatiques, sur le degré d'infestation des hôtes sauvages par *D. suzukii*. Le modèle de plante hôte choisi est le sureau noir *Sambucus nigra*, car ses fruits sont souvent très infestés par le ravageur et sa large distribution permet de couvrir une grande amplitude latitudinale et climatique. Les résultats de cette étude ont fait l'objet d'un article publié en 2022 dans le journal *Agricultural and Forest Entomology*.

La deuxième étude du premier chapitre concerne la dynamique temporelle des populations de *D. suzukii* en milieux urbains. Ces milieux présentent des caractéristiques spécifiques (températures plus élevées, proximité des activités humaines) et sont connus pour héberger un certain nombre d'organismes exotiques envahissants et anthropophiles. L'objectif de cette partie est de comprendre le rôle de ces environnements particuliers dans la dynamique invasive de *D. suzukii*, dans son écologie et dans la répartition de ses populations dans les divers habitats urbains selon les saisons. Les résultats de cette partie ont fait l'objet d'un article en cours de soumission dans la revue *Urban and Landscape Planning*.



**Figure 12.** Représentation synthétique des travaux menés dans le premier chapitre de cette thèse. Les variables mesurées pour chaque échelle environnementale ainsi que les variables mesurées chez *D. suzukii* sont indiquées à droite.

Le **deuxième chapitre** a une portée plus appliquée, l'objectif étant **d'explorer de nouvelles pistes innovantes de contrôle des populations de *D. suzukii***. La lutte conventionnelle basée principalement sur la lutte chimique est actuellement la plus utilisée à l'échelle mondiale mais est compromise en France, notamment par l'interdiction du diméthoate en 2016, pesticide le plus efficace contre ce ravageur, ne laissant qu'un petit nombre de molécules efficaces encore autorisées. La lutte biologique par les parasitoïdes a également été explorée, mais les parasitoïdes actuellement présents dans les écosystèmes français ne sont pas assez performants pour permettre une protection suffisante des cultures. Trouver de nouvelles méthodes de contrôle efficaces et durables devient donc nécessaire. Dans ce contexte, l'impact de la biodiversité locale, notamment en macroarthropodes, dans la lutte contre *D. suzukii* reste peu étudié. Cette biodiversité peut pourtant représenter un outil intéressant pour contrôler les populations du ravageur. La première partie de ce Chapitre 2 a pour objectif d'améliorer les connaissances sur les relations existantes entre *D. suzukii* et la faune locale. Seize espèces de macroarthropodes locaux ont été testées dans leur aptitude à tuer les individus de *D. suzukii* et/ou à en perturber la

ponte. Les résultats de ces travaux ont fait l'objet d'un article publié en 2021 dans le journal *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

Dans la deuxième partie de ce chapitre, l'utilisation de plantes pièges a été explorée afin de chercher à diversifier le nombre d'outils disponibles dans la lutte contre *D. suzukii*. Les plantes-pièges sont des plantes qui, grâce à leur attractivité, détournent une partie des ravageurs d'une culture pour les concentrer dans une zone où leurs populations sont plus faciles à contrôler. Certaines plantes-pièges, appelées « dead-end trap plants » sont non seulement attractives mais également mortelles pour le ravageur. Dans ce cas, l'arthropode pond dans la plante-piège mais sa progéniture finit par y mourir avant d'atteindre le stade adulte. Des expériences menées il y a plusieurs années au sein de l'Unité EDYSAN ont montré qu'une espèce en particulier, le buisson ardent *Pyracantha coccinea*, semblait attractif pour *D. suzukii* mais ne permettait pas le développement des larves. Ceci indique que cette espèce pourrait présenter un fort potentiel en tant que plante piège. Afin de confirmer cette hypothèse, des expériences en conditions contrôlées et semi-contrôlées ont été réalisées pour tester l'attractivité du *Pyracantha* face à des fraises cultivées. Les résultats de cette partie ont fait l'objet d'un article publié en 2020 dans le journal *Biological Control*.

# Chapitre 1 : Rôle de l'environnement dans le succès d'invasion de *D. suzukii* à différentes échelles

## Présentation du chapitre

Les variations des conditions environnementales jouent un rôle fondamental dans la répartition des espèces, et notamment des espèces exotiques envahissantes. Afin de mieux comprendre le déterminisme environnemental du succès d'invasion de *D. suzukii*, mon travail de recherche a porté sur l'évaluation d'une part du rôle des facteurs macro-écologiques (climatiques, paysagers) à l'échelle de la France et d'autre part du rôle des facteurs environnementaux locaux en milieux urbain et péri-urbain.

### 1. Impact des facteurs environnementaux à plusieurs échelles sur la relation *D. suzukii*-plante hôte

Les plantes-hôtes sauvages jouent un important rôle de réservoir pour les populations du ravageur. En effet, en offrant des ressources (alimentaires, sites de reproduction) à *D. suzukii*, ces plantes contribuent à l'augmentation des populations de la drosophile avant que cette dernière ne colonise les cultures de fruits. Cependant, l'influence de ces plantes sauvages dans le succès d'invasion du ravageur n'est potentiellement pas la même selon la zone géographique et/ou le type d'environnement. Cette étude a pour objectif d'étudier l'impact des variables l'environnementales, notamment macroclimatiques, sur l'infestation des hôtes sauvages par *D. suzukii*. Pour cela, une campagne de récolte de sureau noir (*Sambucus nigra*) a été réalisée entre Août et Septembre 2020 dans 13 régions réparties du sud au nord de la France métropolitaine. Le sureau noir est généralement considéré comme un hôte sauvage très apprécié par *D. suzukii* et donc un important réservoir pour l'espèce dans les milieux naturels et anthropisés. Un large réseau de collaborateurs a été sollicité pour récolter des corymbes de sureau portant des fruits dans différentes régions de France. Lors de la collecte, différents traits végétatifs ont été mesurés sur la plante, ainsi que des traits liés à la reproduction de la plante (taille de l'arbre, du corymbe, des feuilles, nombre et diamètres des fruits mûrs, etc.). Les corymbes ont ensuite été placés en émergence et les mouches qui en sortaient,

comptées. Des expériences complémentaires ont également été menées en laboratoire, notamment des tests de choix de ponte entre les différents stades de maturité des fruits du sureau. Des mesures de taux d'infestation naturelle et de taux de sucres des fruits selon leur stade de maturité ont également été réalisées. L'analyse des résultats montre que la latitude est un facteur fortement et positivement corrélé à l'infestation du sureau par *D. suzukii*. A cette latitude sont corrélées principalement des variables macroclimatiques telles que la température et les précipitations. Certaines variables paysagères ont également un effet positif sur l'infestation par *D. suzukii*, comme la couverture forestière dans un rayon inférieur ou égal à 500 m. Les expériences en laboratoire et les mesures de taux d'infestation confirment la préférence de *D. suzukii* pour les fruits à des stades avancés de maturité. Toutefois de manière surprenante, nous avons observé que les fruits à des stades de maturité très précoces (verts) et supposés peu attractif sont également infestés malgré un taux de sucres très faible. Ces résultats apportent des informations cruciales quant à l'impact de l'environnement sur la relation entre *D. suzukii* et ses plantes-hôtes. Leur prise en considération pourrait permettre une meilleure gestion des habitats proches des cultures ainsi que le développement de nouveaux outils afin de mieux prévenir les conséquences de l'invasion par *D. suzukii*, notamment dans un contexte de changements climatiques globaux.



# Macroecological patterns of fruit infestation rates by the invasive fly *Drosophila suzukii* in the wild reservoir host plant *Sambucus nigra*

Romain Ulmer<sup>1</sup> | Aude Couty<sup>1</sup> | Patrice Eslin<sup>1</sup> | Manuella Catterou<sup>1</sup> |  
Lucas Baliteau<sup>2</sup> | Anne Bonis<sup>3</sup> | Nicolas Borowiec<sup>4</sup> | Hervé Colinet<sup>5</sup> |  
Lionel Delbac<sup>6</sup> | Françoise Dubois<sup>1</sup> | Arnaud Estoup<sup>7</sup> | Joris Froissard<sup>7</sup> |  
Emilie Gallet-Moron<sup>1</sup> | Benjamin Gard<sup>8</sup> | Romain Georges<sup>5</sup> | Patricia Gibert<sup>9</sup> |  
Isabelle Le Goff<sup>4</sup> | Servane Lemauviel-Lavenant<sup>10</sup> | Gregory Loucougaray<sup>11</sup> |  
Alice Michelot-Antalik<sup>12</sup> | Jean-Francois Odoux<sup>10</sup> | Sylvain Pincebourde<sup>13</sup> |  
Nicolas O. Rode<sup>7</sup>  | Marcel Thon<sup>4</sup> | Irène Till-Bottraud<sup>3</sup> | Olivier Chabrierie<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>EDYSAN, Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés, UMR 7058 CNRS, Université de Picardie Jules Verne, Amiens, France

<sup>2</sup>CPIE des Pays de l'Oise, Senlis, France

<sup>3</sup>Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, Maison des Sciences de l'Homme, Clermont-Ferrand, France

<sup>4</sup>UMR Institut Sophia Agrobiotech, Equipe Recherche et Développement en Lutte Biologique, Sophia Antipolis, France

<sup>5</sup>Université de Rennes 1, CNRS, EcoBio (Ecosystèmes, biodiversité, évolution) - UMR 6553, Rennes, France

<sup>6</sup>SAVE, INRAE UMR 1065, Bordeaux Science Agro, Villenave d'Ornon, France

<sup>7</sup>CBGP, Univ Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

<sup>8</sup>CTIFL - Centre de Balandran, Bellegarde, France

<sup>9</sup>Université de Lyon 1, CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive UMR 5558, Villeurbanne, France

<sup>10</sup>UMR 950 INRAE UCN EVA "Ecophysiologie Végétale Agronomie et Nutritions NCS", Université de Caen Normandie, Caen, France

<sup>11</sup>Université Grenoble Alpes, INRAE, LESSEM, Saint-Martin-d'Hères, France

<sup>12</sup>Université de Lorraine, INRAE, LAE, Nancy, France

<sup>13</sup>Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, IRBI UMR7261, CNRS - Université de Tours, Tours, France

## Keywords

insect invasion, spotted-wing drosophila, non-crop host plant, climatic cline, landscape composition, temperature, polyphagous insect, plant traits

## Abstract

1. The invasive pest *Drosophila suzukii* is a fruit fly native to Asia that infests a wide variety of fruits. Wild plant species are major reservoirs for *D. suzukii* populations but their infestation rates vary greatly among geographical areas.

2. We aimed at disentangling the relative roles of macroclimatic, landscape and local factors in the rate of *D. suzukii* infestation of elderberry fruits (*Sambucus nigra*), a major wild host plant in Europe.

3. We collected elderberry fruits across 215 sites distributed in 13 regions from North to South of France. We counted the number of emerging *D. suzukii* adults and tested for the effect of macroclimatic, landscape, local biotic and abiotic variables, as well as plant traits using linear mixed models.

4. Site latitude and mean daily maximum temperature since the beginning of the year had respectively the strongest positive and negative effects on mean infestation rates across regions. Infestation rates also increased with forest cover in a 100m radius around sampling sites.

5. This study shows the importance of taking into account multiple scales and factors, from the fruit characteristics (*i.e.* maturity) to landscape composition and macroclimatic variables, when studying the interaction between *D. suzukii* and its host plants.

## Introduction

The recent anthropogenic acceleration of intercontinental movements of species combined with climate change has caused an increase in the number of invasive alien species worldwide, including insect pests (Seebens et al., 2017; Skendžić et al., 2021). One of the most widespread and economically impacting invasive alien species nowadays is the fruit fly *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931), an insect pest native to Asia. Since 2008, it has spread rapidly across Europe (Cini et al., 2014) and North America (Walsh et al., 2011), causing important damage to agricultural production with considerable economic impact (Asplen et al., 2015; Yeh et al., 2020). Indeed, this polyphagous pest infests a wide variety of cultivated (Lee et al., 2011), ornamental and wild fruits (Poyet et al., 2015; Kenis et al., 2016). Research on sustainable methods of biocontrol is still in progress (Ulmer et al., 2020, 2021; Wang et al., 2020). Given the rapidity of its expansion, disentangling the respective roles of local (fruit resource quantity and quality), landscape (land uses) and global (macroclimatic factors) conditions in determining the ecological niche of *D. suzukii* and driving its population dynamics is crucial to improve management strategies and better predict its future spread.

The interactions between *D. suzukii* and crop plants are well documented due to its important damages on fruit production. Although non-crop fleshy-fruited plant species represent major reservoirs for populations of *D. suzukii* (Poyet et al., 2015; Kenis et al., 2016; Delbac et al., 2020a), their role in the invasion and spread of the fly has been much less studied. Deciphering the role of non-crop plants is also crucial for understanding population dynamics across seasons. Wild plants are often categorized as either host or non-host (Yan et al., 2017; Bolton et al., 2021), but this dichotomy overlooks the potential variability in infestation rates among wild plants in the field, both among species and among population within the same species (e.g. due to variation in climatic conditions among geographic locations or due to variations in local factors, Kenis et al., 2016). Yet, very few studies have looked at the impact of environmental factors on the infestation rates of wild and cultivated fruits by this fly (Tonina et al., 2016; Delbac, 2020a). More importantly, most studies exploring environmental drivers of *D. suzukii* abundance were conducted using traps in the field and were not based on direct measures of fruit infestation rates (dos Santos et al., 2017; Santoiemma et

al., 2019a; Stockton et al., 2019). Therefore, these studies do not provide accurate estimates of the contribution of a particular host reservoir to fly population dynamics.

Many factors may influence the success of fruit infestation by *D. suzukii*. At macroecological scales, latitudinal and longitudinal gradients have been reported to affect the distribution of *Drosophila* species (dos Santos et al., 2017). Latitudinal gradients could affect *D. suzukii* either directly through abiotic factors (e.g. temperature or humidity) or indirectly through biotic interactions (e.g. through the indirect effects of temperature or humidity on the host plants of *D. suzukii*). Latitudinal gradients are often correlated with macroclimatic variables, including temperature and rainfall, which are important drivers of the ecological niche of *D. suzukii* based on species distribution modeling (SDM) at large geographical scales (dos Santos et al., 2017; Langille et al., 2017; Ørsted & Ørsted, 2019). Macroecological studies show larger populations of *D. suzukii* in places with mild winters and humid environments (Ørsted & Ørsted, 2019). *Drosophila suzukii* abundance generally increases with latitude (to a certain degree) in the Northern hemisphere, as observed in North America (Langille et al., 2017) and Europe (Ørsted & Ørsted, 2019). Experimental studies are concordant with these macroecological observations, which suggests that latitudinal effects are partly due to direct effects of abiotic variables. Indeed, experimental studies show an optimal growth of *D. suzukii* populations around 22°C with a relative tolerance to cold but frost susceptibility (Jakobs et al., 2015; Stephens et al., 2015; Tochen et al., 2014) and a preference for high relative humidity (Tochen et al., 2016). Furthermore, because of the effect of temperature, increasing altitude may locally have the same effect as increasing latitude, and it has been shown that *D. suzukii* can move to higher altitude particularly during summer (Mitsui et al., 2010; Tait et al., 2018; Santoiemma et al., 2019b). Latitudinal gradients can also impact the interactions between phytophagous insects and their host plants (Woods et al., 2012). For example, rates of herbivory decrease with latitude in other plant-insect systems (Więski & Pennings, 2014; Lehndal & Ågren, 2015). For *D. suzukii*, macroclimatic factors could indirectly affect infestation rates through their impact on the number and quality of fruits produced by host plants (including content in toxic compounds, number of fruits or fruit size; Senica et al., 2017; Menzel, 2021).

At a finer scale, the landscape composition, *i.e.* the cover of natural and anthropic habitats and the length of corridors (hedgerows, rivers, roads) surrounding a site, is a key driver of the diversity and abundance of insects (Burel et al., 1998; Bianchi

et al., 2006) including pests (Villa et al., 2020). Landscape is an important scale of analysis for the understanding of population dynamics and the management of pest populations. Studies that examine the relationships between *D. suzukii* populations and landscape features remain scarce (Santoemma et al., 2019a; Schmidt et al., 2019; Delbac et al., 2020). *D. suzukii* uses a wide range of non-crop hosts scattered across the invaded landscapes (Poyet et al., 2015; Arnó et al., 2016; Diepenbrock et al., 2016; Kenis et al., 2016; Delbac et al., 2020a) and its populations alternatively move between fruit crop stands and natural habitats (Tonina et al., 2018). Some non-crop hosts could even be responsible for maintaining *D. suzukii* populations in landscapes and therefore for the infestation of crop plants (Diepenbrock et al., 2016). There is increasing evidence that forest habitats serve as refuges, resource reservoirs and, finally, potential sources of *D. suzukii* to adjacent cultivated areas (Poyet et al., 2014; Haro-Barchin et al., 2018; Delbac et al., 2020a; Urbaneja-Bernat et al., 2020). Earlier infestation risks could occur in farms in high woodland landscapes (Pelton et al., 2016). Linear elements in landscape also appear to enhance the development and spread of *D. suzukii* populations. Maceda-Veiga et al. (2021) found a positive association between *D. suzukii* captures and spatial proximity to streams. Moreover, hedgerow networks are also suspected to foster populations of *D. suzukii* (Santoemma et al., 2019a; Siffert et al., 2021). Finally, similarly to other *Drosophila* species, the dispersal of *D. suzukii* follows commercial fruit routes (Cini et al., 2014, Lavrinienko et al., 2017) ending in urban areas. Thus, *D. suzukii* abundance is likely to be influenced by road and building density.

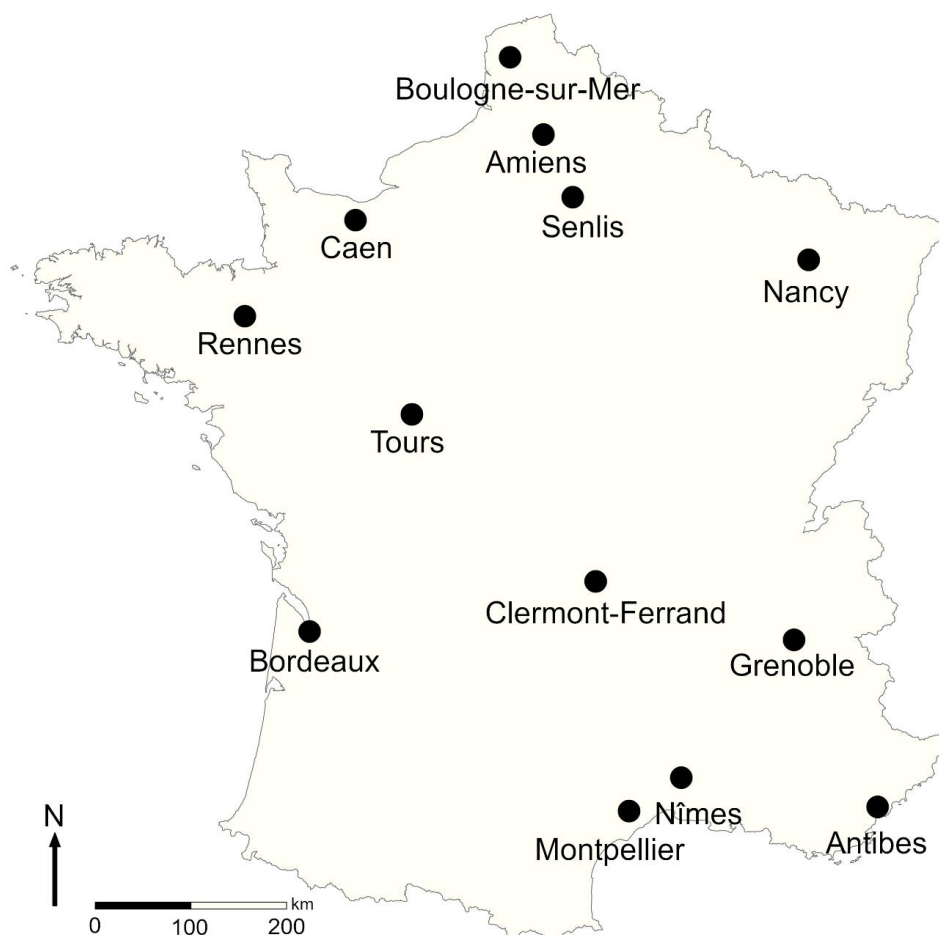
At the local scale, various biotic and abiotic environmental factors shape the dynamics of *D. suzukii* populations. The population size of polyphagous pests, that infest plants from different families, increases with the diversity of habitats in the very close vicinity of a sampling plot, even if this diversity also fosters the presence of natural enemies (Chaplin-Kramer & Kremen, 2012, Schmidt et al., 2019). For *D. suzukii*, this positive effect of the diversity of neighboring habitats is likely linked to a local diversity of fleshy-fruited plants which increases the resource in potential hosts (Poyet et al., 2015, Kenis et al., 2016). Moreover, the abundance of *D. suzukii* populations is likely to increase with both the quantity and quality of infested fruits, which are influenced by local environmental factors such as the slope level and aspect, which determine exposure to solar radiation (Kaul et al., 2001). Indeed, local factors can influence the maturation process of the fruits, which is linked to other fruit

characteristics such as the color or the sugar content, both being important cues in *D. suzukii* oviposition choice (Rice et al., 2016, Biolchini et al., 2017).

This study aims at disentangling the relative roles of macroclimatic, landscape and local factors that could affect infestation rates of a wild host plant by *D. suzukii*. We focused on the elderberry (*Sambucus nigra* L.) because this plant is a major host present across the invaded area of *D. suzukii* in Western Europe (Kenis et al., 2016) and North America (Lee et al., 2015). This approach allows us to decipher the relative importance of each environmental factor on infestation rates across a wide geographical range by fixing host plant identity. The elderberry *Sambucus nigra* shows high rates of infestation in the wild (Kenis et al., 2016) as well as in laboratory conditions (Poyet et al., 2015). This deciduous shrub grows in various climatic conditions, from Mediterranean to oceanic, continental and mountain areas, although hot and dry climates are less favorable for its development (Rameau et al., 2008). This species is often present in disturbed and nitrogen-rich soils. It is found in woodland margins, floodplains, hedgerows, wastelands and other habitats characterized by eutrophic soils (Atkinson & Atkinson, 2002). The infructescence corresponds to a corymbiform cyme (hereafter named corymb) that can bear large amounts of drupe-type fruits (up to more than 500 per cyme). As they ripen, the color of the fruits changes from green to reddish and then to black. Fruits within corymbs can be heterogeneous in their maturity, with black fruits contiguous to green fruits (Künsch & Temperli, 1978).

Given the ecology of this host plant, we hypothesized that, at a global scale, the latitudinal and climatic gradients shape the level of fruit production of *S. nigra* and thus the reproduction opportunities for *D. suzukii* on this host. More specifically, we hypothesized that *D. suzukii* might show an increasing infestation gradient of *S. nigra* with latitude. The climatic niche of this host plant is optimal under northern temperate climates compared to the Mediterranean climates which is too dry and characterized by heat waves (Rameau et al., 2008), thus showing a larger quantity of available corymbs in the North of France. At a finer scale, we expect infestation rates to be modulated by landscape and local environmental factors that condition the presence of *D. suzukii* populations and/or their accessibility to elderberry fruits. Particularly, as forest habitats are commonly reported as natural refugia for *D. suzukii*, we expected a strong increase of fruit infestations across sampling sites with an increase in neighboring forest cover. Using elderberry fruits collected from 215 sites along a latitudinal gradient in France, we estimated the variation in *D. suzukii* infestation rates

and tested for an effect of macroclimatic (temperature, rain, latitude), landscape (land cover, hedgerow and watercourse length around sites) and local abiotic and biotic variables (slope, aspect, altitude, habitat, fleshy-fruited plant species presence), as well as plant traits (number of fruits, maturity, diameter, tree height, leaf and corymb sizes). We assessed the variation in resource quality among sites using fruit maturity (color and associated sugar content) and the variation in resource quantity by counting the number of fruits per corymb and corymbs per shrub. Complementary laboratory experiments were thereafter carried out to document the effect of fruit maturity on *D. suzukii* oviposition preference and development success. Indeed, sugar content in host fruits is a major attractant of *D. suzukii* (Travaillard, 2020) and a primary compound of its diet (Biolchini et al., 2017).



**Figure 1.** Location of the 13 French cities which determined the studied regions.

## Methods

### *Collection and measures of Sambucus nigra fruits and plant traits*

Elderberry corymbs were sampled between July 17<sup>th</sup> and September 1<sup>st</sup> 2020 in 13 different regions in France (from North to South, see Fig 1 and Table 1). Depending on their availability in the field (the shrubs were scattered and rare in some regions due to the dominance of open crop fields in the agricultural landscape) and after a maximum of one week of search effort to locate elderberry trees bearing fruits, between 15 and 30 shrubs were randomly sampled per region, resulting in a total of 215 sampled shrubs (Table 1). The shrubs were at least 500 m apart from each other. One corymb, bearing between 26 and 535 fruits, was collected per shrub to avoid spatial dependency between samples. The following reproductive and vegetative traits were measured for each shrub: the size of the sampled corymb, the number of fruits of each stage of maturity (green, red, reddish-black, black, overripe or dry), the fruit diameter (measured from five black fruits randomly chosen within each corymb), the number of corymbs on the shrub, the height of the shrub, the size and number of leaflets of the largest leaf. For each elder shrub, we also estimated the mean volume of a fruit ( $\text{mean radius}^3 \times \pi \times 4/3$ ), the volume of fruits on the collected corymb and the total volume of fruits on the shrub.

### *Environmental variables*

To examine the effects of regional and local environmental conditions on the number of fruits and infestation rates, local, landscape and global environmental variables (Table S1) were measured at each site or gathered from online databases. For each variable, average values were computed across sampling sites for each region.

The list of variables, their units and their codes are shown in Table S1 of the Supplementary Materials. Climatic conditions were characterized for each sampling site. The daily meteorological data between 01/01/2020 and the day of sampling of elderberry fruits were retrieved from the nearest meteorological station of each site



**Table 1. Main features of the studied region.** Values represent variable means computed over all sampled sites in each region. Geographic coordinates of the sampling sites follow Lambert93 projection system. No. shrubs: number of *S. nigra* shrubs sampled per region; No. fruits: total number of *S. nigra* fruits collected per region; Mean daily T°C and Rainfall (mm): mean daily temperatures and cumulative rainfall calculated with daily values measured between 01/01/2020 and the day of sampling.

Region (main city)	Latitude (North)	Longitude (East)	No. shrubs	No. fruits	Mean daily T°C	Rainfall (mm)	Sampling date (year 2020)
Amiens	49.99132599	2.049682805	20	4111	11.99	466.00	26/08-27/08
Antibes	43.681302	7.014837333	15	3139	16.21	436.73	02/08-13/08
Bordeaux	44.78864067	-0.574883333	15	1939	14.64	458.42	17/07-26/07
Boulogne-Sur-Mer	50.68915	1.79804	15	2484	11.6	663.20	01/09
Caen	49.2187354	-0.253846533	15	2722	12.06	666.12	21/08
Clermont-Ferrand	45.72989216	3.036544607	30	5205	11.81	727.92	12/08-27/08
Grenoble	45.13711667	5.773169333	15	1855	11.91	1180.20	24/08-27/08
Montpellier	43.66069372	3.860189919	10	1738	16.91	389.30	27/08
Nancy	48.63302603	6.172230627	15	2104	12.09	728.57	18/08-20/08
Nîmes	43.83743718	4.663794356	18	2913	16.14	285.41	28/07-06/08
Rennes	48.15523387	-1.5560282	15	1766	12.6	575.23	24/08-27/08
Senlis	49.32474962	2.599874817	20	4126	12.45	676.19	18/08-30/08
Tours	47.38374259	0.887736111	12	2165	13.53	618.27	24/08-25/08

(<https://www.historique-meteo.net/france/>). Daily minimum, mean, and maximum temperatures were extracted for each day from January 1<sup>st</sup> to the day of sampling, allowing us to calculate the mean daily difference in temperature (daily maximum - daily minimum) as well as the number of frost days since the beginning of the year. Degree-days were calculated using a lower threshold of 0°C between 01/01/2020 and the day of sampling (Baskerville & Emin, 1969). The baseline value of 0°C is a standard threshold commonly used in insect and plant studies (White et al., 2012; McNeil et al., 2020). This threshold is particularly adapted to study the temporal synchrony between flies and plant resources (Iler et al., 2013). This threshold was also chosen as we observed and captured *D. suzukii* individuals in activity at very low temperature (<5°C) during winter days (January-February in Amiens, R. Ulmer and O. Chabrerie; and also in Bordeaux, L. Delbac). Mean and cumulative rainfall between 01/01/2020 and the day of sampling were also calculated.

We characterized the landscape composition around each sampled shrub. A geographic database was created using a Geographic Information System (GIS; ArcGIS Pro v.2.5, ESRI). The sampled shrubs were positioned in the GIS and buffers of 100 m, 500 m and 1000 m radii around each shrub were created for subsequent analyses of landscape composition. Landscape polygonal elements (forest, grassland, heathland, crop, garden, building, water) were extracted from the OSO database (Scientific Centre of Expertise OSO, 2018) and linear elements (hedgerow, road, river) from BD TOPO (French National Geography Institute, 2019) and updated by aerial photographs and field observations. The BD-Carto® database from French National Geography Institute was used to refine mapping and georeferencing. For each sampled shrub, the cumulated area of polygonal elements or length of linear elements composing landscape were then computed in each concentric buffer.

For each sampled shrub, we recorded the altitude, the slope, and the shrub orientation. We subsequently computed a South orientation index (Chabrierie et al., 2013) using the formula:  $OSOUTH = 180^\circ - \text{Absolute Value}(\text{measured orientation} - 180^\circ)$ . This index ranges from 0 (North-facing plots) to 180 (South-facing plots). In addition to these local abiotic variables, we noted the presence of other plant species with fleshy fruits in a 10 m radius around sampled shrubs and the types of habitats surrounding the shrub (woodland, grassland, crop, building, garden, fallow, road, river, pond).

### *Emergences of Drosophila species*

After collection, the elderberry corymbs were individually placed on paper towels in mesh-covered plastic containers. They were kept at room temperature and humidified to keep the paper towels wet. Adult flies were picked up, as they emerged from the corymbs, and placed in ethanol. Flies were then identified to the species level and the *D. suzukii* individuals were sexed using a Leica M205C stereomicroscope equipped with a Leica MC170 HD camera and the software Leica Application Suite.

### *Lab study of the effect of fruit maturity on D. suzukii oviposition preference and egg-to-adult viability*

#### *(i) Fruit collection and D. suzukii rearing conditions*

To better understand the role of the maturity of the fruits on *D. suzukii* preferences and infestation success, we carried out experimental assays in controlled conditions at the site of Amiens. Indeed, results from our observational field data (see GLM results, hereafter) strongly suggested that the number of *D. suzukii* flies emerging from *S. nigra* fruits may depend on their ripening level. Color changes in *S. nigra* fruits are well pronounced during maturation (Künsch & Temperli, 1978). Therefore, laboratory experiments were developed to assess the attractiveness and suitability of three ripening stages of *S. nigra* fruits, according to their color (Künsch & Temperli, 1978; Mitsui et al., 2006; Poyet et al., 2014): entirely green (unripe), entirely red (ripening) and entirely black (ripe). Fruits were collected on 20 elder shrubs (2000 fruits per individual) scattered in the region of Amiens (North of France). The elderberries used in these experiments were collected in the morning before each experiment between September 3<sup>rd</sup> and September 10<sup>th</sup> 2020. The laboratory strain of *D. suzukii* used has been described by Poyet et al., (2014). *D. suzukii* individuals were reared on a banana-based substrate (50mL Water, 200g fresh banana, 15g yeast, 15 mL 96% ethanol, 10g sucrose, 10g agar, 2g Nipagin™). Mated females aged between 6 and 10 days were used for the experiment.

*(ii) Fruit infestation rates and D. suzukii survival in fruits at different ripening levels*

In order to determine the variation in infestation rates among elderberry fruits in the field as well as the variation in survival rates of *D. suzukii* offspring among fruits with increasing ripening levels, we randomly selected 100 fruits of each color (green, red and black, *i.e.* 300 fruits per shrub). Fifty fruits randomly selected from the 100 were observed under the stereomicroscope to count the eggs laid by wild *D. suzukii*. All the fruits were then placed on cotton in mesh-covered plastic containers, humidified regularly and kept at 20°C. Adult flies emerging from the fruits were placed in ethanol and counted. *Drosophila suzukii* was the only species emerging from the fruits in this experiment.

*(iii) Oviposition preference of D. suzukii survival between fruits of different ripening levels*

To assess the preference of female *D. suzukii* in terms of fruit maturity for a suitable oviposition site, we conducted an experimental choice test in controlled

laboratory conditions. One female was placed in a rectangular plastic box (L: 110 mm x W: 95 mm x H: 50 mm) covered with nylon mesh, along with, spaced 10 cm apart, two elderberry fruits of different colors, collected from the same corymb and free of field *D. suzukii* eggs (visual inspection). After 24h at 20°C, the fly was removed and the eggs on each fruit were counted. Thirty replicates of each paired combination of fruit maturity (green vs. red, green vs. black, red vs. black) were done. The only boxes used in the subsequent analyses were those where the female laid at least one egg on one of the fruits.

#### *(iv) Sugar content of S. nigra fruits at different ripening levels*

To investigate how changes in the sugar content of elderberries during maturation affect their attractiveness to *D. suzukii*, we measured the level of three types of sugar (glucose, fructose and sucrose) in the remaining 50 fruits of *S. nigra* of the different color categories (green, red and black). The fruits were quickly frozen at -80°C for 24 h, then kept at -20°C. Before the measurement, they were placed at 4°C for 10 min in order to defrost. Slightly thawed fruits were mashed in a blender. Aliquots of 100 mg of mashed fruit were then used for sugar extractions, using a succession of three cold hydroalcoholic extractions: a first extraction for 4 h at 4°C in 80% ethanol under constant agitation (120 rpm) in an orbital shaker, a second extraction in 60% ethanol, and a third extraction in purified water. After each extraction, the solution was centrifuged at 12,000 g for 5 min, and the three supernatants obtained were mixed to obtain the hydroalcoholic extract. The extracts were then evaporated using a CentriVap Concentrator (Labconco, Kansas City, USA) and then resuspended in distilled water to obtain a concentrated extract. The sugar contents were measured using a Glucose/Fructose/Sucrose kit from Boehringer Mannheim (R-Biopharm, Darmstadt, Germany) by reading the absorbance at 340 nm with UV-spectrophotometer (EON, BioTek Instruments Inc., USA). We used three replicates of concentrated extract per sample and three sugar measurement replicates per concentrated extract. To express the sugar content as a percentage of dry matter, 100 mg of fruit were freeze-dried and the ratio of fresh matter to dry matter determined.

#### *Statistical analyses*

We examined the relationships between explanatory environmental variables and each of three fruit infestation variables that were either site-specific (SUZUt : the number of *D. suzukii* flies emerging per corymb, or the fruit infestation rate, INFEST =  $100 * \text{SUZUt} / \text{number of fruits in the corymb}$ ) or region-specific (frequency of infested corymbs in each region, Finfest = number of infested corymbs in a region / number of sampled corymbs in the same region; available only at the region scale). For each of the three fruit infestation variables (SUZUt, INFEST and Finfest), we tested for the influence of environmental variables (number of fruits produced by *S. nigra*, local abiotic conditions, diversity of fleshy-fruited plants, landscape compositional and configurational diversity and climate) using either mixed models (GLMMs) at the site scale (n = 215 sites) or general linear models (GLMs) at the region scale (n = 13 regions). Region was also introduced as a random effect in site-scale GLMMs to account for the non-independence among sampling sites within the same region. For each of the three fruit infestation variables, a preselection of explanatory variables in the models was made by using the variable that correlated (Spearman correlation) the most with each of the three fruit infestation variables among the three spatial scales assessed (buffers of 100 m, 500 m and 1 000 m radius around each sampling point). A backward selection of explanatory variables and the second-order Akaike information criterion (AICc; Hurvich & Tsai 1989) were used to select the most parsimonious model, *i.e.* the model with lowest AICc. Homoscedasticity was checked using biplots of residuals and model predictions. GLMs, GLMMs and correlation analyses were performed with SPSS version 24.0 (IBM Corporation).

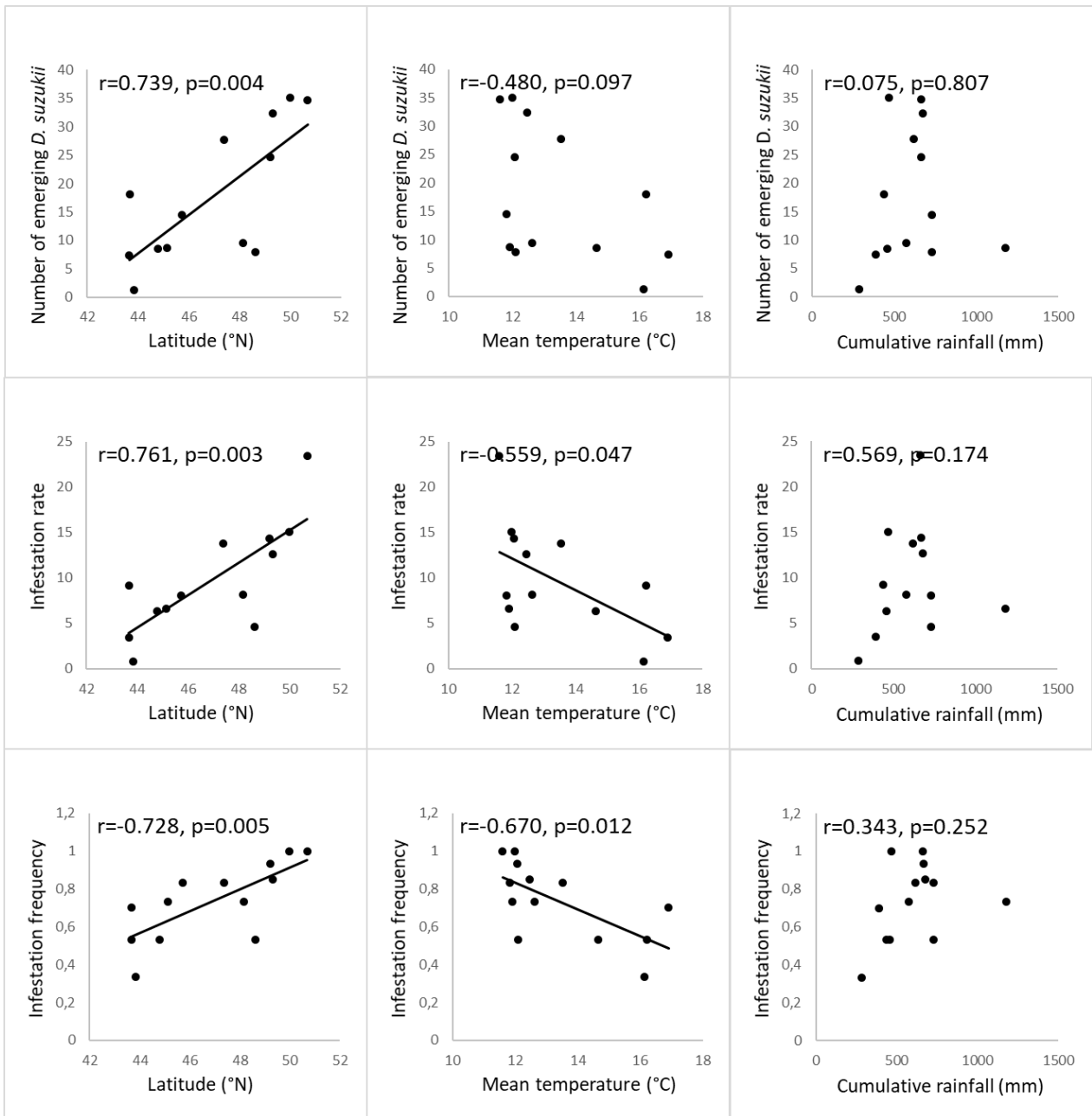
To test whether the numbers of eggs laid by *D. suzukii* in the sets of 50 fruits sampled in the field and whether the numbers of emerging adults varied across ripening levels, we used Kruskal-Wallis tests (the data did not follow a normal distribution, as residuals deviated from homoscedasticity). Post-hoc pairwise comparisons between ripening levels were performed using Mann-Whitney U tests and corrected using the Bonferroni-Holm method ( $\alpha = 0.05$ ). To test whether the numbers of eggs laid in the laboratory choice tests differed between pairs of fruits of different colors (green vs. red, green vs. black, red vs. black), we used Wilcoxon Signed Rank tests. In addition, to test for the effect of fruit color/maturity on fruit sugar content, we used Kruskal-Wallis tests followed by post-hoc Mann-Whitney U tests. All statistical comparisons between fruit color categories were performed using R version 3.6.0 (R Core Team, 2020).

## Results

### *Field collection*

The sampled *S. nigra* shrubs were on average 4.18 m ( $\pm$  SE 1.58) high and bore between 8 and 800 corymbs (mean 149.5  $\pm$  147.3). The mean size (*i.e.* area) of the corymb was 132.9 cm<sup>2</sup> and ranged from 10.22 cm<sup>2</sup> to 380.52 cm<sup>2</sup>. The number of fruits on them ranged from 26 to 532, with a mean of 168.7 ( $\pm$  96.8) fruits per corymb. Fruit ripeness showed a great heterogeneity, with the proportion of green fruits ranging from 0% to 53.5% (mean 8.9%  $\pm$  12.26) and the proportion of black fruits ranging from 0% to 100% (mean 53.5%  $\pm$  25.74). The diameter of fruits ranged from 4.1 mm to 7.2 mm (mean 5.2 mm  $\pm$  0.72), and the estimated fruit volume on the shrub ranged from 63 cm<sup>3</sup> to 18 294 cm<sup>3</sup> with a mean of 3 071 cm<sup>3</sup>  $\pm$  3 735.

A total of 3891 *D. suzukii* individuals emerged out of a total of 36267 *S. nigra* fruits collected. This corresponded to a mean infestation rate of 0.11 individuals per fruit with a range varying from 0 to 0.817 individuals per fruit across sites. The sex ratio of males/females was 0.89 for the total individuals of the study. The frequency of infested corymbs (Finfest) ranged from 0.33 to 1 across the 13 regions. Very few other species emerged from the sampled fruits (eight *Drosophila melanogaster*, two *Drosophila simulans*, one *Drosophila hydei* and one *Phortica semivirgo*). Daily mean temperature and cumulative rainfall were respectively negatively and positively correlated with latitude ( $r=-0.652$ ,  $p<0.001$  and  $r=0.355$ ,  $p<0.001$ , respectively). The effect of these macroclimatic variables on the infestation variables (SUZUt: number of flies emerging per corymb; INFEST: rate of fruit infestation per corymb; and Finfest: frequency of corymb infestation within regions) is shown in Fig. 2.



**Figure 2.** Association across the 13 regions between (A) number of *D. suzukii* emerging per corymb (SUZUt), (B) fruit infestation rate (INFEST = 100 x SUZUt / number of fruits in a corymb) and (C) proportion of infested corymbs per region (Finfest = number of infested corymbs in a region / number of sampled corymbs in the same region) and latitude, mean temperature or cumulative rainfall

Overall, the infestation of *S. nigra* fruits by *D. suzukii* was strongly positively correlated with latitude, and negatively with daily mean temperature between the first day of the year and the day of the sampling. Infestation rates were not correlated with cumulative rainfall at the region scale (Fig. 2). The effect of the same macroclimatic variables only

significantly impacted the number of corymbs and total volume of fruit produced per shrub, which were negatively correlated with mean of the daily minimum temperature ( $r=-0.310$ ,  $p<0.001$  and  $r=-0.199$ ,  $p=0.005$ , respectively) and cumulative temperature ( $r= -0.354$ ,  $p<0.001$  and  $r=-0.273$ ,  $p<0.001$ ) and positively correlated with cumulative rainfall ( $r= 0.302$ ,  $p<0.001$  and  $r=0.169$ ,  $p=0.018$ ). The same total volume of fruit per shrub was positively correlated with the number of emerging *D. suzukii* (SUZUt;  $r=0.190$ ,  $p=0.007$ ). Only few other elderberry traits were correlated to latitude (leaf length:  $r=-0.137$ ,  $p=0.044$ ; corymb maximum diameter:  $R=-0.204$ ,  $p = 0.003$ ; and corymb area:  $r=-0.196$ ,  $p=0.004$ ) and none of them were related to infestation rates. No significant correlation was observed between latitude and total fruit number per corymb ( $p=0.085$ ) or fruit diameter ( $p=0.077$ ).

The number of *D. suzukii* emerging per corymb (SUZUt) strongly increased with latitude and the number of fruits per corymb at the local scale (Table 2a). Within each region, the number of *D. suzukii* emerging per corymb increased with forest cover in a 500 m radius around the sampling site (Table 2a). The rate of fruit infestation (INFEST) decreased with the mean daily maximum temperature, both across and within regions (Table 2b). The rate of fruit infestation increased with the presence of forest in a 100 m radius around the sampling site and with the number of fruits per corymb (only black ones within each region, total number of fruits across regions, Table 2b). Forest cover was also negatively correlated with the cover of buildings ( $r=-0.402$ ,  $p<0.001$ ), but the latter variable was not retained in models. The infestation frequency of corymbs (Finfest, region scale, Table 2c) was increased with the number of fruits, but decreased with the presence of cultivated fruits around the sampling site and the road cover in a 1000 m radius. Infestation variables were not correlated with the proportion of dry/overripe fruits. Within each region, Spearman correlations between environmental variables and both the rate of fruit infestation per corymb (INFEST) and the number of fruits on the corymb (variable NFRUIT) are shown in Tables S2 and S3, respectively. These correlations showed that infestation rates and fruit production were locally associated with a wide set of environmental variables that were specific to each region. For example, altitude positively influenced fruit infestation rates per corymb in the mountain region of Clermont-Ferrand, naturally characterized by topographical contrasts (the summary of all associations between infestation rate and local environmental variables is given in Table S2).



**Table 2. Effect of environmental variables and elderberry traits on (a) the number of emerging *Drosophila suzukii* per corymb (SUZUt), (b) the fruit infestation rate per corymb (INFEST = 100 x SUZUt / number of fruits in a corymb) and (c) the frequency of corymb infestation per region (Finfest = number of infested corymbs in a region / number of sampled corymbs in the same region) at the scale of the sampling site (n = 215) and/or the region (n = 13).** Region was used as a random factor in the mixed models. Variable codes: LATITUDE: North latitude coordinate of the sampling sites (Lambert93 projection system); NFRUIT: number of fruits on the corymb; FORE500: area covered by forest (m<sup>2</sup>) in a 500 m radius around the sampling site; Black fruit: number of black (ripe) fruits on the corymb; Tmax: mean of maximum daily temperatures (°C) between 01/01/2020 and the day of sampling; FORE100: area covered by forest (m<sup>2</sup>) in a 100 m radius around the sampling site; PLANTC: number of cultivated plant species with freshy fruits; Wood: frequency of wooded habitat present in the close vicinity (<10m) of the sampled elder shrub in a within a region.

(a)

Scale / response variable	Explanatory variables	Model parameters					
Site (GLMM)		F	Estimate	SE	d.f.	t	P
SUZUt	Model constant	17.235	-155.900326	37.553146	194.000	-4.151	<0.001
	LATITUDE	15.920	3.186290	0.798564	194	3.990	<0.001
	NFRUIT	58.461	0.146184	0.019119	194	7.646	<0.001
Region (GLM)		Wald $\chi^2$	B	Standard residuals	d.f.		P
SUZUt	Model constant	49.287	-140.035	19.9466	1		<0.001
	LATITUDE	36.990	2.603	0.4279	1		<0.001
	NFRUIT	30.517	0.187	0.0338	1		<0.001
	FORE500	8.372	2.789E-05	9.6383E-06	1		0.004

(b)

Scale / response variable	Explanatory variables	Model parameters					
Site (GLMM)		F	Estimate	SE	d.f.	t	P
INFEST	Model constant	15.933	38.711	9.698192	14.805	3.992	0.001
	Black fruit	10.066	0.038	0.011895	189.476	3.173	0.002
	Tmax	13.190	-2.003	0.551621	13.880	-3.632	0.003
	FORE100	6.098	0.000	0.000103	123.841	2.469	0.015

Region (GLM)		Wald $\chi^2$	B	Standard residuals	d.f.	P
INFEST	Model constant	10.671	26.900	8.2346	1	0.001
	Tmax	21.624	-1.938	0.4168	1	<0.001
	NFRUIT	16.930	0.083	0.0202	1	<0.001
	Wood	9.710	9.090	2.9172	1	0.002

(c)

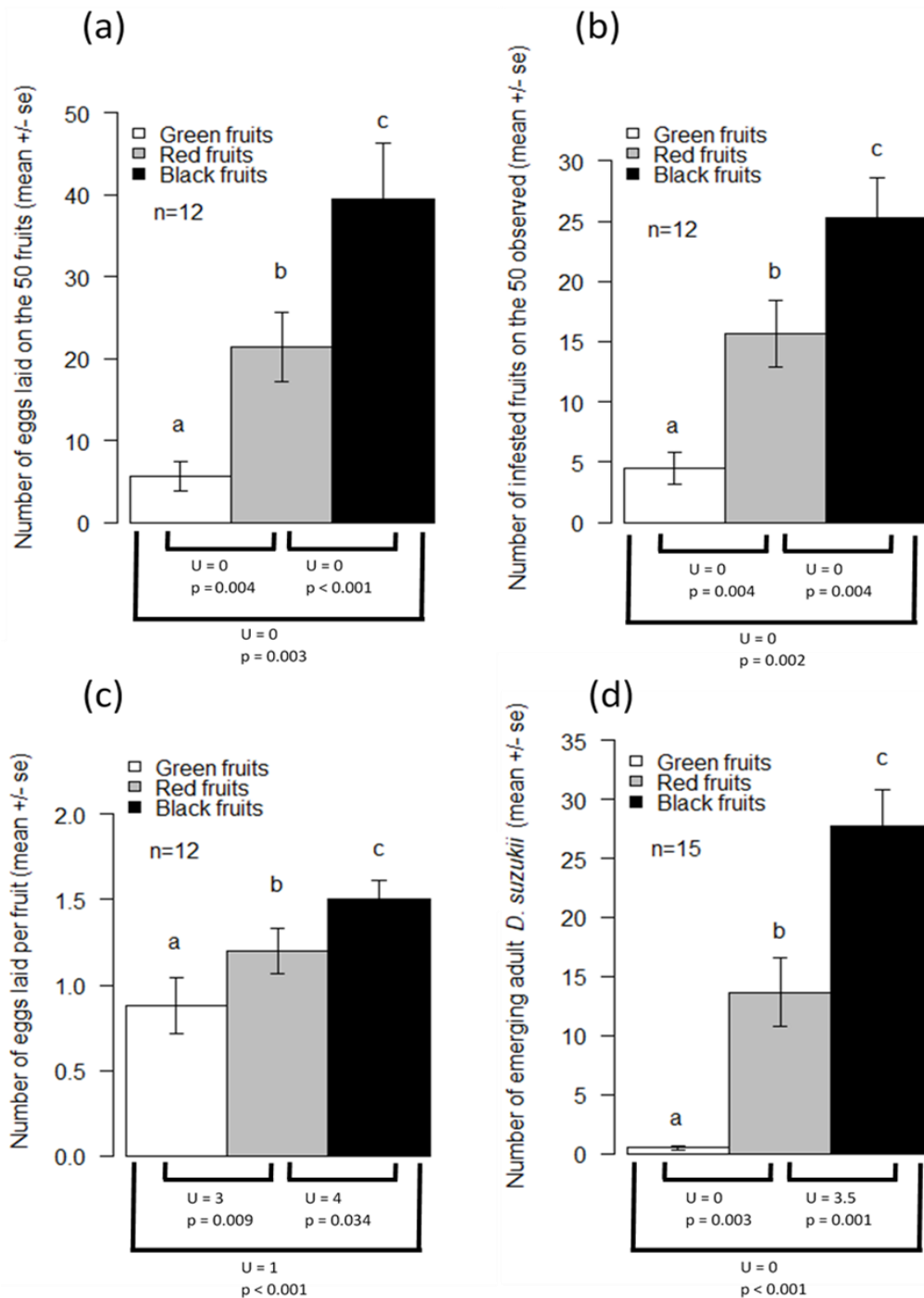
Scale / response variable	Explanatory variables	Model parameters				
Region (GLM)		Wald $\chi^2$	B	Standard residuals	d.f.	P
Finfest	Model constant	67.834	0.713	0.0866	1	<0.001
	NFRUIT	27.163	0.002	0.0004	1	<0.001
	PLANTC	121.699	-0.554	0.0503	1	<0.001
	ROAD1000	62.096	-1.131E-05	1.4352E-06	1	<0.001

### *Lab experiments*

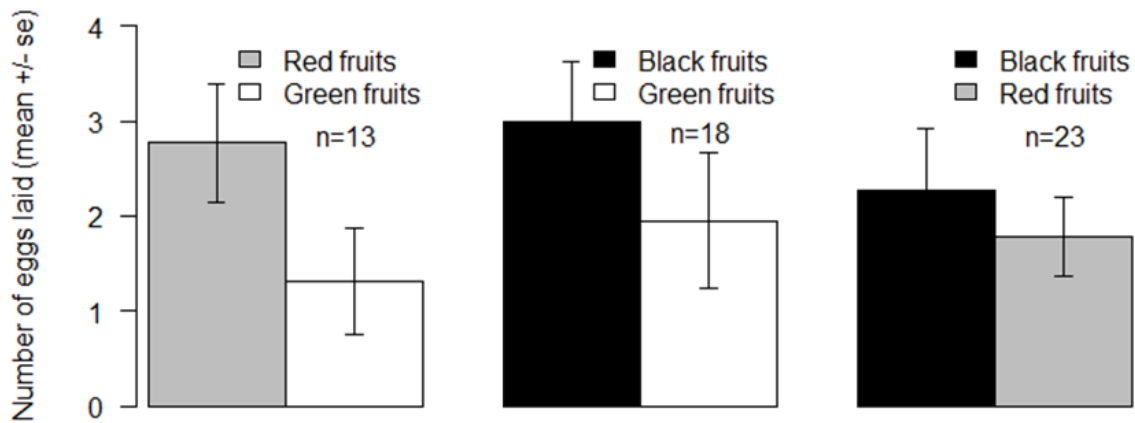
We found a significant effect of color/maturity of fruits collected in the field near Amiens on the total number of eggs laid ( $\chi^2=18.99$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 3a), the number of infested fruits ( $\chi^2=19.35$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 3b) and the number of eggs laid per infested fruit ( $\chi^2=9.45$ ,  $p=0.009$ ; Fig. 3c). The preference increasing order was always green, red and black. The preferences of *D. suzukii* for a fruit maturity/color were however not significant in the laboratory choice tests, although a trend was observed towards more eggs being laid on black fruits than on red fruits, black than on green and red than on green (Fig. 4).

We also found a significant effect of fruit color/maturity on the number of *D. suzukii* adults emerging from fruits collected in the field, with the same order as for color preference measured previously (*i.e.* green<red<black;  $\chi^2=28.32$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 3d). Since there was a significant difference (Wilcoxon,  $W=547.5$ ,  $p=0.011$ ) between the mean number of adults emerging from the 50 fruits on which we counted the eggs ( $4.92 \pm 1.18$ ) and the 50 fruits that were left unhandled ( $13.95 \pm 2.17$ ), we assumed that the manipulation of fruits impacted greatly the egg-to-adult survival rate. Knowing both the mean infestation rate found in the wild (Fig 3a) and the mean number of flies that emerged (Fig. 3d), an estimated egg-to-adult survival rate could be calculated for each maturity stage. The egg-to-adult development success (number of adults x 100 / number of eggs) was estimated at 8.24%, 63.78% and 70.2% in green, red and black fruits, respectively.

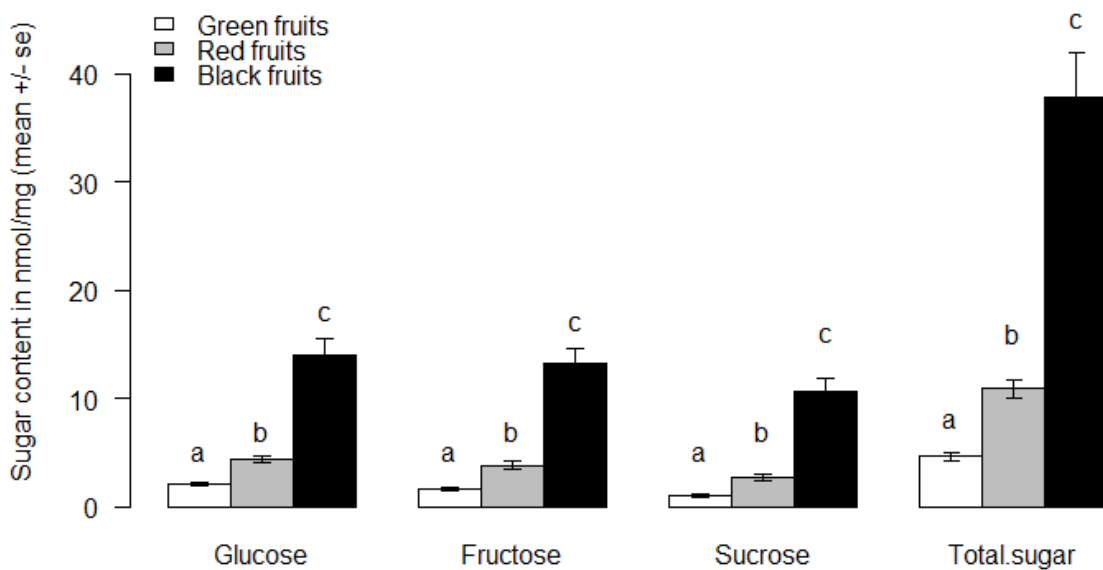
Chemical analyses of sugar in *S. nigra* fruit revealed that for each type of sugar tested (glucose, fructose, sucrose), differences between the maturity stages were significant and sugar contents followed the order green<red<black (Fig. 5). This indicated that sugar content increased during fruit maturation, with a total concentration 8.10 and 3.47 folds higher in black fruits than in green and red fruits, respectively.



**Figure 3.** Comparison of (a) mean number of eggs, (b) proportion of infested fruits, (c) mean number of eggs per fruits and (d) egg-to-adult viability between the three different stages of fruit maturity (*i.e.* green, red and black). For each fruit color category, 12 sets of 50 fruits from different shrubs were observed under a stereomicroscope and the eggs were counted. (a) Mean number of eggs found on the 50 observed fruits (Kruskal-Wallis test:  $\chi^2 = 18.99$ ,  $p < 0.001$ ). (b) Mean number of infested fruits (*i.e.* fruits with at least 1 egg laid on them) on the 50 observed fruits ( $\chi^2 = 19.35$ ,  $p < 0.001$ ). (c) Mean number of eggs laid per infested fruit ( $\chi^2 = 9.46$ ,  $p = 0.009$ ). (d) Number of emerging *D. suzukii* adults on sets of 50 unmanipulated fruits.  $n = 15$  sets of 50 fruits for each color category from different elderberry shrubs ( $\chi^2 = 28.32$ ,  $p < 0.001$ ). Significant differences are displayed by different letters (post-hoc Mann-Whitney tests between color categories).



**Figure 4.** Comparison of the oviposition preference of single *D. sukuii* females between pairs of fruits with different maturity (n=30 replicates for each pair of fruits) in experimental choice tests in controlled laboratory conditions. Only tests where the female laid at least one egg were included in the analyses. None of the comparisons showed significant differences (Wilcoxon Signed Rank tests).



**Figure 5.** Comparison of sugar content across fruits with different maturity stages (assessed based on fruit color). Contents (nmol/mg) in three sugar molecules were expressed in dry matter. Total sugar represents the sum of the three different types of sugar. n=30 measurements for each maturity stage. Significant differences are displayed by different letters (Mann-Whitney tests).

## Discussion

Our study showed that three main categories of environmental factors systematically influenced fruit infestation: (i) latitude and associated climatic factors, (ii) landscape composition, and (iii) local environmental factors. We also demonstrated that a plant generally considered as a “good host” for *D. suzukii* such as *S. nigra* shows a high variability of fruit infestation rates both across and within regions. Fruit infestation rates varied greatly among geographic regions (min = Nîmes 0.83%, max = Boulogne-Sur-Mer 23.5%), which translated into a significant inter-regional effect of environmental factors (climatic gradient). Fruit infestation rates also varied among sampling sites within each region (e.g. from 0.37% to 46.44% in the region of Amiens) due to an intra-regional heterogeneity of the environment (e.g. contrasting landscapes).

### *Latitude and associated climatic factors*

We found that latitude, which is negatively and positively related to temperature and cumulative rainfall respectively, was a major variable that positively correlated with infestation rates. This geographical/climatic gradient affects the host plant, the pest insect and their interaction strength.

Like many other plant species characterized by a wide ecological niche and distributed along a large latitudinal gradient, *S. nigra* was expected to show phenotypic variations in both vegetative and reproductive traits along climatic clines (Zhang et al., 2019; Dong et al., 2020). Indeed, we found that leaf length, corymb diameters and area varied with latitude but none of these variables were related to infestation rates over the whole study including 215 sites. We did not find any correlation between latitude and total fruit number per corymb or fruit diameter. Other local factors such as competition for light with neighboring shrubs, soil characteristics, shrub management history and age, local genetic diversity or the abundance of local pollinators are likely to modulate plant performances (e.g., growth, nutritional quality, etc.), thereby explaining the observed phenotypic variations (Patten & Wang, 1994; Llorens et al., 2018).

The total number of corymbs and total volume of fruits produced per shrub were also negatively correlated with temperature and positively with rainfall showing that the temperate climate conditions of northern France may be more favorable to *S. nigra* reproduction output. The number of *D. suzukii* emerging per corymb increased with this overall volume of fruits hanging on the whole shrub. These results confirm our hypothesis that the northern temperate climate, more suitable to *S. nigra*, promotes the overall production of fruits, which has a positive cascading effect on infestation rates. Nevertheless, this hypothesis is only partially validated as most of the other elderberry traits did not respond to latitude. Olfactory or visual cues such as the size of the fruit resource are known to be used by other pests such as Tephritidae fruit flies to forage for food (Prokopy et al., 1973; Prokopy & Roitberg, 1984). We thus can hypothesize that shrubs bearing larger amounts of fruits in temperate regions could be more easily detected by the flies when moving across the landscape, and consequently more attractive.

The rate of infestation of *S. nigra* was strongly correlated with latitude (SUZU and INFEST variables). Studies on other model species, particularly agricultural pests (Yadav et al., 2018), have shown positive relationships between insect abundance and latitude. This could be the case here as the rate of infestation is likely to increase with *D. suzukii* abundance. Moreover, the proportion of dipteran species among flower-visiting insects was shown to increase with the latitude, at least in Europe (Elberling & Olesen, 1999). However, the impact of latitude on insect distribution is complex and cannot be reduced to a pure geographical (*i.e.* spatial) effect. Many other factors such as macroclimatic ones are probably involved in this latitude-insect infestation success relationship. For example, in Northern Europe during cold years, abundance of birch feeding leafminers significantly decreased with latitude, while during warm years their abundance increased with latitude (Kozlov et al., 2013). In the meantime, other data suggest that insects living at lower latitude (*i.e.* tropics) are less tolerant to climate warming than insects living at higher latitude (Deutsch et al., 2008), although this relationship may be modulated by microclimatic patterns in herbivores (Pincebourde & Casas 2019). *D. suzukii*, living mostly in a temperate climate, has developed specific adaptations to survive cold winters (Enriquez & Colinet, 2017). *Drosophila suzukii* is supposed to overwinter as dormant adults, mainly females. This 'winter phenotype' is characterized by darker coloration, increased cold tolerance and a reversible arrest of reproduction (*i.e.* reproductive dormancy) (Shearer et al., 2016; Panel et al., 2018;

Enriquez & Colinet 2019a,b). Thanks to these cold adaptations, *D. suzukii* could be more adapted to climatic conditions in the north of France (wet and mild winter and summer) compared to those found in the south of France (dry winter, very hot summer). The hot summers of Mediterranean climate could explain lower infestation rates of *S. nigra* at low latitude during summer, as *D. suzukii* is known to be sensitive to heat. Temperatures above 30°C, often reached during Mediterranean summers, are very detrimental to its development and survival (Kimura, 2004; Kinjo et al., 2014; Tochen et al., 2014). The dry environment may also negatively affect *D. suzukii* populations, as this species shows a better development and reproduction at high humidity levels (Hamby et al., 2016; Tochen et al., 2016; Guédot et al., 2018). In agreement with this, a low relative humidity seems to reduce its resistance to heat (Enriquez & Colinet, 2017). Moreover, in the dry climatic conditions of southern France, it is possible that water-deprived parasitic wasps kill more pupae of *D. suzukii* as shown in a recent study (Bezerra Da Silva et al., 2019) and thus accentuate the negative relationship between *D. suzukii* population abundances and latitude.

In view of these characteristics of the biology of *S. nigra* and *D. suzukii*, the decrease of fruit infestation at lower latitudes may be the result of a mismatch between the phenologies of the fly and elderberry fruiting in the South of France. *D. suzukii* displays two main peaks of activity in southern regions, one in spring and one in the end of summer and fall (Haviland et al., 2016 in California, USA; Weydert et al., 2016, in Southern France). By contrast, the elderberry fruiting occurs at early to mid-summer in the South of France and therefore in between the two peaks of activity of the fly at low latitude. On the other hand, in northern regions of France, *D. suzukii* shows a single peak of activity from the end of summer to fall when elderberry, and other fleshy-fruited plants, produces fruits (Poyet et al., 2015). This delayed phenology and late-season build-up of *D. suzukii* populations also found in colder locations were already shown by Gutierrez et al. (2016) in their analysis of trapping records by Dalton et al. (2011) in the United States.

The chemical composition of plants plays an important role in modulating herbivory. For example, phosphorus is a nutrient present in plants that play an important role in the reproduction of female *Drosophila* (Markow & O'Grady, 2008) and its content seems to be an important cue in *D. suzukii* oviposition preferences (Olazcuaga et al., 2019). This primary compound is present in leaves, fruits and seeds of *Sambucus* species (Short & Epps, 1976; Pandia et al., 2018). Interestingly, the



concentration of phosphorus in plants is positively correlated with latitude (Han et al., 2005; Garibaldi et al., 2011; Moreira et al., 2018). Higher phosphorus content in elderberry fruits at high latitudes could hence play a role in the infestation rates observed in our study. Further chemical analyses should be carried out to understand better the role of phosphorus, and other components, in this host plant-insect relationship.

### *Landscape composition*

At the landscape scale, infestation rates increased with the presence of forest habitats in the vicinity of the sampling site, confirming our hypothesis that land covers such as forests are a major source of *D. suzukii* for adjacent areas. This result is concordant with previous studies showing that the abundance of *D. suzukii* in crops increases with the cover of forest in the surrounding landscape (Haro-Barchin et al., 2018; Santoiemma et al., 2018; Champagne-Cauchon et al., 2020; Tait et al., 2020). Moreover, *D. suzukii* abundance is known to increase from the forest edge toward the forest interior (Poyet et al., 2014), indicating the close association between this fly species and wooded habitats. The affinity of *D. suzukii* for forest habitats is also reported in its native range (Mitsui & Kimura, 2010). Forest patches act as refuge areas for *D. suzukii* for two reasons. First, forest ecosystems provide a multitude of shelters including branches, leaves, and litter (Briem et al., 2018) and is characterized by a buffered microclimate protecting the pest from extreme temperatures (Wallingford et al., 2018). Second, forest environments offer varied food resources for both the adults and the larvae such as fleshy-fruited species and mushrooms (Poyet et al., 2015; Kenis et al., 2016; Stockton et al., 2019). In our study, this positive effect of wood cover was mainly observed in a radius inferior or equal to 500 m (*i.e.* in a 500 m or a 100 m radius and in the immediate vicinity). A previous study showed that *D. suzukii* has a relatively low dispersal capacity, with a daily flight distance below 100 m (Vacas et al., 2019), which could explain this positive forest effect only at small distance ranges.

### *Local trophic resources*

*D. suzukii* infestation rates were positively associated with the number of fruits per corymb in the field (Table 2). This could be caused by bigger populations

where *S. nigra* bear higher numbers of fruits. *D. suzukii* could also be able to estimate the local resource quantity on the shrub and target the optimal infructescence to oviposit. In agreement with this, *D. suzukii* is more attracted by large shapes (Poyet et al., 2015; Rice et al., 2016) and large groups of fruits probably emit high quantities of volatile chemicals attractive to the fly (Urbaneja-Bernat et al., 2021). The quantity and quality of local resources however depend on other fleshy-fruited species present around the sampling site. *D. suzukii* is a highly polyphagous species (Poyet et al., 2015; Kenis et al., 2016) and, as such, can use many other plant species as food. The negative effect of the presence of cultivated fruits in the surroundings of the sampling site on *S. nigra* infestation suggests a competition between *S. nigra* and other attractive food sources in *D. suzukii* oviposition choices. With more resources available, the proportion of eggs laid by female *D. suzukii* in the elderberry might be hence lower. Insecticides used in cultivated areas could also have a negative impact on *D. suzukii* living nearby.

Our lab experiments suggest that ripe (black) fruits are subjected to higher infestations in the wild and allow a higher egg-to-adult survival rate than unripe fruits on cut corymbs in lab conditions. Even if the oviposition preference was not clearly demonstrated in controlled conditions, likely due to a small number of repetitions, observation on wild fruits showed a consistent trend of infestation following the maturity of the fruit in the order green<red<black. Red and black are the two most visually attractive colors for *D. suzukii* (Rice et al., 2016), which could explain the higher number of eggs found on fruits of these colors. As shown in our chemical analyses, these fruits also have higher sugar contents, which are essential cues in the fly's oviposition preferences (Biolchini et al., 2017; Travaillard, 2020). Thus, both skin color and sugar content could act in synergy in fruit attractiveness to the fly. Other chemical compounds that were not measured in this study could also interfere in fruit attractiveness. For instance, *S. nigra* fruits are known to be rich in anthocyanins (Veberic et al., 2009), pigments that are usually red but can appear purple, blue or even black depending on various chemical factors (Lev-Yadun & Gould, 2009). In many species, anthocyanin content is positively correlated with latitude (Lätti et al., 2008; Åkerström et al., 2010; Jaakola & Hohtola, 2010). Altitude, which has an effect similar to latitude, seems to be positively correlated to the anthocyanin content in *S. nigra* fruits (Senica et al., 2017). Anthocyanins being a source of antioxidants, their consumption has been proven beneficial for *Drosophila melanogaster* (Wang et al.,

2016; Valenza et al., 2018). A higher number of reddish-black fruits as well as higher contents of anthocyanins could therefore mean resources of better quality for *D. suzukii* and explain the higher infestation of elderberry at high latitudes. Although it is likely that other factors than the sole fruit maturity play a role in *D. suzukii*'s preferences, black fruits were more infested than red ones in the wild even if *D. suzukii* is generally considered to prefer ripening fruits to fully ripe ones (Poyet et al., 2014). However, this could be explained, at least partly, by a delay between the egg-laying and the sampling, leaving time for the fruit to mature from red to black.

### *Conclusion and perspectives*

Our study shows the importance of taking multiple scales and multiple factors into consideration when studying the interaction between *D. suzukii* and its host plants. One host plant species can display highly contrasted mean rates of infestation depending on its geographical location. This means that studying a host plant infestation at the local scale involves considering the fact that observed infestation rates do not only reflect inner preferences of the fly, but are the result of complex interactions between the pest, the host plant, and multifactorial environmental variables acting at different scales. A better understanding about how these variables shape the suitability of a wild host plant species as a reservoir for *D. suzukii* is crucial in predicting the movements of the pest populations and crop infestation risks and could have application in population management. For instance, if host plants show different importance as reservoir hosts depending on the geographical location, a plant of little concern in the south might become crucial to take into consideration in management strategies in the north. Moreover, in a context of global climate change, knowing the impact of environmental, and particularly macroclimatic, variables on the plant-insect relationships is a key information to parameterize pest distribution models (Skendžić et al., 2021) and to predict changes in the pest invasion process. The present study predicts that global warming, by increasing the phenological mismatch between the fly and its host plant, should reduce its infestation, especially in Southern Europe, but the risks of *S. nigra* infestation should be displaced toward Northern Europe, generating a new ecosystem dis-service to agriculture in higher latitudes.

## References

- Åkerström, A., Jaakola, L., Bång, U., & Jäderlund, A. (2010). Effects of latitude-related factors and geographical origin on anthocyanidin concentrations in fruits of *Vaccinium myrtillus* L. (Bilberries). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *58*(22), 11939–11945. <https://doi.org/10.1021/jf102407n>
- Arnó, J., Solà, M., Riudavets, J. & Gabarra, R. (2016). Population dynamics, non-crop hosts, and fruit susceptibility of *Drosophila suzukii* in Northeast Spain. *Journal of Pest Science*, *89*, 713-723. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0774-3>
- Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D. S., Chu, D., Daane, K. M., Gibert, P., Gutierrez, A. P., Hoelmer, K. A., Hutchison, W. D., Isaacs, R., Jiang, Z. L., Kárpáti, Z., Kimura, M. T., Pascual, M., Philips, C. R., Plantamp, C., Ponti, L., Véték, G., Vogt, H., Walton, V. M., YU, Y., Zappalà, L. & Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*): A global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, *88*(3), 469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>
- Atkinson, M. D., & Atkinson, E. (2002). *Sambucus nigra* L. *Journal of Ecology*, *90*(5), 895–923.
- Baskerville, G. L., & Emin, P. (1969). Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. *Ecology*, *50*(3), 514–517. <https://doi.org/10.2307/1933912>
- Bezerra Da Silva, C. S., Price, B. E., & Walton, V. M. (2019). Water-deprived parasitic wasps (*Pachycrepoideus vindemmiae*) kill more pupae of a pest (*Drosophila suzukii*) as a water-intake strategy. *Scientific Reports*, *9*(1), 3592. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40256-8>
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings. Biological Sciences*, *273*(1595), 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Biolchini, M., Murru, E., Anfora, G., Loy, F., Banni, S., Crnjar, R., & Sollai, G. (2017). Fat storage in *Drosophila suzukii* is influenced by different dietary sugars in relation to their palatability. *PLOS ONE*, *12*(8), e0183173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183173>

- Bolton, L. G., Piñero, J. C., & Barrett, B. A. (2021). Olfactory cues from host- and non-host plant odor influence the behavioral responses of adult *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to visual cues. *Environmental Entomology*, *nvab004*. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab004>
- Briem, F., Dominic, A. R., Golla, B., Hoffmann, C., Englert, C., Herz, A., & Vogt, H. (2018). Explorative data analysis of *Drosophila suzukii* Trap catches from a seven-year monitoring program in Southwest Germany. *Insects*, *9*(4), 125. <https://doi.org/10.3390/insects9040125>
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., & Lefeuvre, J.-C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, *19*(1), 47–60. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80007-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80007-6)
- Chabrierie, O., Jamoneau, A., Gallet- Moron, E., & Decocq, G. (2013). Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management. *Journal of Vegetation Science*, *24*(1), 58–69. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01449.x>
- Champagne-Cauchon, W., Guay, J.-F., Fournier, V., & Cloutier, C. (2020). Phenology and spatial distribution of spotted-wing drosophila (Diptera: Drosophilidae) in lowbush blueberry (Ericaceae) in Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, *152*(4), 432–449. <https://doi.org/10.4039/tce.2020.30>
- Chaplin-Kramer, R., & Kremen, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, *22*(7), 1936–1948. <https://doi.org/10.1890/11-1844.1>
- Cini, A., Anfora, G., Escudero-Colomar, L. A., Grassi, A., Santosuosso, U., Seljak, G., & Papini, A. (2014). Tracking the invasion of the alien fruit pest *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, *87*(4), 559-566. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/1010998>
- Dalton, D. T., Walton, V. M., Shearer, P. W., Walsh, D. B., Caprile, J. & Isaacs, R. (2011). Laboratory survival of *Drosophila suzukii* under simulated winter conditions of the Pacific Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of small and stone fruit production in the United States. *Pest Management Science*, *67*, 1368-1374. <https://doi.org/10.1002/ps.2280>

- Delbac, L., Rusch, A., & Thiéry, D. (2020a). Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomologia Generalis*, 40, 285-295. <https://doi.org/10.1127/entomologia/2020/0858>
- Delbac, L., Rusch, A., Binet, D., & Thiéry, D. (2020b). Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 48, 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.08.002>
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Diepenbrock, L. M., Swoboda-Bhattarai, K. A. & Burrack, H. J. (2016). Ovipositional preference, fidelity, and fitness of *Drosophila suzukii* in a co-occurring crop and non-crop host system. *Journal of Pest Science*, 89, 761-769. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0764-5>
- Dong, N., Prentice, I. C., Wright, I. J., Evans, B. J., Togashi, H. F., Caddy-Retalic, S., McInerney, F. A., Sparrow, B., Leitch, E., & Lowe, A. J. (2020). Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, 228(1), 82–94. <https://doi.org/10.1111/nph.16558>
- dos Santos, L. A., Mendes, M. F., Krüger, A. P., Blauth, M. L., Gottschalk, M. S., & Garcia, F. R. M. (2017). Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *PLoS ONE*, 12(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174318>
- Elberling, H., & Olesen, J. M. (1999). The structure of a high latitude plant-flower visitor system: The dominance of flies. *Ecography*, 22(3), 314–323. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00507.x>
- Enriquez, T., & Colinet, H. (2017). Basal tolerance to heat and cold exposure of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *PeerJ*, 5, e3112. <https://doi.org/10.7717/peerj.3112>
- Enriquez, T., & Colinet, H. (2019a). Cold acclimation triggers major transcriptional changes in *Drosophila suzukii*. *BMC genomics*, 20(1), 1-17. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5745-7>
- Enriquez, T., & Colinet, H. (2019b). Cold acclimation triggers lipidomic and metabolic adjustments in the spotted wing drosophila *Drosophila suzukii* (Matsumura).

- American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 316(6), R751-R763. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00370.2018>
- Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., & Ruggiero, A. (2011). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: Dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 609–619. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00623.x>
- Guédot, C., Avanesyan, A., & Hietala-Henschell, K. (2018). Effect of temperature and humidity on the seasonal phenology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Wisconsin. *Environmental Entomology*, 47(6), 1365–1375. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy159>
- Gutierrez, A. P., Ponti, L. & Dalton, D. T. (2016). Analysis of the invasiveness of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in North America, Europe, and the Mediterranean Basin. *Biological Invasions*, 18, 3647-3663. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1255-6>
- Hamby, K. A., E. Bellamy, D., Chiu, J. C., Lee, J. C., Walton, V. M., Wiman, N. G., York, R. M., & Biondi, A. (2016). Biotic and abiotic factors impacting development, behavior, phenology, and reproductive biology of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 89(3), 605–619. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0756-5>
- Han, W., Fang, J., Guo, D., & Zhang, Y. (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168(2), 377–385. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x>
- Haro-Barchin, E., Scheper, J., Ganuza, C., De Groot, G. A., Colombari, F., van Kats, R., & Kleijn, D. (2018). Landscape-scale forest cover increases the abundance of *Drosophila suzukii* and parasitoid wasps. *Basic and Applied Ecology*, 31, 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.07.003>
- Haviland, D. R., Caprile-Emeritus, J., Rill, S., Hamby, K. A. & Grant, J. A. (2016). Phenology of spotted wing drosophila in the San Joaquin Valley varies by season, crop and nearby vegetation. *California Agriculture*, 70, 24-31. <https://doi.org/10.3733/ca.v070n01p24>
- Hurvich, C. M., & Tsai, C.-L. (1989). Regression and time series mode selection in small samples. *Biometrika*, 76(2), 297–307
- Iler, A. M., Inouye, D. W., Høye, T. T., Miller- Rushing, A. J., Burkle, L. A. & Johnston, E. B. (2013). Maintenance of temporal synchrony between syrphid flies and

- floral resources despite differential phenological responses to climate. *Global Change Biology*, 19, 2348-2359. <https://doi.org/10.1111/gcb.12246>
- Jaakola, L., & Hohtola, A. (2010). Effect of latitude on flavonoid biosynthesis in plants. *Plant, Cell & Environment*, 33(8), 1239–1247. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02154.x>
- Jakobs, R., Garipey, T. D., & Sinclair, B. J. (2015). Adult plasticity of cold tolerance in a continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. *Journal of Insect Physiology*, 79, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.05.003>
- Kaul, K., Greer, E. C., Kasperbauer, M. J., & Mahl, C. (2001). Row orientation affects fruit yield in field-grown okra. *Journal of Sustainable Agriculture*, 17(2–3), 169–174. [https://doi.org/10.1300/J064v17n02\\_14](https://doi.org/10.1300/J064v17n02_14)
- Kenis, M., Tonina, L., Eschen, R., van der Sluis, B., Sancassani, M., Mori, N., Haye, T., & Helsen, H. (2016). Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, 89(3), 735–748. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0755-6>
- Kimura, M. T. (2004). Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. *Oecologia*, 140(3), 442–449. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1605-4>
- Kinjo, H., Kunimi, Y., & Nakai, M. (2014). Effects of temperature on the reproduction and development of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Applied Entomology and Zoology*, 49(2), 297–304. <https://doi.org/10.1007/s13355-014-0249-z>
- Kozlov, M., Van Nieuwerkerken, E., Zverev, V., & Zvereva, E. (2013). Abundance and diversity of birch-feeding leafminers along latitudinal gradients in northern Europe. *Ecography*, 36, 1138–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00272.x>
- Künsch, U., & Temperli, A. (1978). Changes in free and protein-bound amino acids in elderberry fruit (*Sambucus nigra*) during maturation. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 29(12), 1037–1040. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740291208>
- Langille, A. B., Arteca, E. M., & Newman, J. A. (2017). The impacts of climate change on the abundance and distribution of the spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) in the United States and Canada. *PeerJ*, 5, e3192. <https://doi.org/10.7717/peerj.3192>



- Lätti, A. K., Riihinen, K. R., & Kainulainen, P. S. (2008). Analysis of anthocyanin variation in wild populations of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finland. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *56*(1), 190–196. <https://doi.org/10.1021/jf072857m>
- Lavrinenko, A., Kesäniemi, J., Watts, P. C., Serga, S., Pascual, M., Mestres, F., & Kozeretska, I. (2017). First record of the invasive pest *Drosophila suzukii* in Ukraine indicates multiple sources of invasion. *Journal of Pest Science*, *90*(2), 421–429. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0810-3>
- Lee, J. C., Bruck, D. J., Curry, H., Edwards, D., Haviland, D. R., Van Steenwyk, R. A., & Yorgey, B. M. (2011). The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science*, *67*(11), 1358–1367. <https://doi.org/10.1002/ps.2225>
- Lee, J. C., Dreves, A. J., Cave, A. M., Kawai, S., Isaacs, R., Miller, J. C., Timmeren, S. V. & Bruck, D. J. (2015). Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *108*(2), 117-129. <https://doi.org/10.1093/aesa/sau014>
- Lehndal, L., & Ågren, J. (2015). Herbivory differentially affects plant fitness in three populations of the perennial herb *Lythrum salicaria* along a latitudinal gradient. *PLOS ONE*, *10*(9), e0135939. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135939>
- Lev-Yadun, S., & Gould, K. S. (2009). Role of anthocyanins in plant defence. In C. Winefield, K. Davies, & K. Gould (Eds.), *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions, and Applications* (pp. 22–28). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-77335-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-0-387-77335-3_2)
- Llorens, T. M., Yates, C. J., Byrne, M., Elliott, C. P., Sampson, J., Fairman, R., Macdonald, B., & Coates, D. J. (2018). Altered Soil Properties Inhibit Fruit Set but Increase Progeny Performance for a Foundation Tree in a Highly Fragmented Landscape. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00039>
- Maceda-Veiga, A., Albacete, S., Carles-Tolrá, M., Pujade-Villar, J., Máca, J., & Mac Nally, R. (2021). Streams and rural abandonment are related to the summer activity of the invasive pest *Drosophila suzukii* in protected European forests. *Forest Ecology and Management*, *485*, 118942. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118942>

- Markow, T. A., & O'Grady, P. (2008). Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology*, 22(5), 747–759. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01457.x>
- Matsumura S (1931) *6000 Illustrated Insects of Japan Empire. The Tokyo-Shoin*, Tokyo, Japan.
- McNeil, D. J., McCormick, E., Heimann, A. C., Kammerer, M., Douglas, M. R., Goslee, S. C., Grozinger, C. M. & Hines, H. M. (2020). Bumble bees in landscapes with abundant floral resources have lower pathogen loads. *Scientific Reports*, 10, 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78119-2>
- Menzel, C. (2021). Higher Temperatures Decrease Fruit Size in Strawberry Growing in the Subtropics. *Horticulturae*, 7(2), 34. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7020034>
- Mitsui, H., Takahashi, K. H., & Kimura, M. T. (2006). Spatial distributions and clutch sizes of *Drosophila* species ovipositing on cherry fruits of different stages. *Population Ecology*, 48(3), 233–237. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0260-5>
- Mitsui, H., Beppu, K., & Kimura, M. T. (2010). Seasonal life cycles and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomological Science*, 13(1), 60–67. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2010.00372.x>
- Mitsui, H., & Kimura, M. T. (2010). Distribution, abundance and host association of two parasitoid species attacking frugivorous drosophilid larvae in central Japan. *European Journal of Entomology*, 107(4), 535–540. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.061>
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Teran, J. C. B.-M. y, Timmermans, B. G. H., Bruun, H. H., Covelo, F., Glauser, G., Rasmann, S., & Tack, A. J. M. (2018). Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography*, 41(7), 1124–1134. <https://doi.org/10.1111/ecog.03326>
- Olazcuaga, L., Rode, N. O., Foucaud, J., Facon, B., Ravigné, V., Ausset, A., Leménager, N., Loiseau, A., Gautier, M., Estoup, A., & Hufbauer, R. A. (2019). Oviposition preference and larval performance of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), spotted-wing drosophila: effects of fruit identity and composition. *Environmental Entomology*, 48(4), 867–881. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz062>

- Ørsted, I. V., & Ørsted, M. (2019). Species distribution models of the spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*, Diptera: Drosophilidae) in its native and invasive range reveal an ecological niche shift. *Journal of Applied Ecology*, 56(2), 423–435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13285>
- Pandia, O., Saracin, I., Tanasie, S. E., & Gageanu, I. (2018). *Sambucus ebulus* L. - Biochemical composition of leaves - possible natural treatments. *Annals of the University of Craiova - Agriculture, Montanology, Cadastre Series*, 47(1), 357–361.
- Panel, A. D. C., Zeeman, L., Van der Sluis, B. J., Van Elk, P., Pannebakker, B. A., Wertheim, B., & Helsen, H. H. M. (2018). Overwintered *Drosophila suzukii* are the main source for infestations of the first fruit crops of the season. *Insects*, 9(4), 145. <https://doi.org/10.3390/insects9040145>
- Patten, K. D., & Wang, J. (1994). Cranberry yield and fruit quality reduction caused by weed competition. *HortScience*, 29(10), 1127–1130. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.29.10.1127>
- Pelton, E., Gratton, C., Isaacs, R., Van Timmeren, S., Blanton, A. & Guédot, C. (2016). Earlier activity of *Drosophila suzukii* in high woodland landscapes but relative abundance is unaffected. *Journal of Pest Science*, 89, 725-733. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0733-z>
- Pincebourde, S., & Casas, J. (2019). Narrow safety margin in the phyllosphere during thermal extremes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 5588–5596. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815828116>
- Poyet, M., Eslin, P., Héraude, M., Le Roux, V., Prévost, G., Gibert, P., & Chabrierie, O. (2014). Invasive host for invasive pest: When the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(3), 251–259. <https://doi.org/10.1111/afe.12052>
- Poyet, M., Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., & Chabrierie, O. (2015). The wide potential trophic niche of the asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: The key of its invasion success in temperate Europe? *PLOS ONE*, 10(11), e0142785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142785>
- Prokopy R. J. Moericke V., & Bush G.L., (1973). Attraction of apple maggot flies to odor of apples. *Environmental Entomology*, 2, 743-750.

- Prokopy, R. J., & Roitberg, B. D. (1984). Foraging behavior of true fruit flies: Concepts of foraging can be used to determine how tephritids search for food, mates, and egg-laying sites and to help control these pests. *American Scientist*, 72(1), 41–49.
- R Core Team (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. (2008). *Flore forestière française: Guide écologique illustré. Région méditerranéenne*. Forêt privée française.
- Rice, K. B., Short, B. D., Jones, S. K., & Leskey, T. C. (2016). Behavioral responses of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to visual stimuli under laboratory, semifield, and field conditions. *Environmental Entomology*, 45(6), 1480–1488. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw123>
- Santoiemma, G., Mori, N., Tonina, L., & Marini, L. (2018). Semi-natural habitats boost *Drosophila suzukii* populations and crop damage in sweet cherry. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 257, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.013>
- Santoiemma, G., Trivellato, F., Caloi, V., Mori, N., & Marini, L. (2019a). Habitat preference of *Drosophila suzukii* across heterogeneous landscapes. *Journal of Pest Science*, 92(2), 485–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1052-3>
- Santoiemma G., Fioretto D., Corcos D., Mori N., Marini N., (2019b). Spatial synchrony in *Drosophila suzukii* population dynamics along elevational gradients. *Ecological Entomology*, 44, 182-189. <https://doi.org/10.1111/een.12688>
- Schmidt, J. M., Whitehouse, T. S., Green, K., Krehenwinkel, H., Schmidt-Jeffris, R., & Sial, A. A. (2019). Local and landscape-scale heterogeneity shape spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) activity and natural enemy abundance: Implications for trophic interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 272, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.014>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., (...) Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>

- Senica, M., Stampar, F., Veberic, R., & Mikulic- Petkovsek, M. (2017). The higher the better? Differences in phenolics and cyanogenic glycosides in *Sambucus nigra* leaves, flowers and berries from different altitudes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *97*(8), 2623–2632. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8085>
- Shearer, P. W., West, J. D., Walton, V. M., Brown, P. H., Svetec, N., & Chiu, J. C. (2016). Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *BMC Ecology*, *16*(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0070-3>
- Short, H. L., & Epps, E. A. (1976). Nutrient quality and digestibility of seeds and fruits from Southern forests. *The Journal of Wildlife Management*, *40*(2), 283–289. <https://doi.org/10.2307/3800427>
- Siffert, A., Cahenzli, F., Kehrl, P., Daniel, C., Dekumbis, V., Egger, B., Furtwengler, J., Minguely, C., Stäheli, N., Widmer, F., Mazzi, D., & Collatz, J. (2021). Predation on *Drosophila suzukii* within hedges in the agricultural landscape. *Insects*, *12*(4), 305. <https://doi.org/10.3390/insects12040305>
- Skendžić, S., Zovko, M., Živković, I. P., Lešić, V., & Lemić, D. (2021). The impact of climate change on agricultural insect pests. *Insects*, *12*(5), 440. <https://doi.org/10.3390/insects12050440>
- Stephens, A. R., Asplen, M. K., Hutchison, W. D., & Venette, R. C. (2015). Cold hardiness of winter-acclimated *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) adults. *Environmental Entomology*, *44*(6), 1619–1626. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv134>
- Stockton, D., Wallingford, A., Rendon, D., Fanning, P., Green, C. K., Diepenbrock, L., Ballman, E., Walton, V. M., Isaacs, R., Leach, H., Sial, A. A., Drummond, F., Burrack, H., & Loeb, G. M. (2019). Interactions between biotic and abiotic factors affect survival in overwintering *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology*, *48*(2), 454–464. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy192>
- Stockton, D. G., Brown, R., & Loeb, G. M. (2019). Not berry hungry? Discovering the hidden food sources of a small fruit specialist, *Drosophila suzukii*. *Ecological Entomology*, *44*(6), 810–822. <https://doi.org/10.1111/een.12766>
- Tait, G., Cabianca, A., Grassi, A., Pfab, F., Oppedisano, T., Puppato, S., Mazzoni, V., Anfora, G., & Walton, V. M. (2020). *Drosophila suzukii* daily dispersal between

- distinctly different habitats. *Entomologia Generalis*, 40(1), 25–37.  
<https://doi.org/10.1127/entomologia/2019/0876>
- Tait, G., Grassi, A., Pfab, F., Crava, C. M., Dalton, D. T., Magarey, R., Ometto, L., Vezzulli, S., Rossi-Stacconi, M. V., Gottardello, A., Pugliese, A., Firrao, G., Walton, V. M. & Anfora, G. (2018). Large-scale spatial dynamics of *Drosophila suzukii* in Trentino, Italy. *Journal of Pest Science*, 91, 1213-1224.  
<https://doi.org/10.1007/s10340-018-0985-x>
- Tochen, S., Dalton, D. T., Wiman, N., Hamm, C., Shearer, P. W., & Walton, V. M. (2014). Temperature-related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. *Environmental Entomology*, 43(2), 501–510. <https://doi.org/10.1603/EN13200>
- Tochen, S., Woltz, J. M., Dalton, D. T., Lee, J. C., Wiman, N. G., & Walton, V. M. (2016). Humidity affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberry. *Journal of Applied Entomology*, 140(1–2), 47–57.  
<https://doi.org/10.1111/jen.12247>
- Tonina, L., Mori, N., Giomi, F., & Battisti, A. (2016). Development of *Drosophila suzukii* at low temperatures in mountain areas. *Journal of Pest Science*, 89(3), 667–678. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0730-2>
- Tonina, L., Mori, N., Sancassani, M., Dall’Ara, P., & Marini, L. (2018). Spillover of *Drosophila suzukii* between noncrop and crop areas: Implications for pest management. *Agricultural and Forest Entomology*, 20(4), 575–581.  
<https://doi.org/10.1111/afe.12290>
- Travaillard, S. (2020). *Evolution of sweet taste perception in Drosophila suzukii egg-laying behavior*. PhD thesis, Aix-Marseille.  
<https://www.theses.fr/2020AIXM0130>
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., Gabola, F., & Chabrierie, O. (2020). The firethorn (*Pyracantha coccinea*), a promising dead-end trap plant for the biological control of the spotted-wing Drosophila (*Drosophila suzukii*). *Biological Control*, 150, 104345. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104345>
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., & Chabrierie, O. (2021). Effect of macroarthropods on *Drosophila suzukii* peri-oviposition events: An experimental screening. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169: 519-530.  
<https://doi.org/10.1111/eea.13046>

- Urbaneja-Bernat, P., Polk, D., Sanchez-Pedraza, F., Benrey, B., Salamanca, J., & Rodriguez-Saona, C. (2020). Non-crop habitats serve as a potential source of spotted-wing drosophila (Diptera: Drosophilidae) to adjacent cultivated highbush blueberries (Ericaceae). *The Canadian Entomologist*, 152(4), 474–489. <https://doi.org/10.4039/tce.2020.2>
- Urbaneja-Bernat, P., Cloonan, K., Zhang, A., Salazar-Mendoza, P., & Rodriguez-Saona, C. (2021). Fruit volatiles mediate differential attraction of *Drosophila suzukii* to wild and cultivated blueberries. *Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01332-z>
- Vacas, S., Primo, J., Manclús, J. J., Montoya, Á., & Navarro-Llopis, V. (2019). Survey on *Drosophila suzukii* natural short-term dispersal capacities using the mark–release–recapture technique. *Insects*, 10(9), 268. <https://doi.org/10.3390/insects10090268>
- Valenza, A., Bonfanti, C., Pasini, M. E., & Bellosta, P. (2018). Anthocyanins function as anti-inflammatory agents in a drosophila model for adipose tissue macrophage infiltration. *BioMed Research International*, 2018, e6413172. <https://doi.org/10.1155/2018/6413172>
- Veberic, R., Jakopic, J., Stampar, F., & Schmitzer, V. (2009). European elderberry (*Sambucus nigra* L.) rich in sugars, organic acids, anthocyanins and selected polyphenols. *Food Chemistry*, 114(2), 511–515. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.09.080>
- Villa, M., Santos, S. A. P., Sousa, J. P., Ferreira, A., da Silva, P. M., Patanita, I., Ortega, M., Pascual, S., & Pereira, J. A. (2020). Landscape composition and configuration affect the abundance of the olive moth (*Prays oleae*, Bernard) in olive groves. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 294, 106854. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106854>
- Wallingford, A. K., Rice, K. B., Leskey, T. C., & Loeb, G. M. (2018). Overwintering behavior of *Drosophila suzukii*, and potential springtime diets for egg maturation. *Environmental Entomology*, 47(5), 1266–1273. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy115>
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., Walton, V. M., O’Neal, S. D., & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic

- range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>
- Wang, L., Li, Y. M., Lei, L., Liu, Y., Wang, X., Ma, K. Y., Zhang, C., Zhu, H., Zhao, Y., & Chen, Z.-Y. (2016). Purple sweet potato anthocyanin attenuates fat-induced mortality in *Drosophila melanogaster*. *Experimental Gerontology*, 82, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2016.06.006>
- Wang, X. (2020). Biological control of *Drosophila suzukii*. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 15(054). <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR202015054>
- White, S. N., Boyd, N. S. & Van Acker, R. C. (2012). Growing degree-day models for predicting lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) ramet emergence, tip dieback, and flowering in Nova Scotia, Canada. *HortScience*, 47, 1014-1021. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.47.8.1014>
- Więski, K., & Pennings, S. (2014). Latitudinal variation in resistance and tolerance to herbivory of a salt marsh shrub. *Ecography*, 37(8), 763–769. <https://doi.org/10.1111/ecog.00498>
- Woods, E. C., Hastings, A. P., Turley, N. E., Heard, S. B., & Agrawal, A. A. (2012). Adaptive geographical clines in the growth and defense of a native plant. *Ecological Monographs*, 82(2), 149–168. <https://doi.org/10.1890/11-1446.1>
- Yadav, S., Stow, A. J., Harris, R. M. B., & Dudaniec, R. Y. (2018). Morphological variation tracks environmental gradients in an agricultural pest, *Phaulacridium vittatum* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Science*, 18(6), 13. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey121>
- Yan, L., DongSheng, X., Feng, Z., JinPing, Z., ChunHua, H., JianMei, Z., Yan, X., Bing, L., & WenXia, D. (2017). Oviposition preferences and reproductive success of *Drosophila suzukii* on 4 non-host fruits. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(1), 107–112.
- Yeh, D. A., Drummond, F. A., Gómez, M. I., & Fan, X. (2020). The economic impacts and management of spotted wing drosophila (*Drosophila Suzukii*): The case of wild blueberries in Maine. *Journal of Economic Entomology*, 113(3), 1262–1269. <https://doi.org/10.1093/jee/toz360>
- Zhang, X., He, X., Gao, J., & Wang, L. (2019). Latitudinal and climate effects on key plant traits in Chinese forest ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00527. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00527>



## **Acknowledgements**

Chemical analyses of sugar were supported by the French “Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation” (contribution financière du compte d’affectation spéciale “Développement Agricole et Rural”) in the context of the “CASDAR-Drosophila suzukii2” project. Joris Froissard was funded by an INRAE-SPE grant. This study was also supported by ANR drothermal (ANR-20-CE02-0011-01).

## Supplementary material

**Table S1. List of the variables used in the study.**

Category	Variable	Description	Unit	Code
<i>Drosophila suzukii</i>	Number of <i>D. suzukii</i> flies emerging per corymb	Number of adults <i>D. suzukii</i> emerging from the corymb	individuals	SUZUt
	Infestation rate per corymb	100 x Number of emerging <i>D. suzukii</i> / number of fruits on the corymb	/	INFEST
	Frequency of corymb infestation per region	At the region scale: number of infested corymbs in a region / number of sampled corymbs in the same region	/	Finfest
Environment around the sampling site	Altitude	Altitude of the sampling site above sea level	m	ALTITUDE
	Slope	Slope of the ground at the sampling site	%	SLOPE
	South orientation index	OSOUTH=180°-Absolute Value (measured orientation-180°) (Chabrerie et al., 2013)	/	OSOUTH
	Frequency of local habitats	At the region scale: frequency of the type of local habitats (wood, grassland, crop, building, garden, fallow, road, river, pond) present in the close vicinity (<10m) of the sampling site	/	Name of the local habitats
	Local habitat diversity	Number of different types of local habitats in the close vicinity (<10m) of the sampling site	habitats	Nhabitat
	Frequency of fleshy-fruited species	At the region scale: frequency of plant species bearing fleshy fruits in a 10 m radius around the sampling site	/	Name of the species
	Total fleshy-fruited plant diversity	Number of plant species with fleshy fruits in a 10 m radius around the sampling site	species	PlantTotal
	Cultivated fleshy-fruited plant diversity	Number of cultivated plant species with fleshy fruits in a 10 m radius around the sampling site	species	PlantC
Wild fleshy-fruited plant diversity	Number of wild plant species with fleshy fruits in a 10 m radius around the sampling site	species	PlantW	
Landscape composition	Forest cover	Surface covered by forest in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	FORE100, FORE500, FORE100
	Crop cover	Surface covered by crops in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	CROP100, CROP500, CROP1000
	Grassland cover	Surface covered by grassland in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	GRAS100, GRAS

				500, GRAS 1000
	Orchard cover	Surface covered by orchards in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	ORCH 100, ORCH 500, ORCH 1000
	Heath and hedgerow cover	Surface covered by heaths or hedgerows in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	HEAT 100, HEAT 500, HEAT 1000
	Building cover	Surface covered by buildings and artificial structures in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	BUIL1 00, BUIL5 00, BUIL1 000
	Road cover	Surface covered by road or asphalt in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	ROAD 100, ROAD 500, ROAD 1000
	Water cover	Surface covered by rivers, lakes or ponds in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m <sup>2</sup>	WATE 100, WATE 500, WATE 1000
	Road length	Cumulated length of the roads present in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m	LROA 100, LROA 500, LROA 1000
	River length	Cumulated length of the rivers present in a 100 m, 500 m and 1000 m radius around each sampling site	m	LRIVE 100, LRIVE 500, LRIVE 1000
Meteorology	Latitude	North latitude coordinate of the sampling site (Lambert93 projection system)	°N	LATIT UDE
	Longitude	West longitude coordinate of the sampling site (Lambert93 projection system)	°W	LONGI TUD

	Minimum temperature	Mean of the daily minimum temperatures between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	Tmin
	Maximum temperature	Mean of the daily maximum temperatures between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	Tmax
	Mean temperature	Mean of the daily mean temperatures between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	Tmean
	Cumulative temperature	Sum of the daily mean temperatures (>0°C) between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	Temp Cum
	Temperature difference	Mean of the daily thermal amplitude (Tmax – Tmin)	°C	Tdelta
	Annual minimum Temperature	Lowest temperature recorded between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	TminVal
	Annual maximum Temperature	Highest temperature recorded between 01/01/2020 and the day of sampling	°C	TmaxVal
	Cumulative rainfall	Sum of the daily rainfall between 01/01/2020 and the day of sampling	mm	RainCum
	Frost days	Number of days with a minimal temperature ≤ 0°C	/	Nfrost
<i>Sambucus nigra</i> traits	Height of the shrub	Height of the sampled shrub	m	Hshrub
	Number of corymbs on the shrub	Estimated number of corymbs on the sampled shrub (counted on 1/8 <sup>th</sup> of the three then multiplied by 8)	/	Ncorymb
	Fruit number	Number of fruits of each maturity stage (green, red, red-black, black, rotten/dry, total) on the corymb. Healthy fruits = non rotten nor dry.	/	NFRUIT (+ stage of the fruit)
	Fruit colors proportion	Proportion of fruit of each maturity stage (green, red, red-black, black, rotten/dry) on the corymb (number of fruit / total number of fruits on the corymb)	/	P stage of the fruit
	Fruit diameter	Mean diameter measured on five randomly selected fruits	mm	Dfruitm
	Fruit volume	Mean volume of one fruit calculated from the mean diameter	mm <sup>3</sup>	Vfruitm
	Fruit volume per corymb	Estimated volume of fruits on the sampled corymb (mean fruit volume x number of fruit)	mm <sup>3</sup>	VfruitC
	Fruit volume per shrub	Estimated total volume of fruits on the shrub (volume per corymb x number of corymbs on the shrub)	mm <sup>3</sup>	VfruitT
	Size of the corymb	Surface of the sampled corymb ( $\pi$ x max radius x min radius)	cm <sup>2</sup>	corymbA
	Size of the leaf	Surface of the largest leaf found on the sampled shrub (length x width). The petiole of the leaf is included in its length	cm <sup>2</sup>	leaf1
	Number of leaflets	Number of leaflets counted on the largest sampled leaf	/	Nfolio

**Table S2. Spearman correlations between the fruit infestation rate per corymb (INFEST = 100 x SUZUt / number of fruits in a corymb) and environmental variables within each of the 13 studied regions. Values shown are Spearman's r and p, respectively. For landscape variables, the radius at which the correlation is significant is also specified. When the correlation is significant for several radii, only the one with the highest value of r is shown between brackets.**

	Amiens	Antibes	Bordeaux	Boulogne-sur-Mer	Caen	Clermont-Ferrand	Grenoble	Montpellier	Nancy	Nimes	Rennes	Senlis	Tours
<b>Local environment</b>													
Altitude	-	-	-	-	-	r=0,403 p=0,027	-	r=0,730 p=0,017	-	-	-	-	-
Slope	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r=0,535 p=0,015	-
<b>Landscape composition</b>													
Crop cover	-	-	-	(500 m) r=-0,524 p=0,045	-	-	-	-	-	-	-	-	(100 m) r=0,641 p=0,025
Grassland cover	-	-	-	-	-	-	-	(500 m) r=0,804 p=0,005	-	-	-	-	-
Heath and hedgerow cover	-	-	-	-	(500 m) r=-0,644 p=0,010	(1000 m) r=-0,414 p=0,023	-	-	-	-	-	-	-
Building cover	-	-	-	-	-	-	-	(500 m) r=-0,828 p=0,003	-	-	-	-	-
Road cover	-	-	-	-	(1000 m) r=-0,604 p=0,017	-	-	(500 m) r=-0,816 p=0,004	-	-	-	-	-
Road+Building cover	-	(500 m) r=-0,516 p=0,049	-	-	-	-	-	(500 m) r=-0,828 p=0,003	-	-	-	-	-
Water cover	-	-	-	-	-	-	-	(500 m) r=-0,788 p=0,007	-	-	-	-	-
Road length	(500 m) r=0,574 p=0,008	(500 m) r=-0,587 p=0,021	-	-	(1000 m) r=-0,561 p=0,030	-	-	(500 m) r=-0,755 p=0,012	-	-	-	-	-
River length	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(500 m) r=-,534 p=0,041	-	-
<b>Meteorology</b>													
Latitude	-	-	-	-	-	r=-0,412 p=0,024	-	-	-	-	-	-	-
<b>Sambucus nigra traits</b>													
Total fruit number	-	-	-	-	-	r=0,390 p=0,033	-	r=0,730 p=0,017	-	-	-	-	-
Green fruits number	-	-	-	r=-0,569 p=0,027	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Red fruits number	-	-	-	-	-	-	-	-	r=-0,543 p=0,037	-	-	-	-
Red-black fruits number	-	-	-	r=-0,531 p=0,042	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Black fruits number	-	-	-	-	-	r=0,545 p=0,002	-	r=0,767 p=0,010	-	-	r=0,634 p=0,011	r=0,507 p=0,022	-
Healthy fruits number	-	-	-	-	-	r=0,471 p=0,009	-	r=0,706 p=0,023	-	-	-	r=0,466 p=0,039	-

Rotten fruits number	-	-	r=0,630 p=0,012	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dry fruits number	-	-	-	-	-	-	r=-0,563 p=0,029	-	-	-	-	-
Rotten + dry fruits number	-	-	-	-	-	-	r=-0,563 p=0,029	-	-	-	-	-
Red fruits proportion	-	-	-	-	-	-	-	r=-0,559 p=0,030	-	-	-	-
Red-black fruits proportion	-	-	r=-0,595 p=0,019	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Black fruits proportion	-	-	-	r=0,575 p=0,025	r=0,521 p=0,003	r=0,643 p=0,010	r=0,828 p=0,003	r=0,659 p=0,007	-	r=0,595 p=0,019	-	-
Healthy fruits proportion	-	-	-	-	r=0,401 p=0,028	-	-	-	-	-	-	-
Rotten fruits proportion	-	-	r=0,635 p=0,011	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rotten + dry fruits proportion	-	-	-	-	r=-0,401 p=0,028	-	-	-	-	-	-	-
Fruit diameter	-	-	-	-	r=0,463 p=0,010	r=0,586 p=0,022	-	-	-	r=0,559 p=0,030	-	-
Fruit volume per corymb	-	-	-	-	r=0,551 p=0,002	-	-	-	-	r=0,515 p=0,049	-	-
Size of the corymb	r=0,678 p=0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r=0,464 p=0,039	-
Size of the leaf	-	-	-	-	-	r=0,607 p=0,016	-	-	-	-	-	-

**Table S3. Spearman correlations between the number of fruits on the sampled corymb and environmental local variables within each of the 13 studied regions.** Values shown are Spearman's  $r$  and  $p$ , respectively. Landscape variables were not integrated because they were not ecologically relevant.

	Amiens	Antibes	Bordeaux	Boulogne-sur-Mer	Caen	Clermont-Ferrand	Grenoble	Montpellier	Nancy	Nimes	Rennes	Senlis	Tours
<b>Local environment</b>													
Slope	-	-	-	-	-	$r=0.365$ $p=0.047$	-	-	-	$r=0.470$ $p=0.049$	-	-	-
South orientation index	-	-	-	-	-	-	-	-	$r=0.651$ $p=0.009$	-	$r=-0.663$ $p=0.007$	-	-
Local habitat diversity	-	-	-	-	-	-	$r=0.516$ $p=0.049$	-	-	-	-	-	-
<b>Meteorology</b>													
Longitude	-	-	-	-	$r=-0.579$ $p=0.024$	-	-	$r=-0.758$ $p=0.011$	-	$r=0.761$ $p=0.000$	-	-	-
Number of day from 01/01/2020	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	-	$r=-0.580$ $p=0.001$	-	-	-	$r=0.523$ $p=0.026$	-	$r=-0.490$ $p=0.028$	-
Minimum temperature	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	$r=-0.565$ $p=0.014$	-	$r=-0.551$ $p=0.012$	-
Maximum temperature	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	$r=0.490$ $p=0.039$	-	$r=-0.570$ $p=0.009$	-
Mean temperature	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	-	-	-	-
Cumulative temperature	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	$r=0.503$ $p=0.034$	-	$r=-0.468$ $p=0.037$	-
Temperature difference	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	$r=0.443$ $p=0.014$	-	-	-	$r=0.568$ $p=0.014$	-	-	-
Annual minimum Temperature	-	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	$r=0.625$ $p=0.006$	-	-	-
Annual maximum Temperature	-	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	-	-	-	-	-	-	-	-
Cumulative rainfall	$r=-0.491$ $p=0.028$	-	-	-	$r=-0.536$ $p=0.039$	$r=-0.380$ $p=0.039$	-	-	-	$r=-0.569$ $p=0.014$	-	$r=-0.472$ $p=0.036$	-
Frost days	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$r=0.477$ $p=0.034$	-
<b>Sambucus nigra</b>													
Size of the corymb	$r=0.455$ $p=0.044$	-	-	-	-	$r=0.664$ $p=0.000$	$r=0.550$ $p=0.034$	$r=0.758$ $p=0.011$	$r=0.660$ $p=0.007$	$r=0.540$ $p=0.021$	-	-	$r=0.592$ $p=0.043$
Length of the leaf	-	$r=0.667$ $p=0.007$	-	-	-	$r=0.394$ $p=0.031$	-	-	-	-	-	-	-
Width of the leaf	-	-	-	-	-	$r=0.447$ $p=0.013$	-	-	-	-	-	-	-
Size of the leaf	-	-	-	-	-	$r=0.441$ $p=0.015$	-	-	-	-	-	-	-

## 2. *D. suzukii* en zone urbaine : dynamique saisonnière, intégration à la communauté des Drosophilidés et rôle des facteurs environnementaux

Le milieu urbain présente des caractéristiques spécifiques (températures plus élevées, proximité des activités humaines) et est connu pour héberger un certain nombre d'organismes exotiques envahissants et anthropophiles. L'objectif de ce chapitre est de comprendre le rôle de ces environnements particuliers dans la dynamique invasive de *D. suzukii*, dans son écologie et dans la répartition de ses populations. Pour étudier cette dynamique, un suivi des populations a été effectué de Septembre 2018 à Août 2019. Neuf campagnes de piégeage ont été effectuées (n= 540 pièges au total) dans quatre différents habitats urbains situés le long d'un gradient d'urbanisation (dans l'ordre croissant d'urbanisation : forêt, parc, bord de rivière, centre-ville). Pour chaque piège, un comptage des arthropodes capturés a été effectué. Les individus de *D. suzukii* ont été isolés, sexés, puis différentes variables ont été mesurées : leur morphe (estival, intermédiaire ou hivernal) et plusieurs mesures de l'aile. L'environnement autour des pièges a également été caractérisé, notamment par la composition paysagère dans un rayon de 100 m, les pourcentages de recouvrement au sol des différentes strates de végétation dans un rayon de 5 m, la composition floristique de chaque strate et la température. Les résultats apportent de nombreuses informations sur l'impact des variables environnementales locales et paysagères sur les déplacements des populations de *D. suzukii* en milieu urbain et péri-urbain, les variations de ses traits de vie selon les saisons et la dynamique des communautés de Drosophilidés associées au cours de l'année. De manière générale, la drosophile est peu présente dans les milieux fortement urbanisés, et ce tout au long de l'année. En revanche, une dynamique saisonnière complémentaire est observable entre les deux espèces dominant la communauté de Drosophilidés, *Drosophila subobscura* et *D. suzukii*. Etant donnée la rareté des plantes-hôtes sauvages et cultivées au début du printemps dans la région étudiée, les populations de *D. suzukii* restent faibles la première moitié de l'année, tandis que *D. subobscura* est très majoritaire. La tendance ne s'inverse qu'à partir de l'été, *D. suzukii* devenant l'espèce majoritaire jusqu'à la saison froide. Les résultats montrent une migration des populations de *D. suzukii* vers les milieux forestiers de l'automne jusqu'au printemps, qui semblent donc servir de refuge hivernal. Plusieurs éléments, tels que le bois mort,



le couvert arbustif ou la présence de lierre *Hedera helix*, étaient fortement liés à la présence de *D. suzukii* et pourraient donc servir d'indicateur de sa présence. Ces résultats pourraient aider au développement et à l'optimisation des stratégies de gestions des habitats urbains afin de réduire la présence du ravageur dans ces milieux.

## Urban ecology of *Drosophila suzukii*

Romain Ulmer, Aude Couty, Patrice Eslin, Françoise Dubois, Emilie Gallet-Moron, Nicolas Lamotte, Justine Pavis, Alice Samama, Fabien Spicher, Olivier Chabrerie\*

EDYSAN, UMR 7058 CNRS, Université de Picardie Jules Verne, 1 rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex 1, France; \* corresponding author: olivier.chabrerie@u-picardie.fr

### Abstract

Urban areas are vulnerable to the introduction of non-native species and sometimes contribute to their invasion success. The spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, a highly polyphagous fruit fly which infests a wide variety of fleshy fruits from wild and cultivated plants has become a very problematic invasive species over the last decade. Because of its important damage on fruit production, *D. suzukii* populations have been mainly studied in agricultural areas, while their dynamics in urban areas is unknown. We investigated the role of urban environment in the invasion success of *D. suzukii* by identifying local, landscape and meteorological factors driving the variations in the abundance of the fly across seasons and urban habitats. To achieve this, 526 insect traps were randomly set in four different habitats (urban forest, park, river side and town center) along an urbanization gradient in the city of Amiens (France), from September 2018 to August 2019. We found that Drosophilidae species richness and abundance were negatively impacted by urbanization. The Drosophilidae community was dominated by *D. subobscura* and *D. suzukii*, but their relative abundance varied with seasons. *D. suzukii* used urban forests as refugia for overwintering or escaping summer heat waves. The fly was still active in this habitat in winter when the ground was covered by snow. The cover of brambles, shrubs, soil litter and dead wood debris were identified as valuable ecological indicators of the presence of *D. suzukii* that could serve for designing management strategies of the pest in urban habitats.

**Keywords:** biological invasion, exotic insect pest, landscape composition, spotted-wing drosophila, non-crop host plant

Revue visée : *Landscape and Urban Planning*

## Introduction

Urban areas offer very specific and often harsh living conditions for organisms (Fattorini, 2011; Gilbert, 1989) and are generally pointed as 'a special case' compared to other environments (Walbridge, 1997). Most urban areas are highly artificialized (Owens & Lewis, 2018), intimately close to human activities (Thomas, Simmons, & Daugherty, 2017), and generally warmer compared to adjacent rural areas (Oke, 1973). These man-made environments harbor specific biodiversity (Raupp, Shrewsbury, & Herms, 2010), and their importance in ecological studies has grown in the last two decades (McDonnell & Hahs, 2008). Indeed, more than half of the world's human population lives in cities and the percentage of land used as urban areas is growing at a quick rate (United Nations, 2018), at the expense of less artificial environments. Studies have shown that among the species living in urban areas, insects show a non-negligible diversity (Sattler, Duelli, Obrist, Arlettaz, & Moretti, 2010). This includes native species that can find in cities resources and/or shelter that become scarce in rural areas (Garcia, Valiati, Gottschalk, Rohde, & Valente, 2008; Unterweger, Klammer, Unger, & Betz, 2018), but also exotic and/or invasive species that also benefit from these favorable conditions (Gaertner et al., 2017). Urban areas can then become key places in the invasion success of certain species (Padayachee et al., 2017).

Among those invasive species, one has become very problematic during the last decade, the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931). This fruit fly is an invasive pest native to Southeast Asia. It was first spotted in 2008 in Europe (Cini et al., 2014) and North America (Walsh et al., 2011), where it spread rapidly. This highly polyphagous species infests a wide variety of wild fleshy-fruited plants (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015), including invasive (Poyet et al., 2014) and toxic ones (M. Poyet et al., 2017), as well as cultivated species (Lee et al., 2011) causing important damages on agricultural production with considerable economic impact (Asplen et al., 2015; Yeh, Drummond, Gómez, & Fan, 2020). Given the rapidity of its spread, understanding the causes of its invasion success is important to predict the future of its spread.

As a consequence of their damage caused on crops, *D. suzukii* populations have been mainly studied in agricultural areas and in natural habitats in the vicinity of farms and fruit crops (Delbac, Rusch, & Thiery, 2020; Santoiemma, Mori, Tonina, & Marini, 2018; Tonina, Mori, Sancassani, Dall'Ara, & Marini, 2018). Studies on the role played by cities and peri-urban

areas in its invasion process are rare (Bombin & Reed, 2016). However, urban landscapes are vulnerable to the introduction of non-native species (Branco et al., 2019) and invasions are even more common in urban conditions than in rural conditions (Spence & Spence, 1988). In Europe, and particularly in France, most of the first records of *D. suzukii* were made in urban areas such as parks (Calabria, Máca, Bächli, Serra, & Pascual, 2012). Moreover, the dispersal of *D. suzukii* as well as other drosophila species follows commercial fruit trafficking routes (Cini et al., 2014; Lavrinienko et al., 2017) ending in urban areas. Therefore, studying the ecology of *D. suzukii* in cities seems crucial in understanding how these environments shape the populations of the pest and affect its persistence.

Urban areas are not homogenous landscapes. Although cities are characterised by a prevalence of buildings, they remain mosaics of habitats with varying quality and constraints for insect populations. These habitats may offer both shelters with suitable conditions and trophic resources for insects (New, 2015). Urban areas could be important for *D. suzukii* as they may provide frost-free shelters and become refuges during winter (Unterweger et al., 2018). Indeed, despite various studies on the subject, the way *D. suzukii* overwinters is still not fully understood (Panel et al., 2018). Insects commonly migrate to more protected areas to reduce the risk of freezing to death (Leather, Walters, & Bale, 1995). As temperatures inferior to  $-7^{\circ}\text{C}$  are lethal for *D. suzukii* (Jakobs, Garipey, et Sinclair 2015), cities, through the “heat island effect” (Meineke, Holmquist, Wimp, & Frank, 2017; Oke, 1973), could represent a potential underestimated reservoir of the pest during the cold season.

Variations in insect diversity and abundance in cities are often linearly structured along a main gradient of urbanization (Bennett & Gratton, 2012; Bombin & Reed, 2016; Tzortzakaki, Kati, Panitsa, Tzanatos, & Giokas, 2019). On one hand, mineral surfaces such as buildings, roads and other paved areas (parking lots, etc.) lack both food resource and shelter, and appear to be inhospitable for organisms. As a response, insect diversity generally increases from town center toward peri-urban areas (Fenoglio, Calviño, González, Salvo, & Videla, 2021; Fenoglio et al., 2021; Tzortzakaki et al., 2019). On the other hand, parks, garden, hedgerows and grass strips may offer interesting features for insects feeding and reproducing (Beninde, Veith, & Hochkirch, 2015; Hall et al., 2017; Theodorou et al., 2020). Despite being often heavily anthropized and frequently disturbed, they generally offer a variety of fruit plants, shelters and man-made food (from human litter). Some ornamental plant species frequently found in city parks and green spaces bear fruits earlier than most wild species (*e.g. Aucuba japonica*,

*Symphoricarpos* sp., Poyet et al., 2015). Private gardens can show a great variety of habitats and often contain cultivated fruits such as cherry, strawberry, raspberry, highly infested by *D. suzukii*. Even if they are smaller than parks, gardens are frequent and distributed all over cities, making them ideal stepping stones to connect larger patches of vegetation such as parks and green areas (Goddard, Dougill, & Benton, 2010). Urban forests are also hot spots of insect diversity in cities (New, 2015), but their presence in urban areas is less common. One can expect the presence of *D. suzukii* in this habitat, probably the natural habitat of the fly, as the density of the fly is known to increase in the forest interior (Poyet et al., 2014). Most of the big cities are historically founded and expand along rivers for water supplying and their role as transport routes of goods by boat (Kondolf & Pinto, 2017). Water bodies present within the cities, such as rivers or ponds, are often associated with higher atmospheric humidity and an air cooling effect (Hathway & Sharples, 2012; Murakawa, Sekine, Narita, & Nishina, 1991), both of which can be interesting for insects during the summer (Cregg & Dix, 2001; Kenneth, 1932). This may be particularly for *D. suzukii* of which populations have been shown to move closer to river streams in the hot season (Maceda-Veiga et al., 2021).

The aim of this study was to better understand the role of urban environment in the invasion success of *D. suzukii*. Using a holistic approach combining the study of Drosophilidae community, plant community, landscape ecology and meteorology, we aimed at identifying the most pertinent environmental factors driving the variations in the abundance of *D. suzukii* across seasons and habitats in urban areas.

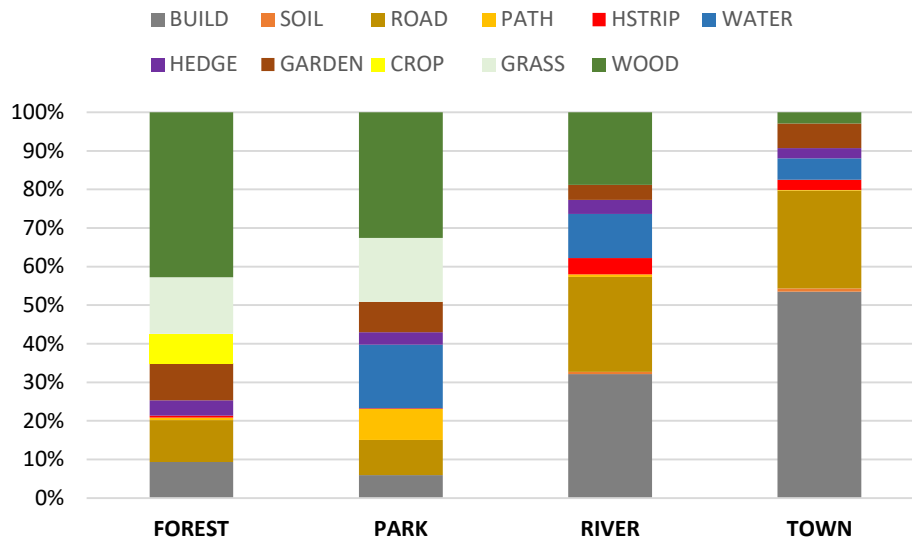
More specifically, we aimed to determine (1) what kind of urban habitat types are favoring the presence and persistence of *D. suzukii* and other local drosophila species during the year, and especially during the winter season, (2) what are the effects of environment constraints and resources availability on the distribution and life history traits of the species. To achieve this, insect trapping campaigns were conducted for an entire year in the city of Amiens, in the North of France. A total of 526 traps were placed in 4 different urban environments along an urbanization gradient.

## **Materials and methods**

### *Study habitats and sampling design*

The study was conducted in Amiens (Somme, France, 49°53'40" N, 2°18'07" E), in a metropolitan area of around 160,000 inhabitants. The city of Amiens is moderately urbanised, with 42.6% of urbanised land cover and 13.7% of industrialized areas and road cover (Corine Land Cover database, 2018) leaving space for various forms of vegetated areas (parks, green spaces, wooded areas, agricultural areas). The city is also built along the Somme River, highly ramified and meandering within the urban area. The insect trapping was conducted in four different habitats along an urbanization gradient (Figure 1): (i) An urban forest (FOREST), a wooded area with a dense tree cover dominated by *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Ulmus minor* colonized by the liana *Hedera helix*, in the border of the city (extending between Gutenberg road and Le chemin de Longpré, Amiens). (ii) The Saint-Pierre Park (PARK), a major artificialized green space composed of a mix of exotic ornamental plant species and spontaneous or planted local species. The park is a mosaic of open wooded and grassland areas organized around playgrounds and walking path for families. It also contains concrete roads, buildings and several water bodies (pond, small channels). (iii) The banks of the Somme river (RIVER) meandering within the city and bordered by a hygrophilous vegetation. (iv) The center of the city of Amiens (TOWN) is organized around the Cathedral and dominated by roads and buildings (>76% of the land cover, Figure 1).

Between September 2018 and August 2019, nine trapping campaigns were organized to cover an entire year (dates of residence of traps in the field: 20<sup>th</sup>-27<sup>th</sup> September, 11<sup>th</sup>-18<sup>th</sup> October, 15<sup>th</sup>-22<sup>th</sup> November, 6<sup>th</sup>-13<sup>th</sup> December, 29<sup>th</sup> January- 5<sup>th</sup> February, 19<sup>th</sup>-26<sup>th</sup> Mars, 6<sup>th</sup>-13<sup>th</sup> May, 1<sup>st</sup>-8<sup>th</sup> July, 22<sup>th</sup>-29<sup>th</sup> August). For each campaign, 15 traps were randomly placed in each habitat (giving 60 traps per campaign and 540 traps for the entire study). The 60 traps were placed in the field on the same day and collected after seven days of residence. Fourteen traps out of the 540 were damaged during the whole sampling campaign (due to extreme wind events or human alterations) and were not considered in the analyses.



**Figure 1:** Proportion of land covers around sampling traps (radius = 100 m) located in the four urban habitats studied in Amiens city: urban forest (FOREST), park (PARK), riverside (RIVER) and town center (TOWN). Legend of land covers: BUILD: building, SOIL: bare soil, ROAD: road and parking, PATH: path, HSTRIP: herbaceous strip, WATER: water, HEDGE: hedgerow, GARDEN: private garden, CROP: crop (cereals), GRASS: grassland, WOOD: wooded area.

### *Drosophilidae species collection*

Insect traps were made using the lower half of a red plastic bottle (Badoit®; Weydert et al., 2016; Firlej & Vanoosthuyse, 2017), as red has been proved to be the optimal color for trapping *D. suzukii* (Renkema, Buitenhuis, & Hallett, 2014) and echoes its fruit color preference both in nature and laboratory tests (Poyet et al., 2014). The traps were 130 mm high and 85 mm in diameter. As traps with side entries are the most efficient to catch *D. suzukii* (Lee et al., 2013), five holes (Ø 5 mm; Hamby, Bolda, Sheehan, & Zalom, 2014) were drilled on the sides of traps at a distance of 70 mm from the bottom. The tops of the traps were covered with transparent plastic wrap to protect its content from rain and ease its collect. Before placing them on the field, the traps were filled with an attractive solution composed of apple cider vinegar (80 mL) and liquid cane sugar (20 mL) (Burrack et al., 2015; Lasa, Aguas-Lanzagorta, & Williams, 2020), with the addition of a drop of dish soap to break the surface tension (Lee et al., 2013). They were then hung at a height ranging from 1 m to 1.5 m.

After collecting the traps, their content was filtered and kept in a 70% ethanol solution. Using a Leica M205C stereomicroscope, the taxa of the Drosophilidae family were identified to the species level using Bächli, Viljoen, Escher, & Saura (2005) identification keys and the collection of standard specimen from the laboratory. *D. suzukii* individuals were sorted and kept in alcohol for further measurements.

#### *Life traits of Drosophila suzukii*

*D. suzukii* individuals were counted, sexed, and divided into three morph categories (Panel et al., 2018). Individuals with a clear yellowish colour except for the last three dark tergites were classified as summer morphs. Individuals with mainly dark tergites but a clear pronotum were classified as intermediate morphs. Finally, individuals with dark tergites and pronotum were classified as winter morphs (Suppl. Mat. 1).

Wing dimensions are often used as an index of body size in *Drosophila* sp. (Huey, 2000; Misra & Reeve, 1964; Sokoloff, 1966). For each trap, the wings of up to 5 males and 5 females *D. suzukii* were measured, if available. To do so, the right wing of the individual was removed and flattened between two microscope slides. Measurements were made with a Leica M205C stereomicroscope equipped with a Leica MC170 HD camera and the software Leica Application Suite, following the protocol used by Gilchrist, Huey, & Serra (2001) on *Drosophila subobscura*. Wing length was measured in two segments along vein IV, L1 (from the base of the fourth longitudinal vein to the posterior cross vein) and L2 (from the posterior cross vein to the distal end of the fourth longitudinal vein). The wing width W, was measured as the distance from the distal end of the fifth longitudinal vein on the trailing edge of the wing to the leading edge in a line perpendicular to the vein III. A wing area index was then calculated using the formula: Wing Index = (L1 + L2) x W.

#### *Plant community measurements*

Around each trap, the composition of the local plant community was measured within a 5 m-radius plot on the day of trap setting in the field. The cover of vascular plant species was estimated for each vegetation layer: herbaceous layer (<1 m), shrub layer (1-8 m), tree layer



(>8 m). If fleshy fruits were present within a 10 m radius, the identity of their species were recorded. Plant species were identified following Lambinon (2004).

#### *Local, landscape and meteorological variables*

The environmental conditions of each trap locality were characterized using a set of local, landscape and meteorological variables. Within each 5 m-radius plots, the cover of tree layer, shrub layer, herbaceous layer, dead wood debris, leaf litter, waste container, river, road, building and trail was estimated (Supp. Mat. 2).

A geographic database was created using a Geographic Information System (GIS; ArcGIS Pro v.2.5, ESRI) to build maps of the landscape surrounding traps. The traps were positioned in the GIS and buffers of 100 m radius around each trap were created for subsequent analyses of landscape composition. This radius was chosen as a previous study showed that *D. suzukii* has a relatively low dispersal capacity, with a daily flight distance below 100 m (Vacas, Primo, Manclús, Montoya, & Navarro-Llopis, 2019) and to correspond to the dimension and spatial configuration of habitats sampled in Amiens city. Moreover, in a previous study, we showed that fruit infestation rates by *D. suzukii* increased with natural habitat cover in a 100 m radius around sampling sites (Ulmer, Couty, Eslin, Gabola, & Chabrierie, 2020). Landscape elements (wood, grass strip, grassland, hedgerow, crop, private garden, building, water, trail, road, bare soil) were extracted from the OSO database (Scientific Centre of Expertise OSO, 2018), updated by field observations and integrated to the GIS database. For each trap, the cumulated area of polygonal elements composing the landscape were then computed in the 100 m buffer.

The daily meteorological data between the first day of the year of trapping (01/01/2018 or 01/01/2019) and the day of trap collection were retrieved from the nearest meteorological station (<https://www.historique-meteo.net/france/>). Daily minimum, mean, and maximum temperatures, as well as precipitation, were extracted for each day from January 1<sup>st</sup>. This allowed us to calculate the following variables from the beginning of the year to the day the traps were collected as well as during the 7 days of trapping: mean daily minimum temperatures, mean daily maximum temperatures, mean of daily mean temperatures, number of frost days, cumulative temperature (degree-days). Degree-days were calculated using a lower threshold of 0°C between January 1<sup>st</sup> and the day of sampling

(Baskerville & Emin, 1969). The baseline value of 0°C is a standard threshold commonly used in insect and plant studies (McNeil et al., 2020; White, Boyd, & Acker, 2012). This threshold is particularly adapted to study the temporal variations of fly populations (Iler et al., 2013) and was also chosen as we observed and captured *D. suzukii* individuals in activity at very low temperature (close to 0°C) during sunny winter days (Ulmer et al., 2022). Mean and cumulative rainfall between January 1<sup>st</sup> and the day of sampling were also calculated.

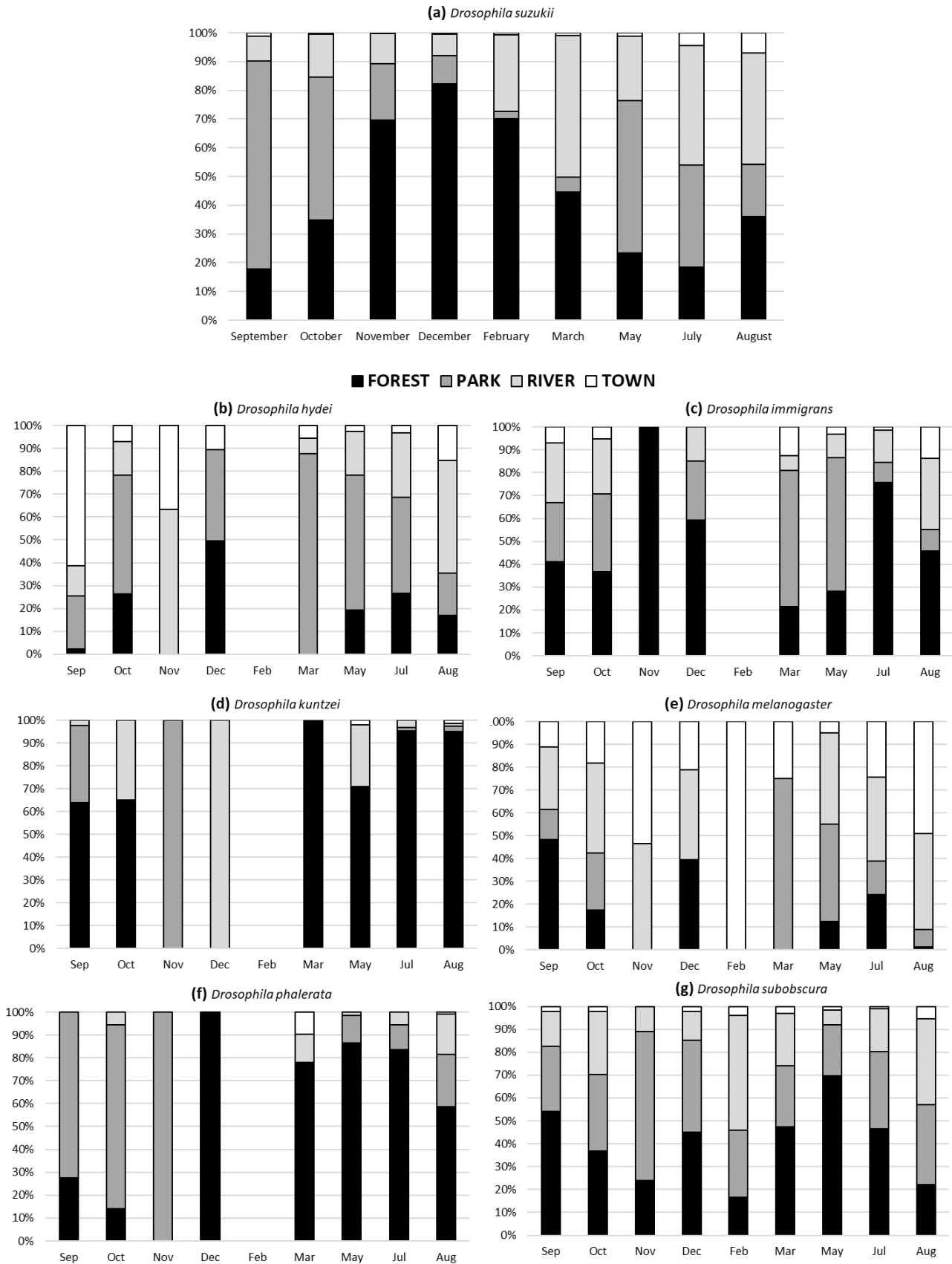
### *Data analyses*

The influence of environmental factors (local biotic and abiotic conditions, landscape composition and meteorological variables; see the list in Supp. Mat. 2) on the species richness of Drosophilidae community (SRdroso), the number of Drosophilidae individuals (ABUNdroso), the number of *D. suzukii* individuals (DSabund), the number of summer (DSEstivale) and dark (DSInt\_Hiver) morphs of *D. suzukii* and the mean wing size of female (WINGfem) and male (WINGmal) *D. suzukii* per trap was tested using general linear models (GLMs). The variables were checked for normality and transformed ( $\log_{10}+1$ ; see Table X GLM) when necessary prior to analyses (Queen, Quinn, & Keough, 2002). To avoid overfitting and for model simplification, only environmental variables the most significantly correlated with response variables (with  $R > 0.2$ , Pearson correlation) were considered in the models. A backward selection of explanatory variables and the Akaike information criterion (AIC) were used to select the most parsimonious model, *i.e.* the most significant model with the lowest AIC. The homoscedasticity of models was checked using biplots of residuals and model predictions. The effect of habitat on  $\log_{10}+1$ -transformed Drosophilidae species richness and abundance was examined using mixed models (GLMMs) with habitat as explanatory factor (4 categories: forest, park, river side, town center). In these models, the sampling month was introduced as a random effect term to account for the effect of seasonal sampling. The differences in wing size of *D. suzukii* individuals between morphs were assessed using ANOVA. Post-hoc comparisons of means were performed using Tukey's honestly significant difference (HSD) test.

Multivariate analyses were used to examine the influence of environment on Drosophilidae species composition following the general recommendations of McCune & Grace (2002). First, a detrended correspondence analysis (DCA) (Hill & Gauch, 1980) was ran on Drosophilidae species frequency matrix (482 traps x 25 Drosophilidae species) to decide

(on the basis of the gradient lengths depicted by DCA axes) whether the linear or unimodal model was more appropriate in the subsequent multivariate analyses. Sampling plots with no Drosophilidae species in the trap were not considered in the species matrix (*i.e.* 44 traps out of the 526 were removed from the analysis) and the Drosophilidae species matrix was  $\log_{10}+1$ -transformed prior to analyses so as to decrease the influence of extremely large numbers of individuals (Baar & ter Braak, 1996). DCA results on species matrix showed short gradients (< 4 S.D.), suggesting that an ordination technique based on the linear model, such as redundancy analysis (RDA), could be used (Jongman, Braak, & Tongeren, 1995). On the basis of these results, a RDA of Drosophilidae species matrix (482 traps x 25 Drosophilidae species), constrained by environmental variables (482 plots x 31 environmental variables) was performed to examine the response of Drosophilidae species composition to environment. To avoid multicollinearity among the numerous meteorological variables, only cumulative temperature (TEMCUM), cumulative precipitation (CUMRAIN) and number of frost days (NFROST) measured at the year scale and during the week of sampling were considered in the RDA. The statistical significance of the ordering axes of the RDA was verified through 999 Monte Carlo permutations (Legendre & Legendre, 2012). The first axis of the RDA was rotated by *D. suzukii* frequency in order to improve ease of interpretation of the constellation of plot and environmental gradients from the angle of the dominance of *D. suzukii* (Peck, 2016). Finally, a second RDA was processed to assess the relationships between Drosophilidae species community (374 traps x 25 Drosophilidae species) and vascular plant species community (374 plots x 132 plant species from three vegetation strata), following the same procedure as above. In this last RDA, plots from the town center with no spontaneous plant community and other plots with no plant species were not considered and plant species present in less than 2% of the sampling plots were removed from the matrix prior to analysis. To identify plant species indicator of the presence of *D. suzukii* along seasons, for each sampling date, Spearman correlations were calculated between the abundance of *D. suzukii* in traps and the cover of the plant species selected in the last RDA (*i.e.* plant species present in more than 2% of the sampling plots).

Univariate analyses were performed with IBM-SPSSv.24.0 (IBM, Armonk, NY, USA) and multivariate ones with PC-ORD v.7.03 (McCune & Mefford, 2016).



**Figure 2:** Seasonal distribution of individuals of the most abundant *Drosophilidae* species among the different urban habitats.

## Results

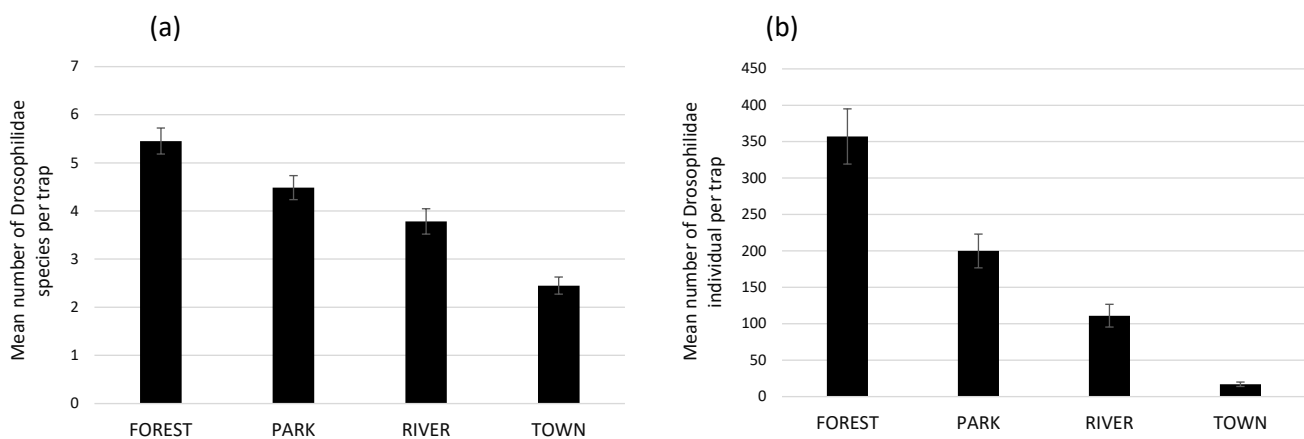
### *Drosophilidae species abundance and richness*

A total of 91397 individuals belonging to 25 Drosophilidae species were collected in 526 traps (Table 1a). Drosophilidae community was largely dominated by two species, *Drosophila subobscura* (45.33% of the individuals, a mean of 78.77 individuals per trap) and *Drosophila sukuzii* (38.35%, 66.61 individuals per trap). These species sometimes displayed a very high local population abundance, with a maximum of 2422 and 1565 individuals of *D. subobscura* and *D. sukuzii*, respectively, counted in a single trap. Only four other Drosophilidae species, *Drosophila immigrans*, *Drosophila kuntzei*, *Drosophila phalerata* and *Drosophila melanogaster*, reached values of relative abundance above 1% of the total individuals of the study.

The distribution patterns of Drosophilidae species were contrasted between habitats and seasons. *D. subobscura* and *D. sukuzii*, were more represented in urban forest with respective means of 166.14 and 117.16 individuals per trap (Table 1b) than in the other habitats. *D. subobscura* was permanently present in forest and park but showed population peaks in these wooded habitat mainly in spring and autumn (Figure 2). *D. sukuzii* mainly occurred in urban parks in autumn, took refuge in the forest during the cold season from November to March, and used riversides in spring and summer (Figure 2). Urban forest was also the preferred habitat of *Drosophila kuntzei*, *Drosophila immigrans*, *Drosophila phalerata*. *Drosophila phalerata* left the forest for river sides from September to November. *Drosophila melanogaster* was the most represented along river sides and in town centre and *Drosophila hydei* in urban parks (Table 1b).

Drosophilidae species richness averaged  $4.06 \pm 0.13$  species per trap in the whole study (n=526 traps) and was significantly different between habitats ( $F = 72.496$ ;  $p < 0.001$  between pairs of habitat) with a maximum in forest habitat and a minimum in the town centre (Figure 3a). A similar variation pattern was observed for Drosophilidae abundance (mean =  $173.76 \pm 13.20$  individuals per trap) with a decreasing number of Drosophilidae individual following the urbanization gradient, from the most natural to the most anthropized habitats ( $F = 39.062$ ;  $p < 0.001$  between habitats; Figure 3b). Numerous environmental variables influenced Drosophilidae species abundance and diversity (GLMs, Table 2).

Drosophilidae species richness increased with local cover of tree and shrub and decreased with local building density, water in the surrounding landscape and extremely low temperature during the sampling week. The total abundance of Drosophilidae individuals in traps increased with variables related to natural habitats, such as tree and shrub species richness, shrub cover and wood debris, and decreased with urbanization (BUILD, loRoad) and frost events. The abundance of *D. sukuzii* followed this trend, increasing with local shrub cover and wood debris and with wood cover at the landscape scale, while decreasing with road and building density. It should be noted that the number of fruit-bearing plant species (NFRUIT) surrounding traps promoted *D. sukuzii* populations. Cumulated rain during the sampling week reduced the number of *D. sukuzii* individual, while high temperatures were favourable to their abundance in the traps.



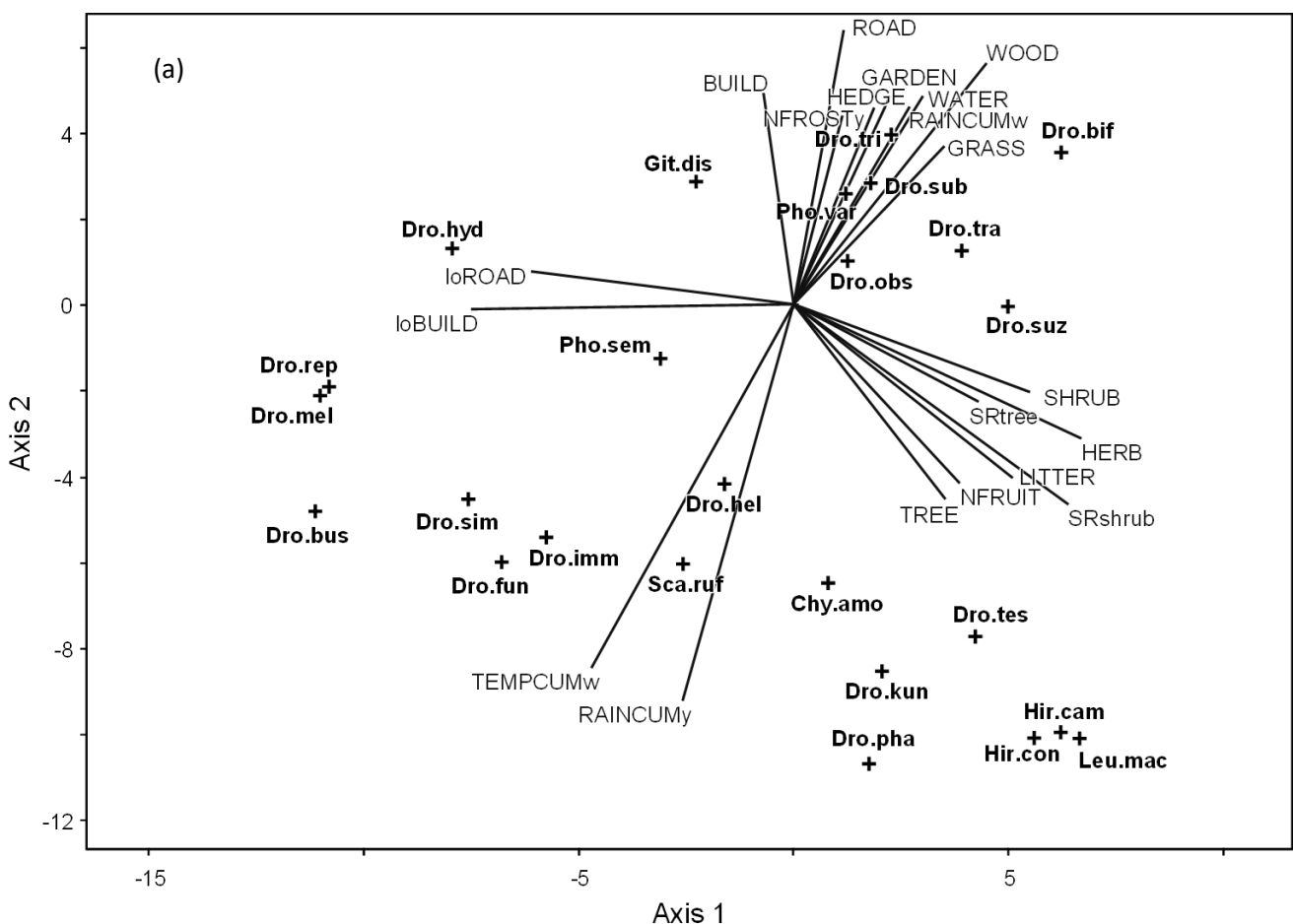
**Figure 3:** Mean Drosophilidae species richness (a) and abundance (b) per trap ( $\pm$ SE) in the four urban habitats sampled. Forest: n = 135, park: n = 134, river side: n = 128, town centre: n = 129. Significant differences were found in Drosophilidae species richness ( $F = 72.496$ ;  $p < 0.001$  between pairs of habitat) and abundance ( $F = 39.062$ ;  $p < 0.001$ ) between habitats.

#### *Effect of environment on Drosophilidae species composition*

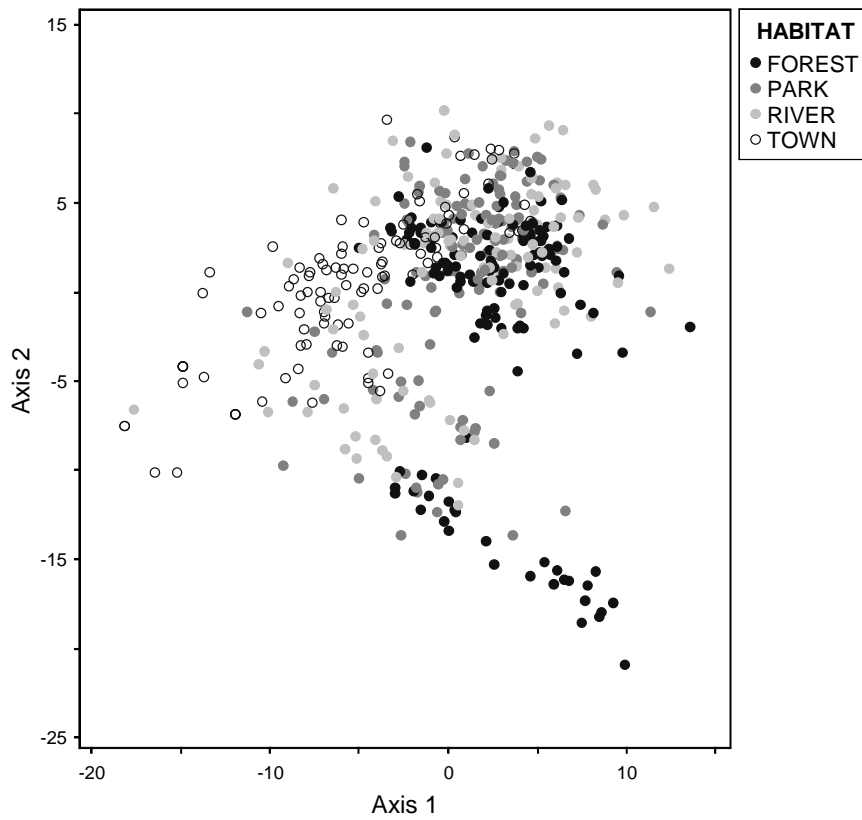
In the redundancy analysis (RDA) coupling environment and drosophilidae species matrices (Figure 4), the eigenvalues of the first two ordering axes explained 38.4% of the data variance (axis 1 = 22.5%, axis 2 = 15.9%, Monte Carlo test:  $p \leq 0.05$ ). In the ordination diagrams, the plots formed groups according to habitat (Figure 4b) and season (Figure 4c). Axis1 opposed samples from the town centre (empty circles) located toward the negative pole of the axis to the other samples (Figure 4b). The traps from the town centre were associated with high local

road and building covers (variables loROAD and loBUILD, Figure 4a) and with the species *Drosophila melanogaster*, *Drosophila repleta*, *Drosophila busckii* and *Drosophila hydei*. Traps located in most densely wooded areas (SRTree, SHRUB, LITTER, TREE) and surrounded by fruits (NFRUIT) were associated with *Drosophila suzukii* toward the positive pole of axis 1. Axis 2 separated traps sampled in the summer period with negative values on this axis (Figure 4c) from winter and spring samples with positive values. Most of drosophilidae species were mainly associated with summer samples (*Drosophila phalerata*, *Drosophila kuntzei*, *Drosophila funebris*, *Drosophila immigrans*, Figure 4a), while only few species (*Drosophila tristis*, *Drosophila subobscura*) responded positively to frost and rain conditions (NFROTS, RAINCUMw), two meteorological characteristics typical of the winter season (see meteorological conditions recorded during the sampling periods, Supp. Mat. 2:).

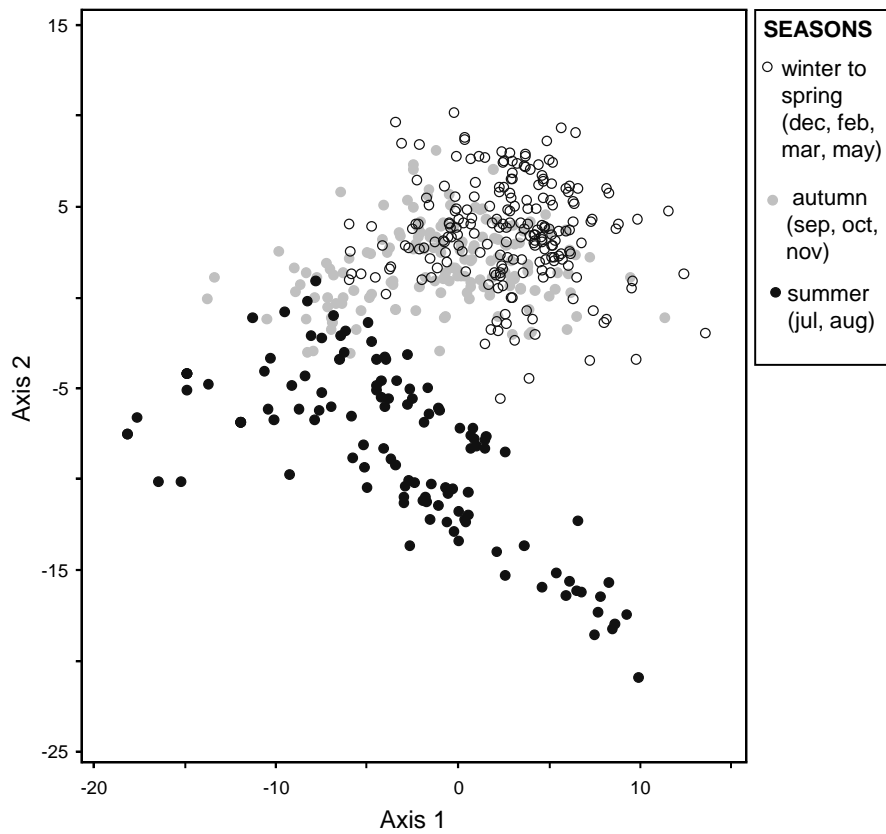
**Figure 4:** Redundancy analysis (RDA) coupling environment and Drosophilidae species matrices. (a) Diagram of Drosophilidae species (lowercase letters) and environmental variables (capital letters), (b) Diagram of plots grouped by habitats and (c) grouped by seasons. Only the most significant environmental variables are shown (cutoff  $r^2$  value = 0.1).



(b)

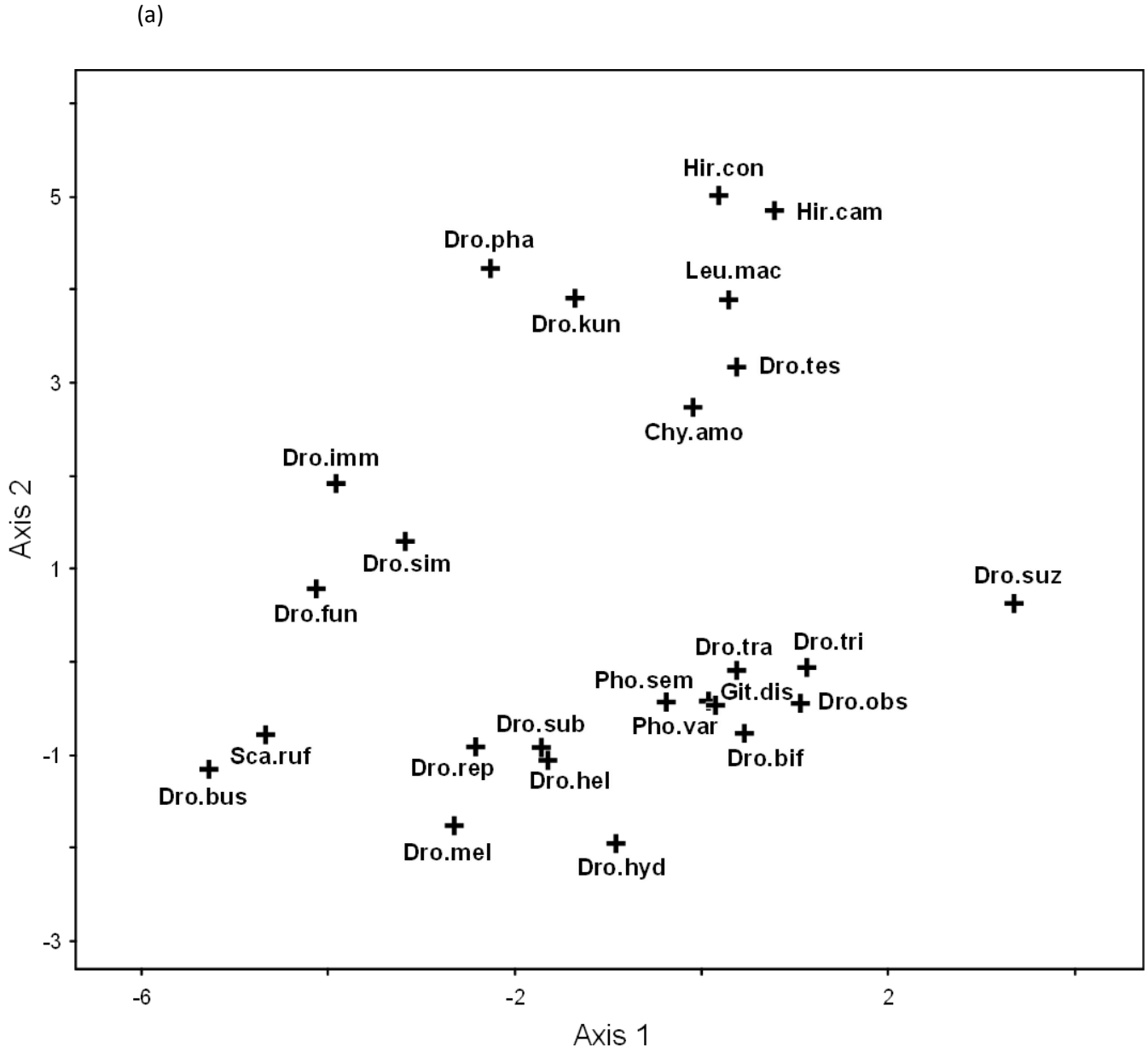


(c)





**Figure 5:** Redundancy analysis (RDA) coupling plant and Drosophilidae species matrices. (a) Diagram of Drosophilidae species, (b) Diagram of plant species. Only the most significant environmental variables are shown (cutoff  $r^2$  value = 0.1).





### *Relationships between plant and Drosophilidae communities*

In the RDA examining the relationships between plant and Drosophilidae communities (Figure 5), axis1 captured 16.4% of the variance of the data set, while axis2 captured 10.1% of the variance (eigenvalues of the first two ordering axes:26.5%; Monte Carlo test:  $p \leq 0.05$ ). The negative part of axis 1 was characterized by a group of Drosophilidae species (*Drosophila busckii*, *Scaptodrosophila rufifrons*, *Drosophila funebris*, *Drosophila immigrans*, *Drosophila simulans*, Figure 5a) associated with relatively open habitats (park and river side, Figure 5c) characterized by grasses (*Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*), plants indicator of disturbed soil (*Polygonum aviculare*, *Plantago major*, growing on bare and trampled soil of paths), ornamental and planted trees (*Prunus laurocerasus*, *Malus sylvestris*) and wetland plant species (*Salix alba*, *Populus* sp., *Agrostis stolonifera*, Figure 5b). Isolated at the positive pole of axis 1 (Figure 5a), *Drosophila suzukii* was associated with open forest habitats colonized by the liana *Hedera helix* climbing on shrubs and trees (Hed.helS and Hed.helT in Figure 5b) and characterized by a dense shrub layer hosting numerous saplings (*Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, *Viburnum lantana*) and common forest herbs (*Geum urbanum*, *Carex sylvatica*). The second ordination axis isolated a large group of Drosophilidae species on its negative part (incl. *Drosophila hydei*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila subobscura*, *Drosophila bifasciata*, *Drosophila tristis*, Figure 5a) associated with grassland plant species (*Arrhenatherum eliatum*, *Poa trivialis*), some of them showing adaptation to mowing (rosette, stoloniferous and prostrated plants: *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Bellis perennis*, *Trifolium repens*) or to soil disturbances (annual plants: *Poa annua*, *Stellaria media*), and with a group of nitrophilous plants (*Urtica dioica*, *Galium aparine*, *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum spondylium*, Figure 5b). The Drosophilidae species grouped toward the positive pole of axis 2 (*Hirtodrosophila confusa*, *H. cameraria*, *Drosophila phalerata*, *Drosophila kuntzei*, *Chymomyza amoena*) were associated with closed forest habitats dominated by *Acer pseudoplatanus* in the tree layer, *Crataegus monogyna* and *Sambucus nigra* in the shrub layer and characterized by a herb layer colonized by brambles (*Rubus caesius*, *R. fruticosus*) under which a dense carpet of creeping *Hedera helix* (a shade tolerant species) was spreading.

The Spearman correlations between the abundance of *Drosophila suzukii* and the cover of plant species significantly varied between seasons (Table 3a). The abundance of

*Drosophila suzukii* was strongly and positively correlated with *Acer pseudoplatanus* trees (Ace.pseT) during the major part of the year and with *Acer pseudoplatanus* in shrub and herb layers only during the cold periods from October to March. *Drosophila suzukii* also took refuge in sites with a large canopy of the liana *Hedera helix* climbing on trees and shrubs (Hed.helT, Hed.helS) or spreading on the ground (Hed.helH) during the cold months from November to March and also in summer (Hed.helT and Hed.helS in August). Several other forest herbs forming evergreen tussocks or rosettes (*Carex sylvatica*, *Geum urbanum*) and shrubs with a branchy canopy (*Crataegus monogyna*, *Ribes rubrum*, *Sambucus nigra*, *Ulmus minor*) attracted the fly during the cold season. For some plant species, the cover was significantly correlated with the fly abundance only during their flowering period (vernal geophytes: *Arum maculatum*, *Ranunculus ficaria*) or their fruiting period (*Cornus sanguinea*, *Rubus fruticosus*). The bramble *Rubus caesius* attracted the fly both in the cold seasons and during its fruiting period.

Numerous plant species were negatively correlated with the abundance of *Drosophila suzukii* (Table 3b). *Drosophila suzukii* avoided plant species typical of open habitat such as grassland species (grasses: *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*), species indicator of mowing and/or trampling (rosette or stoloniferous species: *Bellis perennis*, *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*), disturbed soils (therophytes: *Capsella bursa-pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Conyza canadensis*, *Lapsana communis*, *Mercurialis annua*, *Poa annua*, *Stellaria media*, *Veronica persica*), nutrient-rich soils (nitrophilous/ruderal species: *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Galium aparine*, *Heracleum sphondylium*, *Urtica dioica*) and wetlands (*Agrostis stolonifera*, *Angelica sylvestris*, *Carex acutiformis*, *C. hirta*, *Populus* sp., *Salix* sp.).

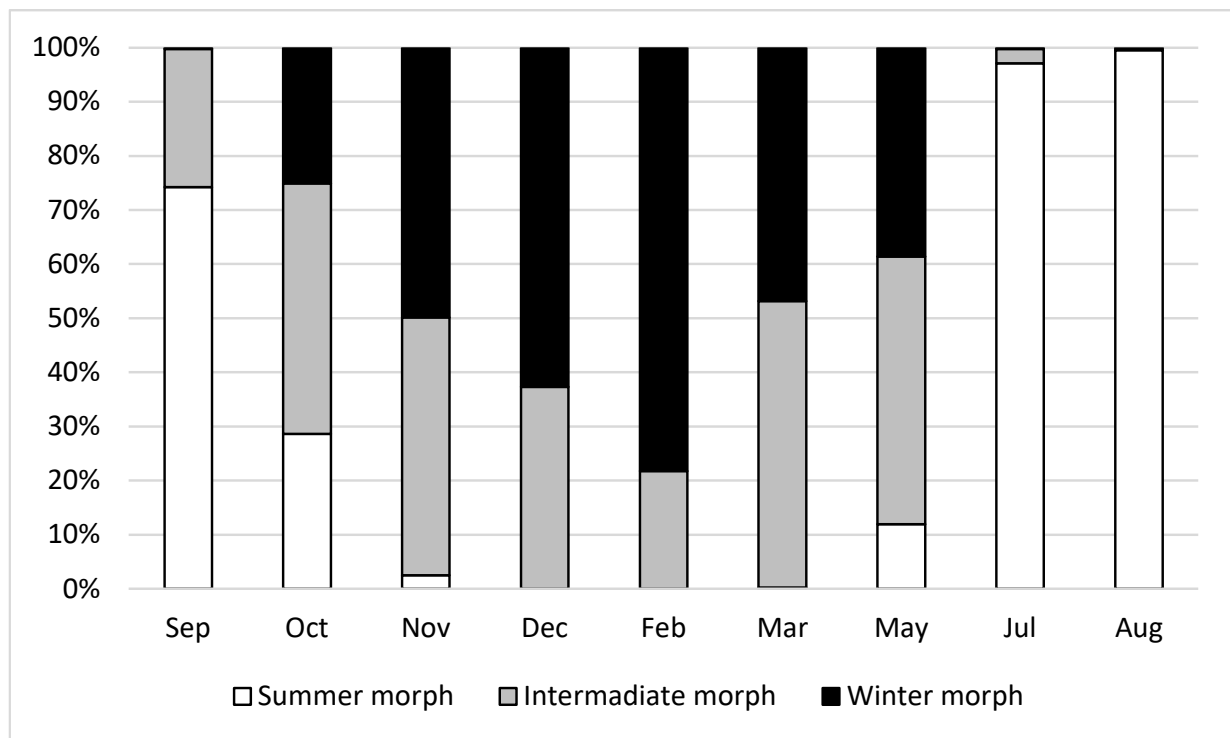
#### *Seasonal variations in Drosophila suzukii traits*

The proportions of summer, intermediate and winter morphs of *D. suzukii* showed continuous and gradual variations along the year (Figure 6). Summer morphs appeared in May and disappeared after November with a peak in July and August. Winter morphs were observed from October to May with a maximum in February. Several centimetres of snow were covering the ground during the sampling week of February and *D. suzukii* was still

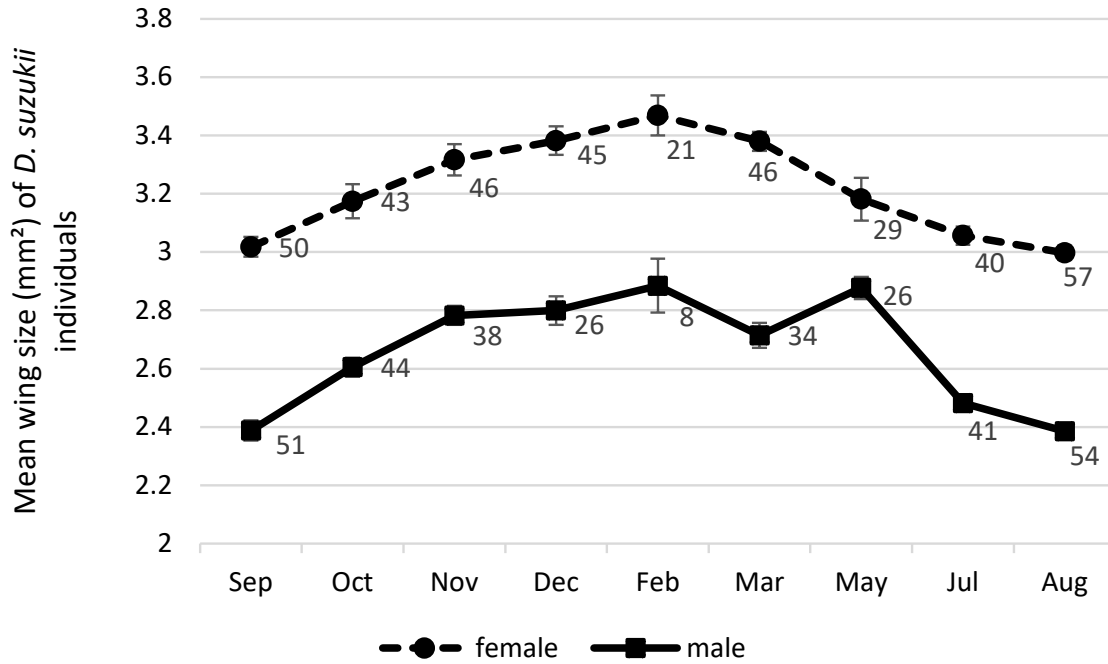
present in the traps; individuals were even observed walking in patches of sun light on tree trunks and flying around the traps in forest habitat.

The abundance of summer and dark morphs of *D. suzukii* responded to different environmental variables in GLMs (Table 2). The abundance of summer morph individuals increased with shrub cover, species richness in fleshy fruit-bearing plant and high temperature and decreased with local building density. Dark morph (=intermediate + winter morph) was promoted by wood and garden cover in the landscape, local shrub and wood debris cover, frost events and was negatively affected by local building density.

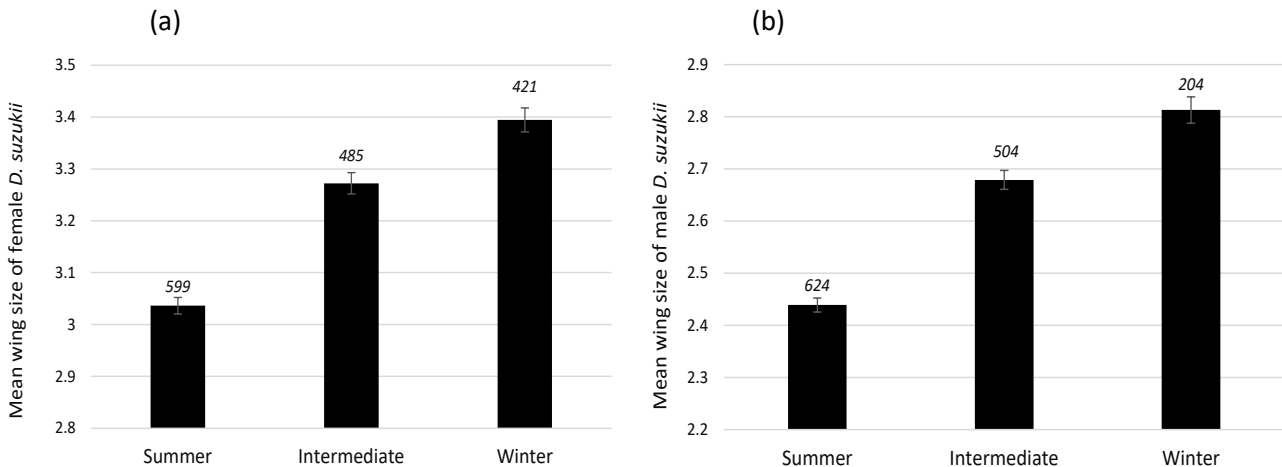
The wing size of female and male *D. suzukii* both increased during the cold season and decreased in summer, showing a bell-shaped curve along the year (Figure 7). The wing size of males (mean =  $2.587 \pm 0.011$  mm<sup>2</sup>, n = 1332) were lower compared to females (mean =  $3.212 \pm 0.012$  mm<sup>2</sup>, n = 1505). The wing size was also significantly different between morph categories and increased from summer to intermediate and winter morphs (Figure 8) in females (F = 90.456, p < 0.001, ddl = 2) and males (F = 104.159, p < 0.001, ddl = 2). Very few environmental variables were found to explain these variations in GLMs (Table 2). The wing size of both females and males decreased with high temperature during the sampling week. Only tree species richness was positively related to male wing size.



**Figure 6:** Proportions of *Drosophila suzukii* morphs along a year.



**Figure 7:** Mean wing sizes ( $\pm$  SE) variation of female and male *Drosophila sukuzii* during a year. The number of traps used for wing trait measurements is indicated next to the corresponding dots on the graph. In each trap, between one and 5 individuals (depending on their availability and conservation state) were measured for each sex. Total measured individuals: 1505 females in 377 traps and 1332 males in 322 traps.



**Figure 8:** Differences in wing sizes ( $\pm$  SE, in mm<sup>2</sup>) between morph categories (summer, intermediate and winter morphs) of *Drosophila sukuzii* females (a) and males (b). The number of individuals used for wing trait measurements is indicated in italic above histograms. The wing size was significantly different between morph categories in females ( $F = 90.456$ ,  $p < 0.001$ ,  $ddl = 2$ ) and males ( $F = 104.159$ ,  $p < 0.001$ ,  $ddl = 2$ ).

## Discussion

The present study sheds light on the role of local and landscape factors shaping the diversity and composition of a Drosophilidae community invaded by *Drosophila suzukii* in a urban environment. We found that (i) Drosophilidae species richness and abundance were negatively impacted by urbanization and the degree of habitat anthropization, (ii) two species, including *D. suzukii*, dominated the Drosophilidae community, (iii) Drosophilidae species differed in their response to urbanization and environmental variables, (iv) seasonal variations in meteorological variables were major factors driving community composition and richness, (v) *D. suzukii* moved between habitats and between plant species according to seasons and (vi) *D. suzukii* showed contrasted traits between cold and hot periods.

### *Drivers of Drosophilidae species richness and abundance in urban environment*

Insect species richness and abundance are commonly described as the result of an equilibrium between the effects of local and landscape variables (Adams et al., 2020; Picchi, Bocci, Petacchi, & Entling, 2016; Shackelford et al., 2013), local variables having generally a stronger effect on diversity during overwintering (Sarhou, Badoz, Vaissière, Chevallier, & Rusch, 2014). In this study, we showed that Drosophilidae species richness and abundance abruptly declined along the urbanization gradient, from the most natural habitats to the town center. Thus, these two diversity metrics could be used as valuable indicators of habitat degradation associated with urbanization. This is particularly true for Drosophilidae abundance which is a metric easy to acquire and could therefore be an affordable and reliable assessment tool.

Behind this urbanization gradient negatively impacting Drosophilidae species richness and abundance, a set of environmental variables were involved both at local and landscape scales. Drosophilidae species richness was negatively affected by the density of building in the very close vicinity of the trap, while it increased with shrub and tree covers. The predominance of impervious surfaces at the expense of vegetated ones reduces the opportunity for arthropods to find trophic resources, reproduction sites and shelters (Fenoglio, Rossetti, & Videla, 2020). The atmospheric pollution associated with urbanization has also been demonstrated to cause significant genetic damage in *Drosophila melanogaster* (de Santana et

al., 2018) and may be another component of the urban hostility for this taxonomic group. Drosophilidae abundance followed the same pattern as species richness, decreasing with local building and road density and increasing with shrub cover. Nevertheless, Drosophilidae abundance was also sensitive to plant species richness in shrub and tree layers. These two vegetation layers generally harbor several fleshy-fruited host plants (*Ribes rubrum*, *Rubus fruticosus*, *R. caesius*, *Sambucus nigra*, *Prunus* sp., etc.) and varied plant families of which the diversity subsequently increases the diversity of potential feeding and breeding substrates for drosophila, *i.e.* nectars and fruits, two major elements of drosophila diets (Poyet et al., 2015; Tochen, Walton, & Lee, 2016). Wood debris also promoted Drosophilidae abundance in our study. Dead trees and decaying branches host many fungus sporophytes consumed by drosophila (Kearney, 1983; Shorrocks & Charlesworth, 1980). Wood debris can also serve as microrefugia as it contains a labyrinthic network of holes and galleries commonly used by a wide range of insects (Sandström et al., 2019).

At the landscape scale, Drosophilidae abundance decreased with the proportion of buildings. The dominance of buildings in the landscape increases the physical isolation of patches of natural habitats in a hostile matrix in accordance with the theory of island biogeography (MacArthur & Wilson, 1967) applied to urban terrestrial habitats (Bode & Maciejewski, 2014; Fattorini, Mantoni, Simoni, & Galassi, 2018). This mineral urban matrix composed of asphalt and concrete is a desert devoid of food and shelter for most insect species that may impede their movement (Bode & Maciejewski, 2014) and limit the connectivity between wooded patches (Beninde et al., 2015). The cover of water body also increased the proportion of hostile mineral element in the landscape, contributing to the decrease in Drosophilidae abundance and richness in the study.

### *Community composition*

The Drosophilidae community was largely dominated by two species, the native *D. subobscura* and the invasive pest *D. sukukii*, in the present study. *D. sukukii* was the second dominant Drosophilidae species, whatever the habitat considered (Table 1b). Thus, urban areas and their mosaic of habitat clearly play a role of reservoir of *D. sukukii* and may become a potential source of infestation to nearby agricultural fields. This dominance of *D. subobscura* and *D. sukukii* in the Drosophilidae community is consistent with several other works



conducted in France, in vineyards (Delbac et al., 2020) and in large and ancient forest (Poyet et al., 2014). An exotic species integrating a native community may have negative, neutral or positive influences on resident species. A question then arises: how these two dominant species successfully coexist over the course of a year? Niche partitioning in terms of resource requirements and temporal use could help explaining this durable coexistence. The first dominant species *D. subobscura* is known to have no impact on the oviposition activity of *D. suzukii* (i.e. a neutral effect, Ulmer, Couty, Eslin, & Chabrerie, 2021) and the two *Drosophila* are complementary species in the use of trophic resources (Poyet et al., 2014): *D. suzukii* pierces the skin of ripening fruits hanging on trees, and creates scars on them, enabling pathogens to enter the fruit and make it rot and fall prematurely. This benefits *D. subobscura* females that lay their eggs on rotting fruits felt on the soil after their infestation by *D. suzukii* (Poyet et al., 2014). This facilitation process through temporal partitioning of their larval trophic niche may explain the success of their coexistence (Atkinson, 1979; Nunney, 1990) and their shared dominance in the flying adult community in the aerial compartment of the ecosystem.

In the present study, landscape and local variables had strong effects on *Drosophilidae* community composition, but different effects on different taxa. This phenomenon of divergent responses of taxa to urbanisation have already been reported in other groups of insects (Persson, Ekroos, Olsson, & Smith, 2020). The large majority of *Drosophilidae* species preferred urban forest and park habitats in the landscape and thus positively responded to natural elements at local scale (litter cover, covers of the three vegetation layers, diversity of fruiting plants). Only *Drosophila melanogaster* was more abundant in town center and in other sites dominated by buildings and roads. The preference of *D. melanogaster* for urbanized environments had already been observed by Avondet, Blair, Berg, & Ebbert (2003) who mostly trapped the species in the business district and apartments. *D. melanogaster* is maybe the most commensal *Drosophila* of human; the disappearance of the wild behaviour (to domestic behaviour) in its world population could date back more than 10 millennia (Lachaise & Silvain, 2004). Although *D. suzukii* was highly associated with natural features and in particular wooded elements of the landscape, it remained the second most abundant species in the town centre. Given the recent nature of its invasion and association with human productions, habitats, and traffic axes, this invasive species could also be on the way to domestication.

### *Meteorological variables*

Meteorological patterns that determine seasons along the year were major factors driving variations in Drosophilidae community richness and composition in our study. The number of frost days and the minimum temperature reached during the week of sampling negatively affected the richness of Drosophilidae species trapped; the number of frost days also affecting their abundance. This reduction of activity with decreasing temperature is well known in flying insects (Welti et al., 2022) and particularly in drosophila species of which population fluctuations (Ørsted, Lye, Umina, & Maino, 2021) and oviposition frequency (Zerulla, Augel, & Zebitz, 2017) are highly sensitive to thermal extremes. Variations in temperature and precipitation also explained the second gradient of Drosophilidae community composition in multivariate analyses. Most species were abundant during the hottest weeks (*Drosophila immigrans*, *D. phalerata*, *D. kuntzei*, *Chymomyza amoena*, etc.) and only a few species were associated with frost days and weekly precipitations (*Drosophila tristis*, *D. subobscura*, *D. bifasciata*). This seasonal organization of the activity of these two functional groups of Drosophilidae may favor their temporal complementarity in the use of resources and reduce competition (Nunney, 1990). Indeed, a higher quantity of fresh food sources or oviposition sites (nectar, sap, fruit) is available in the warmest seasons up to early autumn but this food has to be shared between a high number of competing *Drosophila* species. The second group of species occurring mainly in winter and mid-seasons, including *D. subobscura* of which larvae are known to be poor competitors (Budnik & Brncic, 1983) and feeding from rotting organic matter and mushrooms (Shorrocks & Bingley, 1994), may escape pre-imago competition with the major pool of congeneric species.

### *Drosophila suzukii ecological cycle in urban environment*

The description of chronological relationships between *Drosophila suzukii* populations and habitats, environmental variables and plant species for a whole year allowed us to reconstruct its ecological and seasonal cycle in urban area. A major observation was that *D. suzukii* was moving from one habitat to another between seasons to find resources for feeding or ovipositing and shelters for overwintering or escaping summer heats.

In spring, *D. suzukii* was associated with a set of flowering plants present in urban forest and park. These spring blossoms may provide a food source for *D. suzukii* (Tochen et al., 2016) in habitats that are generally devoid of fruits at this period of the year (Poyet et al., 2015). Floral nectars are rich in sugars (Nicolson & Thornburg, 2007) and contribute to *D. suzukii* survival in laboratory condition (Tochen et al., 2016) and probably in the field (Poyet et al., 2015; Wiman et al., 2016). From early spring to the end of summer, *D. suzukii* frequented riversides. Here, the fly may benefit from the cooling effect of water streams in urban areas (Murakawa et al., 1991) and the higher atmospheric humidity they produce, as the fly is very sensitive to dryness (Eben, Reifenrath, Briem, Pink, & Vogt, 2018). Maceda-Veiga et al. (2021) also found a positive correlation between *D. suzukii* populations and the proximity of river streams in the hot season. In the summer period, *D. suzukii* continued to shelter under the canopy of *Acer pseudoplanus* shrubs, trees and the liana *Hedera helix*, probably to prevent from heat waves that are detrimental to its fertility (Green, Moore, & Sial, 2019). Indeed, the understory vegetation of forest habitats of the region is known to reduce extreme hot summer temperatures compared to forest outside (Graae et al., 2012). In summer and first part of autumn, *D. suzukii* was associated with fruiting plants. Indeed, the peak of host fruit diversity is reached in October in the region of Amiens (Poyet et al., 2015). From November to March, *D. suzukii* took refugia in forest for overwintering and in particular in sites with a dense cover of brambles and shrubs, and also and dead wood fragments on the ground. The fly was even trapped and observed in activity in this forest habitat in a sunny week of February when the ground was covered by several centimetres of snow and the maximum temperatures recorded in the week didn't exceed 6°C and the minimum temperatures reached -5°C (mean week temperature = 1.3°C). Active *D. suzukii* were also observed under low temperature conditions in the South of France (Ulmer et al., 2022) suggesting that its low thermal thresholds are probably overestimated. Beyond this chronological organisation of *D. suzukii* along seasons, urbanization (through local density of road and building) remained the major factor negatively affecting the abundance of *D. suzukii* while the cover of wooded habitat was the main landscape-scale variable promoting its populations. As for many other insect species, these isolated wooded elements probably act as stepping stone islands (Be, Chase, & Brockerhoff, 2017) aiding spread and persistence of the fly through the landscape.

Wing size and body pigmentation in insects are two traits commonly used to assess their fitness and explain their adaptation to varying environmental conditions (Crill, Huey, & Gilchrist, 1996; Gilchrist & Huey, 2004). Wing size is often used as a proxy of body size and even sometimes body weight (Abbott, Bedhomme, & Chippindale, 2010; Cavicchi, Guerra, Giorgi, & Pezzoli, 1985). In the present study, wing size of *D. suzukii* was higher during cold periods. This result is congruent with the ecological generalizations of the rules of Bergmann and Rensch (Bergmann 1847; Rensch 1938) applied at the intra-specific level (Meiri, 2011). Differences in size are mediated by differences in development times, with a larger body developing for a proportionately longer time. In arthropods, and particularly among *Drosophila* species, development time increases with lower temperature (Schlesener et al., 2020), explaining the negative correlation between temperature and body size (Jalal, Andersen, & Hessen, 2015) and why larger individuals are found at higher latitudes, elevations or in colder climates, or even, as it is our case here, in the colder seasons. In our study, *D. suzukii* larvae developing in fruits in October or November and producing imago emerging a few weeks before winter, experienced lower temperature than summer larvae. Traits variation are generally related to variation in functionality, and thus wing plasticity may possibility have an adaptive value. In the study of Fraimout et al. (2018), developmental temperature was found to affect wing morphology and consequently flight performances (speed and acceleration) in *D. suzukii*, the fastest flies being found at the lowest temperature. Winter flies should be able to move rapidly from a site to another, should avoid spending too much time flying in cold weather and finally should spare energy. In the present study, wing size of *D. suzukii* was larger in female individuals than in male individuals. The size difference observed between male and female is consistent with the sexual dimorphism usually reported in Diptera (Reis, Siomava, Wimmer, & Posnien, 2021). This could be explained by a fundamental difference in the way males and females manage their energy budget. Wing size may be the result of selection toward sex-specific fitness optima (Sztepanacz & Houle, 2021). In contrast, for one sex, several studies suggest that natural variation in wing size is caused by a combination of genetic and environmental factors. Indeed, an increase of wing size with lower temperatures has been observed on vinegar flies for both sexes (Fraimout et al., 2018; Hoffmann, Sørensen, & Loeschcke, 2003; Jardeleza, Koch, Pearse, Ghambor, & Hufbauer, 2022; Koch et al., 2020). It has been suggested that this increase in wing size observed in *D.*

*suzukii* winter morphs, in winter conditions, could be related to scarcer resources (mate, food) involving longer flight times (Jardeleza et al., 2022). Wing shape has also been shown to vary in *D. suzukii* depending on the species of its host plant during larval development, as demonstrated by Pajač Živković et al. (2018) who observed narrower wings in flies grown in strawberries and wider wings in for flies grown in grapes. The different types of fruits available in the different seasons could therefore have also influenced the wing size of *D. suzukii* morphs.

Darker cuticle pigmentation has been hypothesized to be involved in thermoregulation of ectotherms in cold environments, resulting in increased ultraviolet absorption and increased ability to warm up (Trullas, van Wyk, & Spotila, 2007). Shearer et al. (2016) showed that laboratory-simulated winter-like photoperiod and temperature conditions induced higher levels of melanization and larger wing size in *D. suzukii* and that these physiological characters were associated with an increase in cold-tolerance. As we found that wood areas represented possible refuges for *D. suzukii* in the winter, one could also hypothesize that darker winter morphs may benefit the flies in terms of camouflage in areas dominated by dead wood and decomposing leaves.

#### *Toward the use of ecological indicators to manage D. suzukii populations*

Knowing where and when *D. suzukii* is present in habitats is essential for designing management strategies of the pest. In the field, several easy-to-measure variables related to ecosystem composition (identity and abundance of plant species), structure (cover of vegetation layers) or functioning (litter, dead wood debris) can be used as ecological indicators of the presence of the fly. Once the risk is evaluated in the field, a subsequent step in the strategy of *D. suzukii* control could consist, for example, in managing the expansion of plants sheltering or feeding the fly at the appropriate moment of the year.

Among the wide set of plant species recorded in the study, the liana *Hedera helix* (ivy) was one of the most strongly associated with the presence of *D. suzukii*. The fly sheltered in sites with dense canopy of *H. helix* during periods of the most extreme temperatures in both winter and summer. *H. helix* is also known to produce a large amount of nectar in autumn (Timberlake, Vaughan, Baude, & Memmott, 2021) that can help *D. suzukii* to prepare to the

cold season (Poyet et al., 2015). Moreover, Grassi et al. (2018) also found that ivy berries can serve as an alternative but suboptimal non-crop host during the late dormant period of the fly. Thus, this plant may contribute to fulfil three major vital functions for the fly by providing shelter, food and breeding substrate. *H. helix* is considered as one of the most aggressive native plant species that may impact the plant richness of native woodlands by becoming 'over-dominant' (Marrs et al., 2013). Its abundance significantly increased in European forests during the last 50 years, as a consequence of temperature increase and a reduction in severe frost events accompanying climate change (Heinrichs & Schmidt, 2015). As a consequence, this liana is likely to become more and more influential on the persistence of *D. suzukii* through time with climate change. A better management of *H. helix* expansion (often neglected) appears to be primordial in urban areas, in particular to reduce the number of overwintering microsites available to *D. suzukii*. Other plants attracted the fly during overwintering and hot periods and played a similar role as ivy did. It is the case of brambles (*Rubus* sp.) and young saplings and shrubs of *Acer pseudoplatanus*. In general, a dense shrub layer, whatever its species composition, was a good indicator of the presence of *D. suzukii*.

Plant communities containing fleshy-fruited plants providing food and oviposition sites to *D. suzukii* in summer and early autumn are also key elements in the persistence of the fly in urban areas. Nevertheless, the fruits of these plants also feed a diversified community of birds (Pesotskaya, Chaplygina, Shupova, & Kratenko, 2020) and mammals (Godó, Valkó, Borza, & Deák, 2022), and their elimination would threaten the faunistic biodiversity and is not recommended. One solution that could divert the pest away from infesting the fruits of wild plants would be to use dead-end trap plants (Ulmer et al., 2020). These trap plants, attractive to *D. suzukii* gravid females searching oviposition sites while being lethal for its offspring, could be integrated in hedgerows or forest edges of urban habitats susceptible to *D. suzukii* invasion.

Abiotic elements of ecosystems such as litter and dead wood debris are also ecological indicators strongly associated with the presence of *D. suzukii*. This decaying plant matter is a major component of ecosystem functioning and contribute to overall diversity by supporting fungi and insects that feed on it and/or live in it (Jabin, Mohr, Kappes, & Topp, 2004). We suggest to maintain these dead wood debris to promote the diversity of local predators and competitors of *D. suzukii* in these sites as recommended by Ulmer et al. (2021) by connecting habitats or preserving microhabitats compatible with their ecological requirements.

## TABLES

**Table 1:** Distribution of Drosophilidae species (a) in the study and (b) in the four urban habitats of Amiens city. N ind: total number of individuals trapped, Max: maximum number of individuals per trap, Min: minimum number of individuals per trap, Mean: mean number of individuals per trap, SE: standard error, %: percentage of individuals trapped.

(a)

Species	Code	Total study (526 traps)					
		N ind	Min	Max	Mean	SE	%
<i>Chymomyza amoena</i>	Chy.amo	4	0	2	0.008	0.005	0.004
<i>Drosophila bifasciata</i>	Dro.bif	123	0	15	0.234	0.061	0.135
<i>Drosophila busckii</i>	Dro.bus	325	0	21	0.618	0.095	0.356
<i>Drosophila funebris</i>	Dro.fun	128	0	7	0.243	0.039	0.140
<i>Drosophila helvetica</i>	Dro.hel	1	0	1	0.002	0.002	0.001
<i>Drosophila hydei</i>	Dro.hyd	720	0	45	1.369	0.162	0.788
<i>Drosophila immigrans</i>	Dro.imm	5083	0	627	9.663	1.791	5.561
<i>Drosophila kuntzei</i>	Dro.kun	4496	0	910	8.548	2.700	4.919
<i>Drosophila melanogaster</i>	Dro.mel	1325	0	96	2.519	0.352	1.450
<i>Drosophila obscura</i>	Dro.obs	1	0	1	0.002	0.002	0.001
<i>Drosophila phalerata</i>	Dro.pha	1794	0	327	3.411	0.848	1.963
<i>Drosophila repleta</i>	Dro.rep	67	0	6	0.127	0.025	0.073
<i>Drosophila simulans</i>	Dro.sim	94	0	9	0.179	0.038	0.103
<i>Drosophila subobscura</i>	Dro.sub	41433	0	2422	78.770	7.965	45.333
<i>Drosophila suzukii</i>	Dro.suz	35053	0	1565	66.641	7.114	38.352
<i>Drosophila testacea</i>	Dro.tes	1	0	1	0.002	0.002	0.001
<i>Drosophila transversa</i>	Dro.tra	7	0	4	0.013	0.008	0.008
<i>Drosophila tristis</i>	Dro.tri	551	0	28	1.048	0.133	0.603
<i>Gitona distigma</i>	Git.dis	8	0	2	0.015	0.006	0.009
<i>Hirtodrosophila cameraria</i>	Hir.cam	7	0	2	0.013	0.006	0.008
<i>Hirtodrosophila confusa</i>	Hir.con	27	0	3	0.051	0.014	0.030
<i>Leucophenga maculata</i>	Leu.mac	8	0	2	0.015	0.006	0.009
<i>Phortica semivirgo</i>	Pho.sem	2	0	1	0.004	0.003	0.002
<i>Phortica variegata</i>	Pho.var	9	0	2	0.017	0.006	0.010
<i>Scaptodrosophila rufifrons</i>	Sca.ruf	130	0	13	0.247	0.045	0.142
Total		91397					

(b)

Species	Code	FOREST (135 traps)				PARK (134 traps)				RIVER (128 traps)				TOWN (129 traps)								
		N ind	Max	Mean	SE	%	N ind	Max	Mean	SE	%	N ind	Max	Mean	SE	%	N ind	Max	Mean	SE	%	
<i>Chymomyza amoena</i>	Chy.amo	3	2	0.022	0.017	0.01	1	1	0.007	0.007	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila bifasciata</i>	Dro.bif	72	13	0.533	0.179	0.15	39	15	0.291	0.142	0.15	12	8	0.094	0.064	0.08	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila busckii</i>	Dro.bus	100	11	0.741	0.177	0.21	58	12	0.433	0.128	0.22	128	21	1.000	0.300	0.90	39	6	0.302	0.095	1.79	1.79
<i>Drosophila funebris</i>	Dro.fun	54	6	0.400	0.092	0.11	22	5	0.164	0.058	0.08	30	7	0.234	0.090	0.21	22	6	0.171	0.063	1.01	1.01
<i>Drosophila helvetica</i>	Dro.hel	0	0	0.000	0.000	0.00	1	1	0.007	0.007	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila hydei</i>	Dro.hyd	162	45	1.200	0.355	0.34	329	28	2.455	0.451	1.23	145	18	1.133	0.227	1.02	84	9	0.651	0.134	3.87	3.87
<i>Drosophila immigrans</i>	Dro.imm	3326	627	24.637	6.592	6.90	859	77	6.410	1.092	3.21	764	129	5.969	1.464	5.38	134	18	1.039	0.231	6.17	6.17
<i>Drosophila kuntzei</i>	Dro.kun	4248	910	31.467	10.286	8.81	88	26	0.657	0.244	0.33	157	37	1.227	0.443	1.10	3	2	0.023	0.017	0.14	0.14
<i>Drosophila melanogaster</i>	Dro.mel	168	17	1.244	0.251	0.35	180	14	1.343	0.217	0.67	509	96	3.977	1.004	3.58	468	91	3.628	0.953	21.54	21.54
<i>Drosophila obscura</i>	Dro.obs	0	0	0.000	0.000	0.00	1	1	0.007	0.007	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila phalerata</i>	Dro.pha	1393	327	10.319	3.177	2.89	288	45	2.149	0.565	1.07	110	23	0.859	0.295	0.77	3	2	0.023	0.017	0.14	0.14
<i>Drosophila repleta</i>	Dro.rep	2	1	0.015	0.010	0.00	7	3	0.052	0.027	0.03	26	6	0.203	0.069	0.18	32	5	0.248	0.070	1.47	1.47
<i>Drosophila simulans</i>	Dro.sim	58	9	0.430	0.121	0.12	18	6	0.134	0.065	0.07	12	3	0.094	0.038	0.08	6	4	0.047	0.033	0.28	0.28
<i>Drosophila subobscura</i>	Dro.sub	22429	2422	166.141	25.753	46.52	11716	871	87.433	11.817	43.73	6430	506	50.234	8.493	45.24	858	157	6.651	1.679	39.48	39.48
<i>Drosophila sukukii</i>	Dro.suz	15817	1035	117.163	15.774	32.80	13044	1565	97.343	20.359	48.68	5676	699	44.344	7.931	39.94	516	131	4.000	1.189	23.75	23.75
<i>Drosophila testacea</i>	Dro.tes	1	1	0.007	0.007	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila transversa</i>	Dro.tra	7	4	0.052	0.032	0.01	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Drosophila tristis</i>	Dro.tri	310	28	2.296	0.394	0.64	77	11	0.575	0.141	0.29	158	21	1.234	0.288	1.11	6	2	0.047	0.022	0.28	0.28
<i>Gitona distigma</i>	Git.dls	0	0	0.000	0.000	0.00	4	1	0.030	0.015	0.01	2	2	0.016	0.016	0.01	2	1	0.016	0.011	0.09	0.09
<i>Hirtodrosophila cameraria</i>	Hir.cam	7	2	0.052	0.022	0.01	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Hirtodrosophila confusa</i>	Hir.con	20	3	0.148	0.048	0.04	4	3	0.030	0.024	0.01	3	2	0.023	0.017	0.02	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Leucopenga maculata</i>	Leu.mac	8	2	0.059	0.023	0.02	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Phortica semivirgata</i>	Pho.sem	1	1	0.007	0.007	0.00	1	1	0.007	0.007	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Phortica variegata</i>	Pho.var	3	1	0.022	0.013	0.01	3	1	0.022	0.013	0.01	3	2	0.023	0.017	0.02	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
<i>Scaptodrosophila rufffrons</i>	Sca.ruf	28	5	0.207	0.062	0.06	54	8	0.403	0.102	0.20	48	13	0.375	0.134	0.34	0	0	0.000	0.000	0.00	0.00
Total		48217					26794					14213					2173					



**Table 2:** Effect of environmental variables on the species richness of Drosophilidae community (SRdroso), the number of Drosophilidae individuals (ABUNdroso), the number of *D. suzukii* individuals (DSabund), the number of summer (DSEstivale) and dark (DSInt\_Hiver) morphs of *D. suzukii* and the wing size of female (WINGfem) and male (WINGmal) *D. suzukii* per trap analysed by GLM.

Dependent variables	Explanatory variables	Model parameters					
		B	Standard residual	Wald $\chi^2$	d.f.	p	AIC
Drosophila species richness (log <sub>10</sub> , n = 526)	Model constant	0.4895	0.0302	262.18	1	0.000	-333.09
	WATER	-0.0032	0.0009	12.46	1	0.000	
	loBUILD	-0.0021	0.0004	22.57	1	0.000	
	TREE	0.0013	0.0003	25.21	1	0.000	
	SHRUB	0.0022	0.0004	37.39	1	0.000	
	TEMPLOWw	0.0181	0.0022	67.29	1	0.000	
	NFROSTw	-0.0428	0.0088	23.74	1	0.000	
Drosophila abundance (log <sub>10</sub> , n = 526)	Model constant	1.7886	0.0740	583.77	1	0.000	811.67
	BUILD	-0.0046	0.0014	10.07	1	0.002	
	WATER	-0.0088	0.0027	10.63	1	0.001	
	DWOOD	0.0057	0.0027	4.48	1	0.034	
	loROAD	-0.0037	0.0016	5.66	1	0.017	
	loBUILD	-0.0086	0.0016	29.01	1	0.000	
	SRtree	0.1012	0.0256	15.62	1	0.000	
	SHRUB	0.0050	0.0013	14.57	1	0.000	
	SRshrub	0.0385	0.0168	5.27	1	0.022	
NFROSTw	-0.2781	0.0143	377.42	1	0.000		
<i>D. suzukii</i> abundance (log <sub>10</sub> , n = 526)	Model constant	-0.4149	0.1554	7.13	1	0.008	936.47
	WOOD	0.0137	0.0014	90.69	1	0.000	
	DWOOD	0.0085	0.0029	8.59	1	0.003	
	loBUILD	-0.0067	0.0017	16.22	1	0.000	
	loROAD	-0.0038	0.0017	4.68	1	0.030	
	SHRUB	0.0046	0.0013	12.85	1	0.000	
	NFRUIT	0.0569	0.0260	4.79	1	0.029	
	TEMPTOPy	0.0314	0.0043	53.99	1	0.000	
	RAINCUMw	-0.0080	0.0029	7.49	1	0.006	
TEMPTOPw	0.0161	0.0047	11.90	1	0.001		
Summer morph abundance (log <sub>10</sub> , n = 526)	Model constant	-0.8741	0.0843	107.41	1	0.000	800.17
	loBUILD	-0.0056	0.0012	20.47	1	0.000	
	SHRUB	0.0028	0.0011	7.10	1	0.008	
	NFRUIT	0.1443	0.0226	40.88	1	0.000	
	TEMPTOPy	0.0120	0.0032	13.87	1	0.000	
	TEMPTOPw	0.0495	0.0037	180.32	1	0.000	
Dark morph abundance (log <sub>10</sub> , n = 526)	Model constant	-1.2132	0.1115	118.46	1	0.000	852.01
	WOOD	0.0149	0.0013	132.55	1	0.000	
	GARDEN	0.0124	0.0036	12.06	1	0.001	
	DWOOD	0.0055	0.0027	4.24	1	0.040	
	loBUILD	-0.0059	0.0013	20.31	1	0.000	
	SHRUB	0.0036	0.0012	9.87	1	0.002	
NFROSTy	0.0831	0.0057	213.86	1	0.000		
Wing size of females <i>D. suzukii</i> (n=380)	Model constant	3.4860	0.0503	4794.38	1	0.000	159.11
	SRtree	0.0442	0.0133	11.10	1	0.001	
	TEMPTOPw	-0.0177	0.0020	76.68	1	0.000	
Wing size of males <i>D. suzukii</i> (n=328)	Model constant	3.0837	0.0400	5941.04	1	0.000	-27.29
	TEMPTOPw	-0.0229	0.0018	166.08	1	0.000	

**Table 3:** Plant species the most correlated with the abundance of *Drosophila suzukii* along the year (Spearman correlation coefficients, non-significant results are not shown, \*: p<0.05, \*\*: p<0.01, \*\*\*: p<0.001). Only species present in at least 2% of the sampling plots were selected and samples from town center were removed. Layer (vegetation layer): T: tree layer, S: shrub layer, H: herb layer.

	Layer	Code	SEP (n=39)		OCT (n=41)		NOV (n=43)		DEC (n=43)		FEB (n=33)		MAR (n=42)		MAY (n=44)		JUL (n=44)		AUG (n=45)		Total (n=374)	
			R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
<b>(a) Species positively correlated with <i>D. suzukii</i></b>																						
<i>Acer pseudoplatanus</i>	T	Ace.pseT					0.544 ***		0.706 ***		0.726 ***		0.679 ***		0.302 *		-0.305 *		0.439 **		0.184 ***	
<i>Fraxinus excelsior</i>	T	Fra.excT													0.357 *						0.315 ***	
<i>Hedera helix</i>	T	Hed.heiT					0.608 ***		0.769 ***		0.649 ***		0.513 ***						0.361 *		0.167 ***	
<i>Salix sp.</i>	T	Sal.spT	0.374 *		0.316 *																0.178 ***	
<i>Ulmus minor</i>	T	Ulm.minT							0.369 **												0.237 ***	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	S	Ace.pseS			0.325 *		0.389 ***		0.455 **		0.401 *		0.609 ***				-0.370 *		0.488 ***		0.134 **	
<i>Cornus sanguinea</i>	S	Cor.sanS	0.507 ***																			
<i>Corylus avellana</i>	S	Cor.aveS											0.320 *									
<i>Crataegus monogyna</i>	S	Cra.monS					0.379 *		0.348 *						0.319 *						0.117 *	
<i>Fraxinus excelsior</i>	S	Fra.excS	0.341 *																			
<i>Hedera helix</i>	S	Hed.heiS					0.516 ***		0.734 ***		0.718 ***		0.569 ***						0.332 *		0.229 ***	
<i>Prunus avium</i>	S	Pru.aviS							0.323 *												0.109 *	
<i>Rubus fruticosus</i>	S	Rub.fruS																0.423 **				
<i>Sambucus nigra</i>	S	Sam.nigS							0.494 ***		0.654 ***											
<i>Ulmus minor</i>	S	Ulm.minS							0.515 ***				0.387 *								0.164 ***	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	H	Ace.pseH			0.375 *		0.571 ***		0.636 ***				0.448 **		0.378 *				0.356 *			
<i>Arum maculatum</i>	H	Aru.macH													0.393 **							
<i>Carex sylvatica</i>	H	Car.sylH							0.387 **		0.484 **		0.565 ***		0.333 *				0.337 *			
<i>Cornus sanguinea</i>	H	Cor.sanH			0.427 **										0.353 *							
<i>Corylus avellana</i>	H	Cor.aveH					0.339 *															
<i>Equisetum arvense</i>	H	Equ.arvH													0.345 *							
<i>Fraxinus excelsior</i>	H	Fra.excH					0.351 *															
<i>Geum urbanum</i>	H	Geu.urbH					0.376 *		0.533 ***		0.522 **		0.479 ***		0.456 **							
<i>Hedera helix</i>	H	Hed.heiH					0.626 ***		0.702 ***		0.553 ***		0.649 ***		0.419 **						0.124 *	
<i>Ranunculus ficaria</i>	H	Ran.ficH											0.355 *								-0.126 *	
<i>Ribes rubrum</i>	H	Rib.rubH					0.316 *				0.367 *											
<i>Rubus caesius</i>	H	Rub.caeH							0.630 ***		0.525 **		0.508 ***		0.353 *				0.377 *		0.121 *	
<i>Sambucus nigra</i>	H	Sam.nigH													0.427 **							
<i>Ulmus minor</i>	H	Ulm.minH													0.341 *							
<i>Veronica hederifolia</i>	H	Ver.hedH											0.343 *		0.439 **							
<b>(b) Species negatively correlated with <i>D. suzukii</i></b>																						
<i>Platanus acerifolia</i>	T	Pla.aceT																			-0.124 *	
<i>Populus sp.</i>	T	Pop.spT												-0.369 *							-0.144 **	
<i>Salix sp.</i>	S	Sal.spS												-0.345 *								
<i>Agrostis stolonifera</i>	H	Agr.stoH									-0.457 **										-0.125 *	
<i>Angelica sylvestris</i>	H	Ang.sylH													-0.359 *						-0.138 **	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	H	Ant.sylH																			-0.114 *	
<i>Arrhenatherum eliatius</i>	H	Arr.eiH						-0.458 **					-0.400 **								-0.222 ***	
<i>Artemisia vulgaris</i>	H	Art.vulH												-0.336 *								
<i>Bellis perennis</i>	H	Bel.perH							-0.462 **												-0.228 ***	
<i>Bryonia dioica</i>	H	Bry.dioH																			-0.132 **	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	H	Cap.burH																			-0.178 ***	
<i>Cardamine hirsuta</i>	H	Car.hirH										-0.402 *									-0.207 ***	
<i>Carex acutiformis</i>	H	Car.acuH							-0.378 *													
<i>Carex hirta</i>	H	Car.hirH	-0.336 *																			
<i>Chelidonium majus</i>	H	Che.majH																	-0.307 *		-0.114 *	
<i>Cirsium arvense</i>	H	Cir.arvH					-0.368 *															
<i>Coryza canadensis</i>	H	Con.canH																			-0.306 *	-0.115 *
<i>Cotoneaster sp.</i>	H	Cot.spH							-0.423 **												-0.171 ***	
<i>Dactylis glomerata</i>	H	Dac.gloH									-0.402 *		-0.431 **								-0.117 *	
<i>Festuca rubra</i>	H	Fes.rubH													-0.333 *						-0.186 ***	
<i>Galium aparine</i>	H	Gal.apaH																			-0.215 ***	
<i>Geranium molle</i>	H	Ger.molH																			-0.157 **	
<i>Glechoma hederacea</i>	H	Gle.hedH							-0.364 *						-0.322 *						-0.180 ***	
<i>Heracleum spondylium</i>	H	Her.spoH																			-0.143 **	
<i>Holcus lanatus</i>	H	Hol.lanH													-0.311 *						-0.106 *	
<i>Lapsana communis</i>	H	Lap.comH					-0.311 *														-0.107 *	
<i>Lolium perenne</i>	H	Lol.perH													-0.438 **						-0.226 ***	
<i>Malva sylvestris</i>	H	Mal.sylH						-0.322 *													-0.161 **	
<i>Mercurialis annua</i>	H	Mer.annH													-0.356 *						-0.164 ***	
<i>Plantago lanceolata</i>	H	Pla.lanH	-0.351 *				-0.347 *		-0.355 *												-0.146 **	
<i>Poa annua</i>	H	Poa.annH					-0.313 *		-0.355 *						-0.354 *						-0.266 ***	
<i>Poa trivialis</i>	H	Poa.triH																			-0.164 ***	
<i>Ranunculus repens</i>	H	Ran.repH																			-0.138 **	
<i>Solanum dulcamara</i>	H	Sol.dulH																			-0.121 *	
<i>Sonchus oleraceus</i>	H	Son.oleH																			-0.140 **	
<i>Stellaria media</i>	H	Ste.medH																			-0.241 ***	
<i>Taraxacum officinale</i>	H	Tar.offH	-0.325 *		-0.316 *				-0.481 ***					-0.558 ***							-0.241 ***	
<i>Trifolium repens</i>	H	Tri.repH													-0.395 **							
<i>Urtica dioica</i>	H	Urt.dioH							-0.366 *						-0.311 *						-0.368 *	
<i>Veronica persica</i>	H	Ver.perH													-0.311 *						-0.146 **	

## References

- Abbott, J. K., Bedhomme, S., & Chippindale, A. K. (2010). Sexual conflict in wing size and shape in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(9), 1989–1997. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02064.x>
- Adams, B. J., Li, E., Bahlai, C. A., Meineke, E. K., McGlynn, T. P., & Brown, B. V. (2020). Local- and landscape-scale variables shape insect diversity in an urban biodiversity hot spot. *Ecological Applications*, *30*(4), e02089. <https://doi.org/10.1002/eap.2089>
- Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D. S., Chu, D., Daane, K. M., ... Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): A global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, *88*(3), 469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>
- Atkinson, W. D. (1979). A Field Investigation of Larval Competition in Domestic *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, *48*(1), 91–102. <https://doi.org/10.2307/4102>
- Avondet, J. L., Blair, R. B., Berg, D. J., & Ebbert, M. A. (2003). *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) Response to Changes in Ecological Parameters Across an Urban Gradient. *Environmental Entomology*, *32*(2), 347–358. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.2.347>
- Baar, J., & ter Braak, C. J. F. (1996). Ectomycorrhizal sporocarp occurrence as affected by manipulation of litter and humus layers in Scots pine stands of different age. *Applied Soil Ecology*, *4*(1), 61–73. [https://doi.org/10.1016/0929-1393\(96\)00097-2](https://doi.org/10.1016/0929-1393(96)00097-2)
- Bächli, G., Viljoen, F., Escher, S. A., & Saura, A. (2005). *The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark*. Brill. Retrieved from <https://brill.com/view/title/11573>
- Baskerville, G. L., & Emin, P. (1969). Rapid Estimation of Heat Accumulation from Maximum and Minimum Temperatures. *Ecology*, *50*(3), 514–517. <https://doi.org/10.2307/1933912>
- Be, M., Chase, K. D., & Brockerhoff, E. G. (2017). Use of shelterbelt pine trees as ‘stepping stones’ by *Hylastes ater* in agricultural landscapes. *New Zealand Entomologist*, *40*(2), 86–91. <https://doi.org/10.1080/00779962.2017.1364152>
- Beninde, J., Veith, M., & Hochkirch, A. (2015). Biodiversity in cities needs space: A meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology Letters*, *18*(6), 581–592. <https://doi.org/10.1111/ele.12427>

- Bennett, A. B., & Gratton, C. (2012). Local and landscape scale variables impact parasitoid assemblages across an urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, *104*(1), 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.09.007>
- Bode, R. F., & Maciejewski, A. (2014). Herbivore Biodiversity Varies with Patch Size in an Urban Archipelago. *International Journal of Insect Science*, *6*, IJIS.S13896. <https://doi.org/10.4137/IJIS.S13896>
- Bombin, A., & Reed, L. K. (2016). The changing biodiversity of Alabama *Drosophila*: Important impacts of seasonal variation, urbanization, and invasive species. *Ecology and Evolution*, *6*(19), 7057–7069. <https://doi.org/10.1002/ece3.2452>
- Branco, M., Nunes, P., Roques, A., Fernandes, M. R., Orazio, C., & Jactel, H. (2019). Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*, *52*, 25–46. <https://doi.org/10.3897/neobiota.52.36358>
- Budnik, M., & Brncic, D. (1983). Preadult competition between colonizing populations of *Drosophila subobscura* and established populations of *Drosophila simulans* in Chile. *Oecologia*, *58*(1), 137–140. <https://doi.org/10.1007/BF00384554>
- Burrack, H. J., Asplen, M., Bahder, L., Collins, J., Drummond, F. A., Guédot, C., ... McPhie, D. R. (2015). Multistate Comparison of Attractants for Monitoring *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Blueberries and Caneberries. *Environmental Entomology*, *44*(3), 704–712. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv022>
- Calabria, G., Máca, J., Bächli, G., Serra, L., & Pascual, M. (2012). First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, *136*(1–2), 139–147. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01583.x>
- Cavicchi, S., Guerra, D., Giorgi, G., & Pezzoli, C. (1985). TEMPERATURE-RELATED DIVERGENCE IN EXPERIMENTAL POPULATIONS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*. I. GENETIC AND DEVELOPMENTAL BASIS OF WING SIZE AND SHAPE VARIATION. *Genetics*, *109*(4), 665–689. <https://doi.org/10.1093/genetics/109.4.665>
- Cini, A., Anfora, G., Escudero-Colomar, L. A., Grassi, A., Santosuosso, U., Seljak, G., & Papini, A. (2014). *Tracking the invasion of the alien fruit pest Drosophila suzukii in Europe*. Retrieved from <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/1010998>
- Cregg, B., & Dix, M. (2001). Tree moisture stress and insect damage in urban areas in relation to heat island effects. *Journal of Arboriculture*, *27*, 8–17.

- Crill, W. D., Huey, R. B., & Gilchrist, G. W. (1996). Within- and Between-Generation Effects of Temperature on the Morphology and Physiology of *Drosophila Melanogaster*. *Evolution*, *50*(3), 1205–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb02361.x>
- de Santana, S. L., Verçosa, C. J., de Araújo Castro, Í. F., de Amorim, É. M., da Silva, A. S., da Rocha Bastos, T. M., ... Rohde, C. (2018). *Drosophila melanogaster* as model organism for monitoring and analyzing genotoxicity associated with city air pollution. *Environmental Science and Pollution Research*, *25*(32), 32409–32417. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3186-5>
- Delbac, L., Rusch, A., & Thiery, D. (2020). Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomologia Generalis*, *in press*. <https://doi.org/10.1127/entomologia/2020/0858>
- Eben, A., Reifenrath, M., Briem, F., Pink, S., & Vogt, H. (2018). Response of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to extreme heat and dryness. *Agricultural and Forest Entomology*, *20*(1), 113–121. <https://doi.org/10.1111/afe.12235>
- Fattorini, S. (2011). Insect extinction by urbanization: A long term study in Rome. *Biological Conservation*, *144*(1), 370–375. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.014>
- Fenoglio, M. S., Calviño, A., González, E., Salvo, A., & Videla, M. (2021). Urbanisation drivers and underlying mechanisms of terrestrial insect diversity loss in cities. *Ecological Entomology*, *46*(4), 757–771. <https://doi.org/10.1111/een.13041>
- Firlej, A., & Vanoosthuysse, F. (2017). La Drosophile à Ailes Tachetées, un Ravageur des Petits Fruits au Québec. *Institut de Recherche et de Développement En Agroenvironnement (IRDA) et Partenaires*.
- Fraimout, A., Jacquemart, P., Villarroel, B., Aponte, D. J., Decamps, T., Herrel, A., ... Debat, V. (2018). Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: Implications for flight. *Journal of Experimental Biology*, *221*(jeb166868). <https://doi.org/10.1242/jeb.166868>
- Gaertner, M., Wilson, J. R. U., Cadotte, M. W., MacIvor, J. S., Zenni, R. D., & Richardson, D. M. (2017). Non-native species in urban environments: Patterns, processes, impacts and challenges. *Biological Invasions*, *19*(12), 3461–3469. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1598-7>
- Garcia, A. C. L., Valiati, V. H., Gottschalk, M. S., Rohde, C., & Valente, V. L. da S. (2008). Two decades of colonization of the urban environment of Porto Alegre, southern Brazil, by

- Drosophila paulistorum* (Diptera, Drosophilidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 98(3), 329–338. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212008000300007>
- Gilbert, O. (1989). *The Ecology of Urban Habitats*. Springer Science & Business Media.
- Gilchrist, G. W., & Huey, R. B. (2004). Plastic and Genetic Variation in Wing Loading as a Function of Temperature Within and Among Parallel Clines in *Drosophila subobscura*. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 461–470. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.461>
- Gilchrist, G. W., Huey, R. B., & Serra, L. (2001). Rapid evolution of wing size clines in *Drosophila subobscura*. In A. P. Hendry & M. T. Kinnison (Eds.), *Microevolution Rate, Pattern, Process* (pp. 273–286). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-0585-2\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0585-2_17)
- Goddard, M. A., Dougill, A. J., & Benton, T. G. (2010). Scaling up from gardens: Biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.016>
- Godó, L., Valkó, O., Borza, S., & Deák, B. (2022). A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment. *Global Ecology and Conservation*, 33, e01982. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01982>
- Graae, B. J., De Frenne, P., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., Verheyen, K., ... Milbau, A. (2012). On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos*, 121(1), 3–19. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19694.x>
- Grassi, A., Gottardello, A., Dalton, D. T., Tait, G., Rendon, D., Ioriatti, C., ... Walton, V. M. (2018). Seasonal Reproductive Biology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Temperate Climates. *Environmental Entomology*, 47(1), 166–174. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx195>
- Hall, D. M., Camilo, G. R., Tonietto, R. K., Ollerton, J., Ahrné, K., Arduser, M., ... Threlfall, C. G. (2017). The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology*, 31(1), 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>
- Hamby, K. A., Bolda, M. P., Sheehan, M. E., & Zalom, F. G. (2014). Seasonal Monitoring for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in California Commercial Raspberries. *Environmental Entomology*, 43(4), 1008–1018. <https://doi.org/10.1603/EN13245>

- Hathway, E. A., & Sharples, S. (2012). The interaction of rivers and urban form in mitigating the Urban Heat Island effect: A UK case study. *Building and Environment*, *58*, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2012.06.013>
- Heinrichs, S., & Schmidt, W. (2015). Dynamics of *Hedera helix* L. in Central European beech forests on limestone: Results from long-term monitoring and experimental studies. *Plant Ecology*, *216*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0412-1>
- Hill, M. O., & Gauch, H. G. (1980). Detrended Correspondence Analysis: An Improved Ordination Technique. In E. van der Maarel (Ed.), *Classification and Ordination: Symposium on advances in vegetation science, Nijmegen, The Netherlands, May 1979* (pp. 47–58). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-9197-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-009-9197-2_7)
- Hoffmann, A. A., Sørensen, J. G., & Loeschcke, V. (2003). Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: Bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology*, *28*(3), 175–216. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00057-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00057-8)
- Huey, R. B. (2000). Rapid Evolution of a Geographic Cline in Size in an Introduced Fly. *Science*, *287*(5451), 308–309. <https://doi.org/10.1126/science.287.5451.308>
- Iler, A. M., Inouye, D. W., Høye, T. T., Miller-Rushing, A. J., Burkle, L. A., & Johnston, E. B. (2013). Maintenance of temporal synchrony between syrphid flies and floral resources despite differential phenological responses to climate. *Global Change Biology*, *19*(8), 2348–2359. <https://doi.org/10.1111/gcb.12246>
- Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., & Topp, W. (2004). Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak–beech forest. *Forest Ecology and Management*, *194*(1), 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>
- Jalal, M., Andersen, T., & Hessen, D. O. (2015). Temperature and developmental responses of body and cell size in *Drosophila*; effects of polyploidy and genome configuration. *Journal of Thermal Biology*, *51*, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.02.011>
- Jardeleza, M.-K. G., Koch, J. B., Pearse, I. S., Ghalambor, C. K., & Hufbauer, R. A. (2022). The roles of phenotypic plasticity and adaptation in morphology and performance of an invasive species in a novel environment. *Ecological Entomology*, *47*(1), 25–37. <https://doi.org/10.1111/een.13087>

- Jongman, R. H. G., Braak, C. J. F. T., & Tongeren, O. F. R. van. (1995). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525575>
- Kenis, M., Tonina, L., Eschen, R., van der Sluis, B., Sancassani, M., Mori, N., ... Helsen, H. (2016). Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, *89*(3), 735–748. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0755-6>
- KENNETH, M. (1932). The Influence of Atmospheric Humidity on the Thermal Death Point of a Number of Insects. *Journal of Experimental Biology*, *9*(2), 222–231. <https://doi.org/10.1242/jeb.9.2.222>
- Koch, J. B., Dupuis, J. R., Jardeleza, M.-K., Ouedraogo, N., Geib, S. M., Follett, P. A., & Price, D. K. (2020). Population genomic and phenotype diversity of invasive *Drosophila suzukii* in Hawai'i. *Biological Invasions*, *22*(5), 1753–1770. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02217-5>
- Kondolf, G. M., & Pinto, P. J. (2017). The social connectivity of urban rivers. *Geomorphology*, *277*, 182–196. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.09.028>
- Lachaise, D., & Silvain, J.-F. (2004). How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: The *Drosophila melanogaster*-*D. simulans* palaeogeographic riddle. In P. Capy, P. Gibert, & I. Boussy (Eds.), *Drosophila melanogaster, Drosophila simulans: So Similar, So Different* (pp. 17–39). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0965-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0965-2_2)
- Lambinon, J. (1936-2015) A. (2004). *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines: Ptéridophytes et spermatophytes*. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique. Meise.
- Lasa, R., Aguas-Lanzagorta, S., & Williams, T. (2020). Agricultural-Grade Apple Cider Vinegar Is Remarkably Attractive to *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Mexico. *Insects*, *11*(7), 448. <https://doi.org/10.3390/insects11070448>
- Lavrinenko, A., Kesäniemi, J., Watts, P. C., Serga, S., Pascual, M., Mestres, F., & Kozeretska, I. (2017). First record of the invasive pest *Drosophila suzukii* in Ukraine indicates multiple sources of invasion. *Journal of Pest Science*, *90*(2), 421–429. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0810-3>



- Leather, S. R., Walters, K. F. A., & Bale, J. S. (1995). *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press.
- Lee, J. C., Bruck, D. J., Curry, H., Edwards, D., Haviland, D. R., Van Steenwyk, R. A., & Yorgey, B. M. (2011). The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science*, *67*(11), 1358–1367. <https://doi.org/10.1002/ps.2225>
- Lee, J. C., Shearer, P. W., Barrantes, L. D., Beers, E. H., Burrack, H. J., Dalton, D. T., ... Bruck, D. J. (2013). Trap Designs for Monitoring *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology*, *42*(6), 1348–1355. <https://doi.org/10.1603/EN13148>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The Theory of Island Biogeography. In *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400881376>
- Maceda-Veiga, A., Albacete, S., Carles-Tolrá, M., Pujade-Villar, J., Máca, J., & Mac Nally, R. (2021). Streams and rural abandonment are related to the summer activity of the invasive pest *Drosophila suzukii* in protected European forests. *Forest Ecology and Management*, *485*, 118942. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118942>
- Marrs, R. H., Kirby, K. J., Le Duc, M. G., McAllister, H., Smart, S. M., Oksanen, J., ... Corney, P. M. (2013). Native dominants in British woodland – a potential cause of reduced species-richness? *New Journal of Botany*, *3*(3), 156–168. <https://doi.org/10.1179/2042349713Y.0000000028>
- Matsumura, S. (1931). *6000 illustrated insects of Japan-empire*. Retrieved from [https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=6000+illustrated+insects+of+Japan-empire&author=Matsumura%2C+Shonen.&publication\\_year=1931](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=6000+illustrated+insects+of+Japan-empire&author=Matsumura%2C+Shonen.&publication_year=1931)
- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). *Analysis of ecological communities* (MjM Software Design). Glenden Beach, Oregon, USA.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (2016). PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data (Version V.7.03). Glenden Beach, Oregon, USA: MjM Software. Retrieved from [https://www.academia.edu/35251576/PC\\_ORD\\_Multivariate\\_Analysis\\_of\\_Ecological\\_Data\\_Version\\_6\\_Users\\_Booklet](https://www.academia.edu/35251576/PC_ORD_Multivariate_Analysis_of_Ecological_Data_Version_6_Users_Booklet)
- McDonnell, M. J., & Hahs, A. K. (2008). The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future

- directions. *Landscape Ecology*, 23(10), 1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9253-4>
- McNeil, D. J., McCormick, E., Heimann, A. C., Kammerer, M., Douglas, M. R., Goslee, S. C., ... Hines, H. M. (2020). Bumble bees in landscapes with abundant floral resources have lower pathogen loads. *Scientific Reports*, 10(1), 22306. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78119-2>
- Meineke, E. K., Holmquist, A. J., Wimp, G. M., & Frank, S. D. (2017). Changes in spider community composition are associated with urban temperature, not herbivore abundance. *Journal of Urban Ecology*, 3(1). <https://doi.org/10.1093/jue/juw010>
- Misra, R. K., & Reeve, E. C. R. (1964). Clines in body dimensions in populations of *Drosophila subobscura*. *Genetical Research*, 5(2), 240–256. <https://doi.org/10.1017/S0016672300001208>
- Murakawa, S., Sekine, T., Narita, K., & Nishina, D. (1991). Study of the effects of a river on the thermal environment in an urban area. *Energy and Buildings*, 16(3), 993–1001. [https://doi.org/10.1016/0378-7788\(91\)90094-J](https://doi.org/10.1016/0378-7788(91)90094-J)
- New, T. R. (2015). Providing Habitats for Urban Insects. In T. R. New (Ed.), *Insect Conservation and Urban Environments* (pp. 163–202). Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-21224-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-21224-1_9)
- Nicolson, S. W., & Thornburg, R. W. (2007). Nectar chemistry. In S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar* (pp. 215–264). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_5)
- Nunney, L. (1990). *Drosophila* on Oranges: Colonization, Competition, and Coexistence. *Ecology*, 71(5), 1904–1915. <https://doi.org/10.2307/1937598>
- Oke, T. R. (1973). City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment (1967)*, 7(8), 769–779. [https://doi.org/10.1016/0004-6981\(73\)90140-6](https://doi.org/10.1016/0004-6981(73)90140-6)
- Ørsted, M., Lye, J., Umina, P. A., & Maino, J. L. (2021). Global analysis of the seasonal abundance of the invasive pest *Drosophila suzukii* reveal temperature extremes determine population activity potential. *Pest Management Science*, 77(10), 4555–4563. <https://doi.org/10.1002/ps.6494>
- Owens, A. C. S., & Lewis, S. M. (2018). The impact of artificial light at night on nocturnal insects: A review and synthesis. *Ecology and Evolution*, 8(22), 11337–11358. <https://doi.org/10.1002/ece3.4557>

- Padayachee, A. L., Irlich, U. M., Faulkner, K. T., Gaertner, M., Procheş, Ş., Wilson, J. R. U., & Rouget, M. (2017). How do invasive species travel to and through urban environments? *Biological Invasions*, *19*(12), 3557–3570. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1596-9>
- Pajač Živković, I., Lemic, D., Mešić, A., Barić, B., Órdenes, R., & Benítez, H. A. (2018). Effect of fruit host on wing morphology in *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A first view using geometric morphometrics. *Entomological Research*, *48*(4), 262–268. <https://doi.org/10.1111/1748-5967.12278>
- Panel, A. D. C., Zeeman, L., Van der Sluis, B. J., Van Elk, P., Pannebakker, B. A., Wertheim, B., & Helsen, H. H. M. (2018). Overwintered *Drosophila suzukii* Are the Main Source for Infestations of the First Fruit Crops of the Season. *Insects*, *9*(4), 145. <https://doi.org/10.3390/insects9040145>
- Peck, J. E. (2016). *Multivariate analysis for ecologists: Step-by-step, using PC-ORD v. 7* (Second Edition). Glenden Beach, Oregon, USA: MjM Software Design. Retrieved from [https://www.academia.edu/35251576/PC\\_ORD\\_Multivariate\\_Analysis\\_of\\_Ecological\\_Data\\_Version\\_6\\_Users\\_Booklet](https://www.academia.edu/35251576/PC_ORD_Multivariate_Analysis_of_Ecological_Data_Version_6_Users_Booklet)
- Persson, A. S., Ekroos, J., Olsson, P., & Smith, H. G. (2020). Wild bees and hoverflies respond differently to urbanisation, human population density and urban form. *Landscape and Urban Planning*, *204*, 103901. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103901>
- Pesotskaya, V. V., Chaplygina, A. B., Shupova, T. V., & Kratenko, R. I. (2020). Fruit and berry plants of forest belts as a factor of species diversity of ornithofauna during the breeding season and autumn migration period. *Biosystems Diversity*, *28*(3), 290–297. <https://doi.org/10.15421/012038>
- Picchi, M. S., Bocci, -->Gionata, Petacchi, R., & Entling, M. H. (2016). Effects of local and landscape factors on spiders and olive fruit flies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *222*, 138–147. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.045>
- Poyet, M., Eslin, P., Chabrerie, O., Prud'homme, S. M., Desouhant, E., & Gibert, P. (2017). The invasive pest *Drosophila suzukii* uses trans-generational medication to resist parasitoid attack. *Scientific Reports*, *7*(1), 43696. <https://doi.org/10.1038/srep43696>
- Poyet, Mathilde, Eslin, P., Héraude, M., Le Roux, V., Prévost, G., Gibert, P., & Chabrerie, O. (2014). Invasive host for invasive pest: When the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*)

- meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. *Agricultural and Forest Entomology*, *16*(3), 251–259. <https://doi.org/10.1111/afe.12052>
- Poyet, Mathilde, Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., & Chabrerie, O. (2015). The Wide Potential Trophic Niche of the Asiatic Fruit Fly *Drosophila suzukii*: The Key of Its Invasion Success in Temperate Europe? *PLOS ONE*, *10*(11), e0142785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142785>
- Raupp, M. J., Shrewsbury, P. M., & Herms, D. A. (2010). Ecology of Herbivorous Arthropods in Urban Landscapes. *Annual Review of Entomology*, *55*(1), 19–38. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085351>
- Reis, M., Siomava, N., Wimmer, E. A., & Posnien, N. (2021). Conserved and Divergent Aspects of Plasticity and Sexual Dimorphism in Wing Size and Shape in Three Diptera. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*. Retrieved from <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2021.660546>
- Renkema, J. M., Buitenhuis, R., & Hallett, R. H. (2014). Optimizing Trap Design and Trapping Protocols for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Economic Entomology*, *107*(6), 2107–2118. <https://doi.org/10.1603/EC14254>
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Löhmus, A., Macdonald, E., Müller, J., & Jonsson, B. G. (2019). Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, *56*(7), 1770–1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>
- Santoiemma, G., Mori, N., Tonina, L., & Marini, L. (2018). Semi-natural habitats boost *Drosophila suzukii* populations and crop damage in sweet cherry. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *257*, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.013>
- Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., & Rusch, A. (2014). Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *194*, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.018>
- Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M. K., Arlettaz, R., & Moretti, M. (2010). Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landscape Ecology*, *25*(6), 941–954. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9473-2>

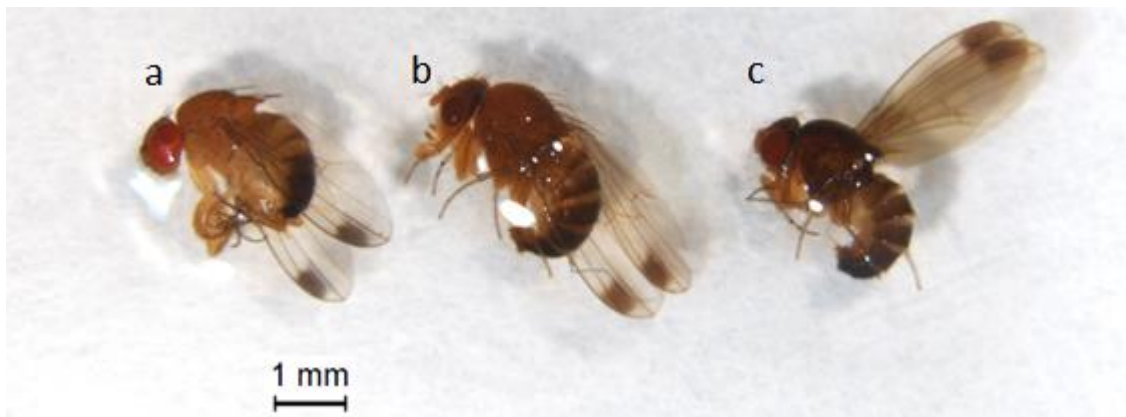
- Schlesener, D. C. H., Wollmann, J., Krüger, A. P., Martins, L. N., Teixeira, C. M., Bernardi, D., & Garcia, F. R. M. (2020). Effect of temperature on reproduction, development, and phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* in Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *168*(11), 817–826. <https://doi.org/10.1111/eea.12954>
- Shackelford, G., Steward, P. R., Benton, T. G., Kunin, W. E., Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., & Sait, S. M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: A meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, *88*(4), 1002–1021. <https://doi.org/10.1111/brv.12040>
- Shearer, P. W., West, J. D., Walton, V. M., Brown, P. H., Svetec, N., & Chiu, J. C. (2016). Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *BMC Ecology*, *16*(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0070-3>
- Shorrocks, B., & Bingley, M. (1994). Priority Effects and Species Coexistence: Experiments with Fungal-Breeding *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, *63*(4), 799–806. <https://doi.org/10.2307/5257>
- Sokoloff, A. (1966). Morphological Variation in Natural and Experimental Populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, *20*(1), 49–71. <https://doi.org/10.2307/2406148>
- Spence, J. R., & Spence, D. H. (1988). OF GROUND-BEETLES AND MEN: INTRODUCED SPECIES AND THE SYNANTHROPIC FAUNA OF WESTERN CANADA. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, *120*(S144), 151–168. <https://doi.org/10.4039/entm120144151-1>
- Sztepanacz, J., & Houle, D. (2021). *Allometry constrains the evolution of sexual dimorphism in Drosophila across 33 million years of divergence* (Version 2, p. 15911585 bytes) [Data set]. Dryad. <https://doi.org/10.5061/DRYAD.H9W0VT4H6>
- Theodorou, P., Radzevičiūtė, R., Lentendu, G., Kahnt, B., Husemann, M., Bleidorn, C., ... Paxton, R. J. (2020). Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature Communications*, *11*(1), 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>
- Thomas, S. M., Simmons, G. S., & Daugherty, M. P. (2017). Spatiotemporal distribution of an invasive insect in an urban landscape: Introduction, establishment and impact. *Landscape Ecology*, *32*(10), 2041–2057. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0565-0>

- Timberlake, T. P., Vaughan, I. P., Baude, M., & Memmott, J. (2021). Bumblebee colony density on farmland is influenced by late-summer nectar supply and garden cover. *Journal of Applied Ecology*, *58*(5), 1006–1016. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13826>
- Tochen, S., Walton, V. M., & Lee, J. C. (2016). Impact of floral feeding on adult *Drosophila suzukii* survival and nutrient status. *Journal of Pest Science*, *89*(3), 793–802. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0762-7>
- Tonina, L., Mori, N., Sancassani, M., Dall’Ara, P., & Marini, L. (2018). Spillover of *Drosophila suzukii* between noncrop and crop areas: Implications for pest management. *Agricultural and Forest Entomology*, *20*(4), 575–581. <https://doi.org/10.1111/afe.12290>
- Trullas, S. C., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, *32*(5), 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>
- Tzortzakaki, O., Kati, V., Panitsa, M., Tzanatos, E., & Giokas, S. (2019). Butterfly diversity along the urbanization gradient in a densely-built Mediterranean city: Land cover is more decisive than resources in structuring communities. *Landscape and Urban Planning*, *183*, 79–87. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.11.007>
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., & Chabrierie, O. (2021). Effect of macroarthropods on *Drosophila suzukii* peri-oviposition events: An experimental screening. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *n/a*(*n/a*). <https://doi.org/10.1111/eea.13046>
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., Gabola, F., & Chabrierie, O. (2020). The firethorn (*Pyracantha coccinea*), a promising dead-end trap plant for the biological control of the spotted-wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*). *Biological Control*, *150*, 104345. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104345>
- Unterweger, P. A., Klammer, J., Unger, M., & Betz, O. (2018). Insect hibernation on urban green land: A winter-adapted mowing regime as a management tool for insect conservation. *BioRisk*, *13*, 1–29. <https://doi.org/10.3897/biorisk.13.22316>
- Vacas, S., Primo, J., Manclús, J. J., Montoya, Á., & Navarro-Llopis, V. (2019). Survey on *Drosophila suzukii* Natural Short-Term Dispersal Capacities Using the Mark–Release–Recapture Technique. *Insects*, *10*(9), 268. <https://doi.org/10.3390/insects10090268>
- Walbridge, M. R. (1997). EDITORIAL. *Urban Ecosystems*, *1*(1), 1–2. <https://doi.org/10.1023/A:1014307007437>

- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., ... Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive Pest of Ripening Soft Fruit Expanding its Geographic Range and Damage Potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>
- Welti, E. A. R., Zajicek, P., Frenzel, M., Ayasse, M., Bornholdt, T., Buse, J., ... Haase, P. (2022). Temperature drives variation in flying insect biomass across a German malaise trap network. *Insect Conservation and Diversity*, 15(2), 168–180. <https://doi.org/10.1111/icad.12555>
- White, S. N., Boyd, N. S., & Acker, R. C. V. (2012). Growing Degree-day Models for Predicting Lowbush Blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) Ramet Emergence, Tip Dieback, and Flowering in Nova Scotia, Canada. *HortScience*, 47(8), 1014–1021. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.47.8.1014>
- Wiman, N. G., Dalton, D. T., Anfora, G., Biondi, A., Chiu, J. C., Daane, K. M., ... Walton, V. M. (2016). *Drosophila suzukii* population response to environment and management strategies. *Journal of Pest Science*, 89(3), 653–665. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0757-4>
- World Urbanization Prospects—Population Division—United Nations. (n.d.). Retrieved June 10, 2022, from <https://population.un.org/wup/>
- Yeh, D. A., Drummond, F. A., Gómez, M. I., & Fan, X. (2020). The Economic Impacts and Management of Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): The Case of Wild Blueberries in Maine. *Journal of Economic Entomology*, 113(3), 1262–1269. <https://doi.org/10.1093/jee/toz360>
- Zerulla, F. N., Augel, C., & Zebitz, C. P. W. (2017). Oviposition activity of *Drosophila suzukii* as mediated by ambient and fruit temperature. *PLOS ONE*, 12(11), e0187682. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187682>

## SUPPLEMENTARY MATERIALS

**Supp. Mat. 1:** Picture of male individuals showing the 3 morphs considered in the analysis. (a) summer morph, (b) intermediate morph and (c) winter morph.

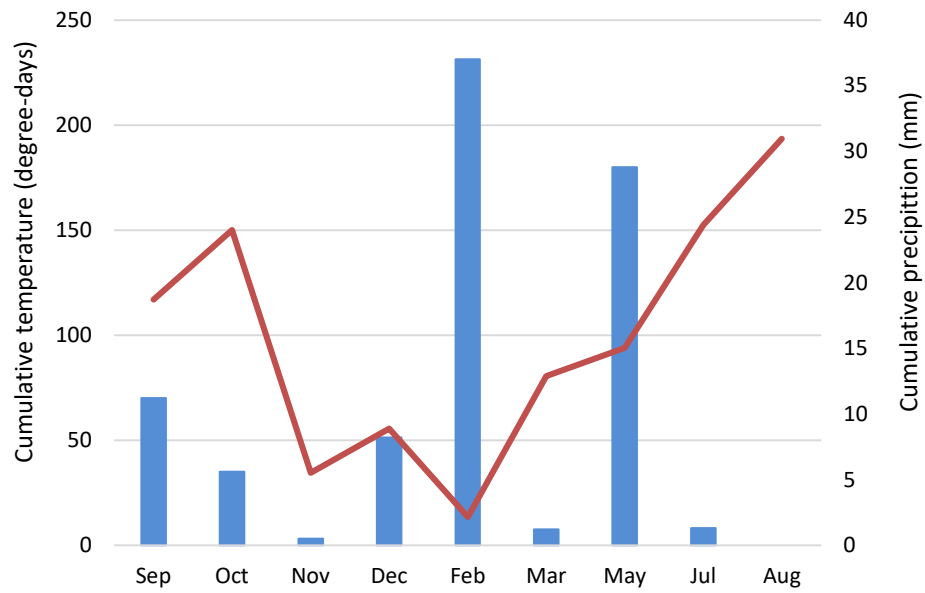




**Supp. Mat. 2:** list of the variables used in the study.

Category	Variable description	Unit	Code
Insects (in traps)	Abundance of <i>Drosophila suzukii</i>	individuals	DSabund
	Species richness of Drosophilidae	species	SRdroso
	Abundance of Drosophilidae	individuals	ABUNdroso
	Abundance of <i>D. suzukii</i> male	individuals	Dsmale
	Abundance of <i>D. suzukii</i> female	individuals	Dsfemale
	Abundance of <i>D. suzukii</i> summer morph	individuals	DSEstivale
	Abundance of <i>D. suzukii</i> intermediate morph	individuals	DSIntermed
	Abundance of <i>D. suzukii</i> winter morph	individuals	DSHiver
	Abundance of <i>D. suzukii</i> dark morph (intermediate + winter)	individuals	DSInt_Hiver
	Abundance of other non-drosophilidae arthropods	individuals	ABUNarth
Life traits of <i>D. suzukii</i>	Average wing surface area of <i>D. suzukii</i> female	mm <sup>2</sup>	WINGfem
	Average wing surface area of <i>D. suzukii</i> male	mm <sup>2</sup>	WINGmal
Local environment (5m-radius around traps)	Cover of tree layer (>8m)	%	TREE
	Plant species richness in tree layer	species	SRtree
	Cover of shrub layer (1-8m)	%	SHRUB
	Plant species richness in shrub layer	species	SRshrub
	Cover of herb layer (<1m)	%	HERB
	Plant species richness in herb layer	species	SRherb
	Cover of dead wood debris	%	DWOOD
	Cover of soil litter	%	LITTER
	Cover of waste	%	WASTE
	Cover of river	%	IoRIVER
	Cover of road	%	IoROAD
	Cover of building	%	IoBUILD
	Cover of trail	%	IoPATH
Number of fruiting plant species around the trap (radius = 10m)	species	NFRUIT	
Landscape (100m-radius around traps)	Cover of herbaceous strip	%	HSTRIP
	Cover of building	%	BUILD
	Cover of forest	%	WOOD
	Cover of crop	%	CROP
	Cover of trail	%	PATH
	Cover of water	%	WATER
	Cover of hedgerow	%	HEDGE
	Cover of private garden	%	GARDEN
	Cover of grassland	%	GRASS
	Cover of bare soil	%	SOIL
	Cover of road and paved surface	%	ROAD
Meteorology of the year (between the 1st January and the day of trap collection)	Cumulative temperatures >= 0, degree-days (year)	°C	TEMPCUMy
	Cumulative precipitation (year)	mm	RAINCUMy
	Mean of maximum temperatures (year)	°C	TEMPMAXy
	Mean of minimum temperatures (year)	°C	TEMPMINy
	Mean of mean temperatures (year)	°C	TEMPMEAy
	Highest temperature (year)	°C	TEMPTOPy
	Lowest temperature (year)	°C	TEMPLOWy
Number of frost days (year)	/	NFROSTy	
Meteorology of the sampling week	Cumulative temperatures >= 0, degree-days (week)	°C	TEMPCUMw
	Cumulative precipitation (week)	mm	RAINCUMw
	Mean of maximum temperatures (week)	°C	TEMPMAXw
	Mean of minimum temperatures (week)	°C	TEMPMINw
	Mean of mean temperatures (week)	°C	TEMPMEAw
	Highest temperature (week)	°C	TEMPTOPw
	Lowest temperature (week)	°C	TEMPLOWw
	Number of frost days (week)	/	NFROSTw

**Supp. Mat. 3:** meteorological characteristics of the sampling periods. Cumulative temperature (red line): sum of daily mean temperatures (>0°C) of the sampling week (degree-days). Cumulative precipitation (blue histograms): sum of precipitation of the sampling week (mm).



## Chapitre 2 : Vers des méthodes innovantes et durables de lutte biologique contre *D. suzukii* : le biocontrôle par les macroarthropodes locaux et les plantes-pièges

### Présentation du chapitre

La lutte conventionnelle basée essentiellement sur la lutte chimique contre *D. suzukii* est actuellement la plus utilisée à l'échelle mondiale mais est compromise en France notamment par l'interdiction du diméthoate en 2016, pesticide le plus efficace contre ce ravageur. La lutte biologique par les parasitoïdes a également été explorée, mais les parasitoïdes actuellement présents dans les écosystèmes français ne sont pas assez performants pour permettre une protection suffisante des cultures. Dans ce contexte, ce chapitre s'inscrit dans une recherche de solutions alternatives de protection des fruits cultivés contre *D. suzukii*.


### 1. Prédation et impact des macroarthropodes locaux sur le comportement de ponte de *D. suzukii*

L'impact de la biodiversité locale, notamment en macroarthropodes, dans la lutte contre *D. suzukii* reste peu étudié. Cette biodiversité peut pourtant représenter un outil intéressant pour contrôler les populations du ravageur. Cette partie 1 du Chapitre 2 a pour objectif d'améliorer les connaissances sur les relations existantes entre *D. suzukii* et la faune locale. Pour cela, nous avons comparé l'effet perturbateur de différents arthropodes locaux sur le comportement de ponte de *D. suzukii*, ainsi que leur capacité de prédation. Un panel de 16 espèces d'arthropodes, la plupart n'ayant jamais été étudiées sous l'angle de leurs relations avec *D. suzukii*, a été testé en conditions contrôlées et certains de leurs traits ont été mesurés. Les résultats ont permis de mettre en évidence l'impact de certaines espèces locales sur le ravageur en conditions expérimentales : des espèces très prédatrices (araignées, lithobie) entraînent une forte diminution du nombre de mouches adultes, tandis que d'autres espèces moins, voire non prédatrices de mouches (carabes, cloportes), entraînent une diminution du nombre d'œufs pondus. Une analyse des traits mesurés sur les arthropodes montre l'importance de la taille et de la mobilité, tant dans leur capacité

de prédation que dans leur perturbation du comportement de ponte de *D. suzukii*. Ces résultats, outre leur intérêt dans la connaissance des relations qu'entretient cette nouvelle espèce avec l'écosystème local, apportent des pistes intéressantes sur les espèces à tester pour une utilisation potentielle en lutte biologique.



## **Effect of macroarthropods on *Drosophila suzukii* peri-oviposition events: an experimental screening**

Romain Ulmer, Aude Couty, Patrice Eslin & Olivier Chabrerie\* 

Université de Picardie Jules Verne, Unité 'Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés', EDYSAN, UMR 7058 CNRS, 1 Rue des Louvels, 80037, Amiens Cedex 1 France

Accepted: 4 November 2020

*Key words:* spotted wing drosophila, biological invasion, egg-laying behavior, macroinvertebrates, pest fruit fly, predation, biological control, biocontrol agents, Diptera, Drosophilidae

### **Abstract**

Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), is an invasive pest which causes important damage to fruit crops, in particular in strawberry and cherry fields in Europe and North America. So far, its interactions with local fauna remain poorly studied, whereas they could give insights on the possibilities of biological control by using local predators. Indeed, no sustainable means of controlling populations of this fruit fly have been found, and alternative methods of pest management are needed. Here we compared the efficiency of 16 selected macroarthropods present in strawberry and cherry fields and farm structures from northern France. Most of them have never been tested against *D. suzukii* for their ability to disrupt its egg-laying behavior and/or to prey upon it under experimental conditions. A set of 17 morphological and behavioral traits potentially associated with the predation success of macroarthropods was measured. We counted nearly 16 000 eggs laid by female *D. suzukii* on artificial substrate in 1 008 experimental arenas. We observed an egg difference ranging from +65 to –98% in the presence of an arthropod, compared to control arenas (without arthropods), with an overall mean decrease of 44%. Some macroarthropod predatory species, mostly spiders (from the families Agelenidae, Salticidae, and Lycosidae) and the centipede *Lithobius forficatus* (L.), were efficient at killing the flies before they could lay eggs. Other species, such as the

carabids *Limodromus assimilis* (Pontoppidan) and *Poecilus cupreus* (L.), or the woodlouse *Porcellio scaber* (Latreille), reduced egg-laying despite a lower predation rate. The macroarthropods' traits mainly involved in predation and disruption of oviposition were the size of their body and their mobility. Our results add novel information about the acceptability of *D. sukuzii* as prey for common macroarthropods of the local fauna. This experimental approach provides a first pre-selection of promising macroarthropods that could be interesting in the control of *D. sukuzii* populations.

## Introduction

In the last 2 decades, the acceleration of intercontinental movement of species (Cini et al., 2014; Seebens et al., 2017), has led several invasive species to expand beyond their natural range (Catford et al., 2009). This is the case of the invasive pest *Drosophila suzukii* (Matsumura), a fruit fly native to southeast Asia that infests cultivated fruits such as cherries, strawberries, raspberries, and blueberries (Lee et al., 2011), as well as fruits of wild and ornamental plants (Poyet et al., 2015). It rapidly spread across Europe (Cini et al., 2012) and North America (Walsh et al., 2011), causing considerable damage and economic impacts (Asplen et al., 2015).

Whereas the majority of *Drosophila* species lay eggs in over-ripe and rotting fruit, *D. suzukii* preferentially lays its eggs on firm ripening fruit. Females use their serrated ovipositor (Atallah et al., 2014) to drill holes through the skin of the fruit (Hauser, 2011). The scar enables pathogens to access the fleshy tissues, thus causing the fruit to rot (and sometimes fall) prematurely (Walsh et al., 2011). Oviposition success is a critical step in the life cycle of *D. suzukii* and leads to the rotting process of attacked fruit. Thus, reducing oviposition frequencies is one tactic that can be employed in an SWD integrated pest management (IPM) program (Minks & Gruys, 1980; Seljåsen & Meadow, 2006). During oviposition activity, insects are visually exposed to other animals and more subject to predation risks (Lev-Yadun et al., 2004). In some crops such as strawberries, a significant proportion of fruits is lying on or close to the soil (Woltz & Lee, 2017), where ground-dwelling predators can impact *D. suzukii* by either killing them or disrupting their oviposition behavior.

Current management relies mainly on pesticide application (Walsh et al., 2011; Asplen et al., 2015), but this practice threatens the biodiversity of local natural enemies (Desneux et al., 2007). Perspectives of biological control of SWD by parasitoids have been explored, showing some promising results (Daane et al., 2016; Giorgini et al., 2019; Lee et al., 2019) despite studies tempering their efficiency (Iacovone et al., 2018). However, the use of parasitoids in Europe remains not fully satisfactory, because European larval parasitoid species are less efficient than the species originating from *D. suzukii*'s natural range (Chabert et al., 2012; Girod et al., 2018). Legislation in Europe is strict concerning the introduction of exotic species, hence the necessity to widen the fields of investigation to other natural and local enemies likely to disturb and/or regulate populations of *D. suzukii*.

The effects of local predators and competitors on *D. suzukii* have been poorly studied, although it can represent an environmentally safe alternative or complementary method. Predators can affect their prey in two ways: the consumptive effect, by which a predator directly affects the prey population by killing the individuals, and the non-consumptive effect, by which the presence of the predator influences some of the prey's traits such as physiology, behavior, and/or reproduction (McCauley et al., 2011; Hermann & Thaler, 2014; Sheriff & Thaler, 2014). The non-consumptive effect of predators can even extend to species that are not part of this predator's prey range (Fill et al., 2012). The consumptive effect of some commercially available predator species has already been studied in *D. suzukii* (Cuthberston et al., 2014; Gabarra et al., 2015; Englert & Herz, 2019), but the effects of local and naturally present predators and competitors remain widely unknown. Beside direct predation, they could also exert non-consumptive effects during the peri-oviposition period, by preventing the flies from laying eggs or by disturbing them when ovipositing. Biological control of *D. suzukii* populations by local fauna, although it has shown variable results (Woltz et al., 2015), some of which being promising (Renkema et al., 2015, Woltz et al., 2015, Woltz & Lee, 2017; Renkema & Cuthbertson, 2018; Bonneau et al., 2019), is still a much neglected tactic.

Our aim was to assess behavioral disruption or mortality occurring during peri-oviposition events of *D. suzukii* (Figure S1), with particular reference to fruits close to the ground. This was achieved by performing standardized bioassays under laboratory conditions with 16 selected macroarthropods from northern France naturally occurring in fruit crop systems. We also analyzed the role of various life traits of the arthropods on their ability to disturb or predate the pest fly. Our objectives were to provide a better understanding of the interactions between *D. suzukii* and the local fauna, and to screen effective predators and/or competitors amenable to the biological control of *D. suzukii*.

## **Materials and methods**

### **Biological material**

The laboratory strain of *D. suzukii* used was collected in the forest of Compiègne (France) in 2011 (see Poyet et al., 2014). *Drosophila suzukii* individuals were reared on a banana-based substrate (50 ml water, 200 g fresh banana, 15 g yeast, 15 ml ethanol, 10 g sugar, 10 g agar, and 2 g Methylparaben (Tegosept Dutscher,



Bernolsheim, France)). We used 4- to 8-day-old mated females for the experiments.

Sixteen species of macroarthropods were bioassayed between March and June, 2018. Two species were bought from Koppert Biological system (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands), three species were reared in our laboratory, and the others were collected in the field (Table S1). These species were chosen as they were common and either personally observed in fields of cultivated fruits (strawberry fields and fruit tree orchards) and in their surrounding environment (gardens and greenhouses in Normandie and Hauts-de-France regions) or already used by farmers for biocontrol purposes (Table S2) and may therefore have encountered *D. suzukii* in the field. They represented potential natural enemies (predator/parasitoids) of *D. suzukii*. We also chose to test the effects of a potential competitor of the same guild, as it has been shown that the presence of other *Drosophila* species' eggs can interfere with *D. suzukii*'s oviposition behavior (Shaw et al., 2018; Kidera & Takahashi, 2020). *Drosophila subobscura* (Collin) was chosen as a potential competitor, as it has been found concomitantly with *D. suzukii* in ripe fruits (Poyet et al., 2014). *Drosophila subobscura*'s eggs were easily distinguished from *D. suzukii*'s because of their noticeably shorter dorsal appendages. *Porcellio scaber* (Latreille) and *Pyrrhocoris apterus* (L.) are also two non-predator species that potentially compete with *D. suzukii* for access to the oviposition substrate.

### **Preliminary assays**

We chose to work with a standardized artificial substrate to prevent the food-quality heterogeneity caused by fresh fruit. Two weeks before the main experiment, preliminary experiments were carried out using several substrates made of various fruit juices (cherry, strawberry, raspberry, blueberry, and grape) to optimize the number of eggs laid. We chose a substrate made of jellied cherry juice (50 ml cherry juice (Pago, St Florian, Austria), 50 ml demineralized water, and 1.5 g agar, boiled and poured in the cup) as it showed the maximum number of eggs laid in a 24-h period (although the difference was only significant with blueberry juice; Figure S2).

### **Experimental design**

To assess the effect of macroarthropod species on *D. suzukii* oviposition, we used standardized experimental arenas containing three *D. suzukii* females and an oviposition substrate in presence or absence (control) of a macroarthropod individual

(Uiterwaal & DeLong, 2018). The bioassays were carried out by pairing one arena including a macroarthropod and one arena without macroarthropod (control) (Figure S3).

The experimental arena (Figure S3) consisted of a cylindrical plastic container (52 mm diameter, 73 mm high), with a small plastic cup in its center (19 mm diameter, 6 mm high). This cup contained the cherry-based substrate, allowing *D. suzukii* to lay eggs and to feed (*D. suzukii*, being synovigenic, need to feed to produce eggs every day; Plantamp et al., 2017). In order to allow for the natural behavior of the flies, we used an arena volume superior to the ones used by Certel & Kravitz (2012), Cuthberston et al. (2014), and Kidera & Takahashi (2020).

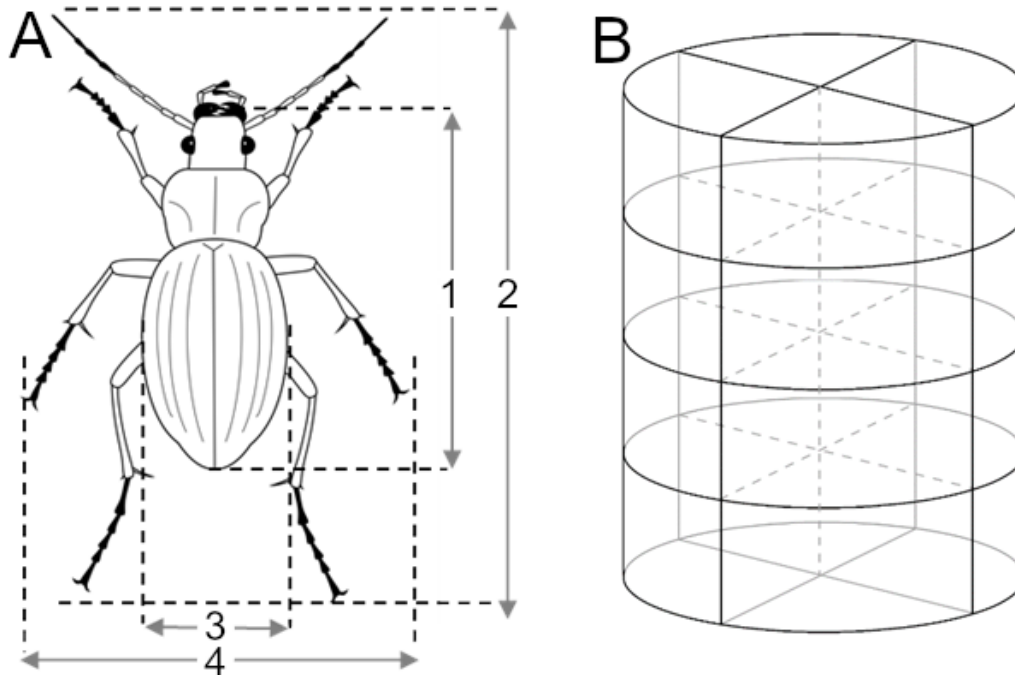
The macroarthropods were placed inside the arena 1 h before *D. suzukii* so they could recover from the stress due to handling. The pairs of arenas (macroarthropod and control treatments) were then incubated for 24 h, at a constant temperature of 20 °C and a L16:D8 photoperiod. The next day, the flies and the macroarthropods were removed from the arenas. The eggs laid and flies preyed upon were counted, as well as the fecal droppings left by the macroarthropod. The percentage of the substrate area that was degraded or eaten by the latter was evaluated by visual estimation. Seven to 50 paired replicates were realized depending on the availability of the assayed macroarthropod species (Table S1).

This set-up, although it is of course simplified compared to the reality of ecosystems in the field, provide the standardization needed to come to conclusions on the differences between the selected species. Assaying the arthropods in the exact same set-up allowed us to eliminate all interfering factors and to compare the result of the different species based only on their characteristics. The laying substrate being on the bottom of the arena, the flies were forced to land in order to access the substrate, mimicking the moment when, in a natural environment, they quit their hiding place and expose themselves to lay eggs on the surface of the fruits.

### **Morphological and behavioral traits of macroarthropods**

Morphological and behavioral traits of macroarthropods related to their predation or competitive ability were measured. For each bioassayed individual, we measured the length and width of the body with and without appendices (Figure 1A) with an M205C stereomicroscope, an MC170 HD camera, and the software Leica Application Suite (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). The mobility of

macroarthropods was quantified by placing them individually in an empty experimental arena (Figure 1B) that was divided into four horizontal and four vertical zones (16 zones in total, 9 689 mm<sup>3</sup> each). Upon introduction, arthropods were left to settle and recover from stress for 30 s and we then measured the numbers of crossed horizontal and vertical zones during 1 min. Arthropods were not re-used in a subsequent experiment.



**Figure 1.** (A) Measurements taken on macroarthropods (1 = length of the body, 2 = length of the body + appendices, 3 = width of the body, 4 = width of the body + appendices). (B) Partition of the experimental arena into 16 zones used to study macroarthropod mobility.

### Statistical analysis

In the preliminary tests, the numbers of eggs laid in the different fruit substrates were compared using Fisher-Pitman permutation tests. For each of the 16 macroarthropod species, the number of eggs laid by *D. suzukii* in control and in arthropod arenas were compared using Fisher-Pitman permutation tests stratified by the number of the control/arthropod pair. In order to provide a measure of egg variation in the presence of macroarthropods, the difference in the number of eggs between

control and arthropod-containing paired arenas was calculated (the variable 'DELTAEGG'). The effect of the assayed arthropod species on DELTAEGG was assessed using an ANOVA. Post-hoc comparisons of means were performed using Tukey's honestly significant difference (HSD) test. The effect of the arthropod species on the number of flies killed (variable 'PREDATION'), not following a normal distribution, was analyzed using a Kruskal-Wallis test. Post-hoc pairwise comparisons were performed with Mann-Whitney U tests and corrected using the Bonferroni-Holm method (all tests:  $\alpha = 0.05$ ).

A principal component analysis (PCA) ordination of macroarthropods trait matrix (504 macroarthropod individuals  $\times$  17 morphological and behavioral traits) was used to examine trait variations within and between macroarthropod species. The first axis of the PCA was rotated by variable DELTAEGG in order to make the egg gradient of *D. suzukii* coincide with the main functional trait gradient of macroarthropods.

The influence of macroarthropod trait variables on *D. suzukii* egg laying (DELTAEGG) and predation (PREDATION) was examined using mixed models (GLMMs) at the individual level (n = 504 macroarthropod individuals) and generalized linear models (GLMs) at the species level (n = 16 arthropod species) to investigate intra- and inter-species functional drivers affecting *D. suzukii* egg-laying behavior and survival.

**Table 1** Influence of macroarthropod traits on *Drosophila suzukii* egg-laying behavior and predation at the scale of macroarthropod individuals (n = 504) and species (n = 16). Species was used as a random factor in mixed models. See Figure 4 for explanation of the acronyms.

Scale	Dependent variables	Explanatory variables <sup>1</sup>	Model parameters								
Individual	Mixed models (= no. egg control – no. egg treatment)		F	Estimate	SE	d.f.	t	P	AICc		
		DELTAEGG	Model constant	0.11	1.001	3.026	17.85	0.33		0.75	4250.10
		PREDATION		27.27	5.746	1.100	129.54	5.22		<0.001	
	PREDATION (no. killed drosophilas)		6.45	0.246	0.097	114.56	2.54	0.012	913.03		
		Model constant	6.15	0.871	0.351	21.31	2.48	0.022			
		LONGBODY	6.98	0.062	0.023	309.66	2.64	0.009			
	WIDETOT	10.33	-0.016	0.005	439.87	-3.21	0.001				
Species	GLMs		Wald $\chi^2$	B	Standard residual	d.f.	P	AICc			
		DELTAEGG ( $\log_{10}$ -transformed)	Model constant	243.17	1.40	0.090	1	<0.001	11.58		
			MOVEVERTI	19.37	-0.15	0.035	1	<0.001			
		PREDATION ( $\sqrt{x}$ -transformed)	Model constant	15.07	0.91	0.235	1	<0.001	29.85		
			MOVEHORI	23.79	0.13	0.026	1	<0.001			
			MOVEVERTI	26.25	-0.32	0.063	1	<0.001			
	AREABODY	7.91	-0.02	0.006	1	0.005					

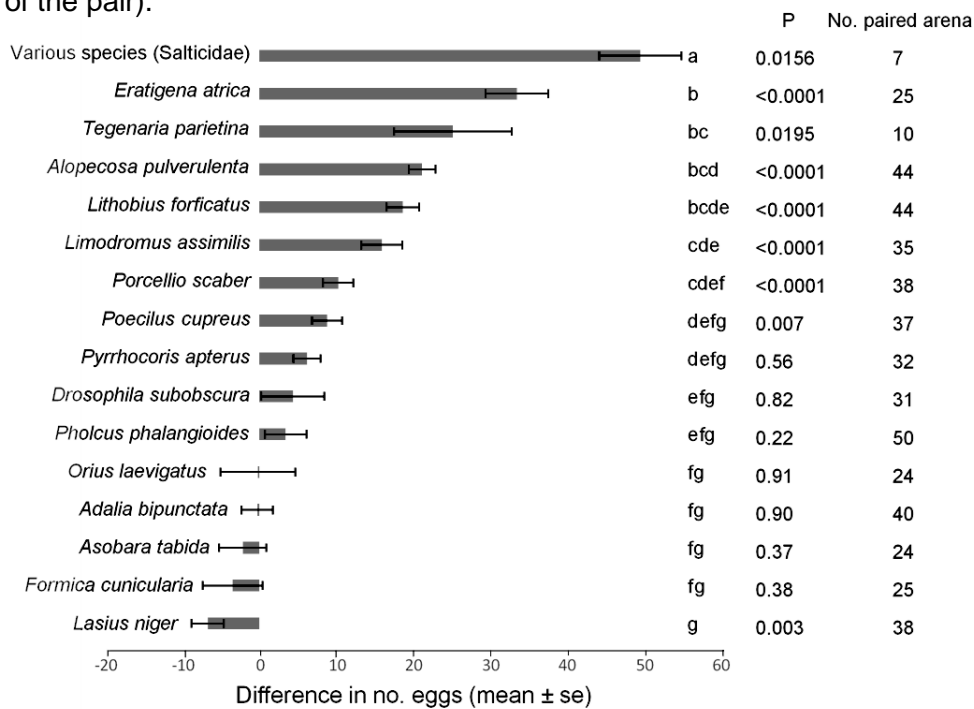
In individual-scale models the species was introduced as a random effect term to account for the nested relationship between macroarthropod individuals and species in the experimental design. In species-scale models, the mean matrix of arthropod trait variables was used. The homoscedasticity of models was checked using biplots of residuals and model predictions. The most significant models were retained after a backward selection of explanatory variables and using the corrected version of the second-order Akaike information criterion (AICc).

Univariate analyses were performed with IBM-SPSS v.24.0 (IBM, Armonk, NY, USA) and multivariate ones with PC-ORD v.7.03 (McCune & Mefford, 2016). The variables were checked for normality and transformed ( $\log_{10}$  or  $\sqrt{x}$ ; see Table 1) when necessary prior to analyses. All other analyses were performed with R v.3.3.3 (R Core Team, 2018). Artworks were made with GIMP v.2.8.22 (<https://www.gimp.org/>).

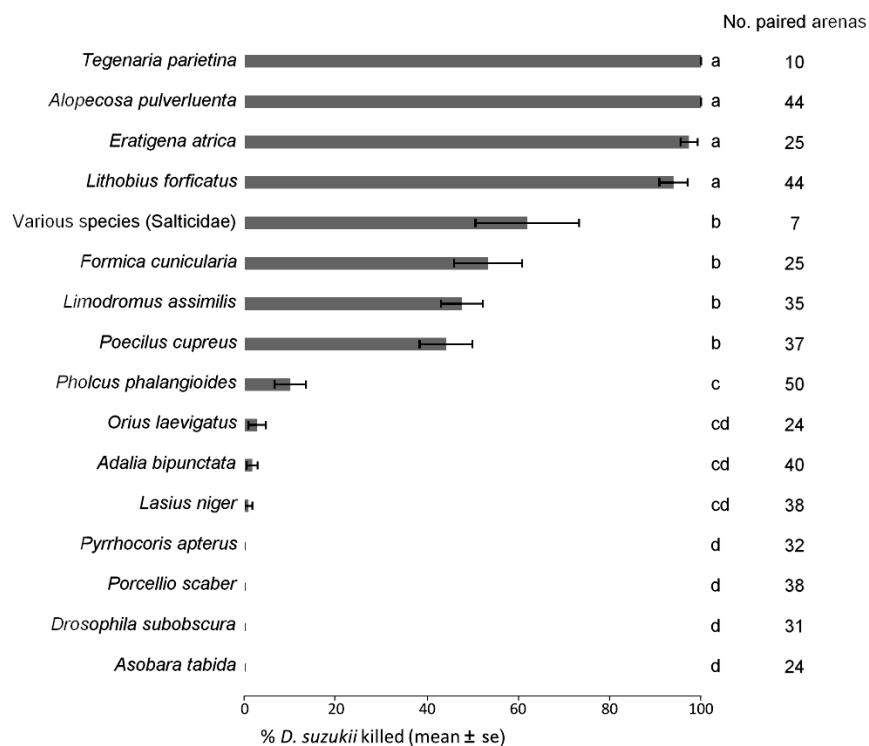
## Results

In total, 15 926 eggs of *D. suzukii* were counted in the 1 008 bioassays, corresponding to 504 paired control-arthropod arenas and involving 16 macroarthropod species. A total of 10 232 eggs was found in control arenas and 5 694 in arthropod-containing arenas, corresponding to an overall egg decrease of 44.4% in the presence of macroarthropods. The mean difference in numbers of eggs between control and arthropod treatments and the mean percentage of *Drosophila* killed by each arthropod species are detailed in Figures 2 and 3, respectively. Globally, predators belonging to Araneae (except *Pholcus phalangioides* Füssli), Carabidae, and Myriapoda had a significant negative effect on *D. suzukii*, both on its egg-laying behavior and its survival. Salticidae and Lycosidae spiders captured the flies quickly, sometimes in the first 5 min after the introduction of the flies in the arenas. The woodlouse *P. scaber* did not affect the survival of the flies, but had a significant negative effect on the number of eggs they laid. This species was the only one that ate a part of the substrate (R Ulmer, pers. obs.), possibly including eggs laid by the flies. The ants *Formica cunicularia* (Latreille) and *Lasius niger* (L.) had a positive effect (facilitation) on the egg-laying behavior of *D. suzukii*, though only significant for *L. niger*. For *F. cunicularia* this positive trend was present despite a relatively strong predation (>50% of the flies were killed, on average, counteracting the positive effect of the ant on the number of eggs laid).

**Figure 2.** Mean ( $\pm$  SE;  $n = 7-50$ ) differences in numbers of eggs laid by three *Drosophila suzukii* females in 24 h in absence (control) vs. presence (treatment) of one macroarthropod individual for each of the 16 taxa tested. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD tests:  $P > 0.05$ ). The P-values refer to comparisons of mean numbers of eggs laid in absence vs. presence of an arthropod (Fisher-Pitman permutation tests stratified by the name of the pair).



**Figure 3.** Mean ( $\pm$  SE;  $n = 7-50$ ) percentage of *Drosophila suzukii* females killed by each of 16 macroarthropod taxa. Means followed by different letters are significantly different (Mann-Whitney U tests:  $P < 0.05$ ).



The first axis of the PCA performed on the macroarthropod trait matrix and rotated by variable DELTAEGG (Figure 4, Table S3) displays macroarthropod species with either no influence – *D. subobscura*, *Orius laevigatus* (Fieber), *P. apterus*, *Adalia bipunctata* (L.), and *Asobara tabida* (Nees) – or a positive influence (*L. niger* and *F. cunicularia*) on the number of eggs laid by *D. sukuzii* and/or survival on the left part of the axis. Arthropod species affecting negatively *D. sukuzii* laying behavior and survival – *Limodromus assimilis* (Pontoppidan), *Alopecosa pulverulenta* (Clerck), *Tegenaria parietina* (Fourcroy), *P. scaber*, *Poecilus cupreus* (L.), *Eratigena atrica* (CL Koch), *Lithobius forficatus* (L.) – are displayed along the right part of the axis (Figure 4A, Table S3). This axis was negatively associated (Figure 4B) with vertical movements (MOVEVERTI) and positively with decrease in *D. sukuzii* eggs (DELTAEGG) and death (PREDATION), as well as the number of legs of the arthropods (NLEG) and body size variables (AREABODY, LONGBODY, and WIDEBODY). Thus, axis 1 represented a gradient of macroarthropod impact on *D. sukuzii* in relation to predation behavior and space occupancy (body size variables).

The second axis of the PCA separated species based on the length of their appendices (LONGAPP, WIDEAPP, LONGTOT, WIDETOT, AREATOT, and APPENDMAX). This individualized the spider species based on the length of their legs; *P. phalangioides* is far on this axis (upper part of the PCA diagram), as well as, to a lesser extent, the Agelenidae spiders (*E. atrica* and *T. parietina*). These latter spiders are separated from smaller spiders (Salticidae species, *A. pulverulenta*) and other short-legged arthropods. This axis was neither correlated with DELTAEGG nor with PREDATION (see Table S3) as *P. phalangioides* had a very low impact on the number of *D. sukuzii* egg laid and adult flies killed.

At the individual scale (n = 504 samples; Table 1), the difference in the number of eggs laid between control and arthropod treatments (DELTAEGG) increased with predation and macroarthropods width (including appendices). Predation efficiency (PREDATION) was negatively influenced by total width (body + appendices) and positively by the body length (LONGBODY) of arthropods. At the species scale (n = 16 species; Table 1), macroarthropod species with high vertical mobility were poor disrupters of *D. sukuzii* laying behavior and were not efficient at killing the fly. Predation mainly increased in the presence of arthropod species moving horizontally.

## Discussion

The use of macroarthropods in the biological control of pests has long been successfully experimented with and used for many types of crop but its application to *D. suzukii* is only at an emergent stage. Our study included a range of taxonomic and trophic groups of macroarthropods and showed an overall egg decrease of 44% in the presence of arthropods, all species pooled. This first experimental approach showed that, although the potential of natural biological control by local arthropods of *D. suzukii* may have been underestimated in past and present IPM programs, it could be considered as an interesting management tool in the near future (Haye et al., 2016; Woltz & Lee, 2017) when combined with other sustainable and pesticide-free methods of pest control (Ulmer et al., 2020). The role of macroarthropod diversity within and surrounding fruit fields should be evaluated and understood for potential suppression of the activity of *D. suzukii* populations. A first step in understanding the role of functional groups of macroarthropods in pest control is to examine the relationships between their traits and egg-laying activity and survival of the fly.

Overall, large predators (spiders, centipedes, and ground beetles) were the most effective, as they both inhibited *D. suzukii* egg-laying behavior and killed the flies. This was confirmed by the PCA showing convergences between egg reduction, predation, and arthropod body size variables along axis 1, and by the individual scale model which showed that predation ability and width of the body of arthropods were good predictors of egg reduction. The only exception was the spider *P. phalangioides*, for which predation and egg-laying disruption successes decreased with the individual size [negative correlations between predation and total length of the individual (body + appendices) in this species:  $r = -0.33$ ,  $P = 0.019$ ]. However, Nentwig (1983) as well as Jackson & Brassington (1987) showed that *P. phalangioides* is a predator of *Drosophila melanogaster* Meigen. These results could be due to our experimental setup not being the most suitable for the longest-legged individuals. The predation efficiency of this spider upon *D. suzukii* should be assayed in a more adapted set-up with a larger arena. Among the three other web building spiders assayed, only the Salticidae spiders had already been shown feeding on *D. suzukii* (Schmidt et al., 2019). Wolf et al. (2018) found *D. suzukii* DNA in the guts of Agelenidae spiders but the species concerned were not stated in their paper. There are also records of *Tegenaria domestica* (Clerck) (Pekár et al., 2016) and *E. atrica* (Nentwig, 1983) feeding on *D.*



*melanogaster* adult individuals.

Apart from web-building spiders, the other efficient predators were ground-dwelling species (centipedes, carabid beetles, and wolf spiders), which most likely explained the positive influence of horizontal movements on the percentage of killed flies. Some records of the centipede *L. forficatus* feeding on *Drosophila hydei* Sturtevant (Rall et al., 2011) or *Lithobius* sp. feeding on *D. melanogaster* (Eitzinger et al., 2014) have been published, but our study seems to be the first one reporting this species feeding on *D. suzukii*. Similarly, the wolf spider *A. pulverulenta* has been observed feeding on fruit flies (Guo et al., 2006), but not on *D. suzukii* specifically. Ballman et al. (2017) captured carabid beetles in blueberry orchards where *D. suzukii* caused damage, and observed the species *Bembidion quadrimaculatum* (L.) and *Pterostichus mutus* (Say) feeding on *D. suzukii* pupae in the laboratory. We found no evidence of previous observations of *L. assimilis* feeding on any fruit fly species. Several studies document adult *P. cupreus* feeding on adult *D. melanogaster* (Lang & Gsödl, 2001) and larvae feeding on *D. melanogaster* pupae (Lövei et al., 1985) and our work seems to be the first one documenting one of these species feeding on *D. suzukii*. The woodlouse *P. scaber* did not kill any adult flies but stayed on the experimental cup most of the time and ate some of the substrate. This competition for the same trophic resource could have disturbed the egg-laying activity of *D. suzukii*. Moreover, there are records of predation on pupae of several *Drosophila* species by the genus *Porcellio* (Edney et al., 1974), suggesting they could also eat some of the fly eggs.

Small predators (*A. bipunctata*, *O. laevigatus*, and ant species) were less efficient, if at all, as egg-laying disruptors or predators of adult flies. This is shown by their distribution toward the origin of the axis 1 of the PCA and the positive influence of the width on the response variables in the individual scale models. *Adalia bipunctata* and *O. laevigatus* are frequently used in biological pest control. The two-spot ladybug is traditionally used to control aphid populations. It is a specialized predator of this pest, but even if its impact upon *D. suzukii* was limited, we observed unexpected cases of predation on adult flies. *Orius laevigatus*, as other *Orius* species, is usually used to control thrips populations, but Cuthberston et al. (2014) demonstrated that it is able to prey upon *D. suzukii* adults, and is even relatively effective at it. However, in our study, its impact on both the egg-laying behavior and the survival of the flies was negligible. Differences in the experimental protocol (e.g., a shorter interaction time, 24 vs. 72 h)

could explain these different results.

*Lasius niger* had a stimulating effect on *D. suzukii* egg-laying behavior without effective predation but with a possible disturbance as the ants unsuccessfully tried to attack the flies (observations during the experiments). *Formica cunicularia* only showed a trend to increase the number of eggs laid by the pest, but with a relatively important predation rate. This was unexpected, these ants being predators of a large range of prey, including fruit flies (Wong et al., 1984). This stimulating effect of ants on laying behavior does not seem to be scientifically documented, but formic acid produced by ants is known to be attractant for *D. suzukii* (Kleiber et al., 2014) and could have contributed to this stimulation. As ants are commonly present in fruit plantations, this potential effect needs to be studied further.

Interestingly, our study showed no influence of the presence of *A. tabida* on the oviposition of *D. suzukii*. One previous study (Lefèvre et al., 2012) showed that the presence of parasitoids led to a reduction in *D. melanogaster* oviposition behavior. It was interpreted as a defense mechanism against wasp parasitism, whereby the fly would show behavioral avoidance to compensate for its poor physiological defense against the parasitoid wasps. The fact that the number of eggs laid by *D. suzukii* was not different when *A. tabida* was present could suggest the presence of other (non-behavioral) defense mechanisms against *A. tabida*, for example, physiological adaptations, which could explain the avoidance of the European strain of *A. tabida* for non-native *D. suzukii* (Chabert et al., 2012).

Whereas egg reduction in the presence of some arthropod species was mostly caused by direct predation (most of the flies were killed before they could lay eggs), some other species seemed to also have a non-negligible non-consumptive effect on the flies. This concerned the species which significantly reduced the number of eggs laid but without a high predation rate. Three species fall into this category, the woodlouse *P. scaber* and the ground beetles *L. assimilis* and *P. cupreus*. The non-consumptive effect of *P. scaber* was not clear. Even if this species reduced the number of eggs without killing any fly, it also ate parts of the substrate that possibly contained eggs. The two beetle species could also have had a non-consumptive effect, as they both reduced the number of eggs by more than 60% whereas they killed less than 50% of the flies, without consuming the substrate. This non-consumptive effect on *D. suzukii* egg-laying behavior, if this is truly one, could be linked to several potential cues. Visual cues could be used by the flies, implying that they can visually differentiate the assayed

species. Tactile cues could also be used by *D. suzukii* as the arthropods moved in the container, causing vibration of the laying substrate and/or direct contact with the flies. Finally, *D. suzukii* egg-laying behavior may have been disrupted by the odor emitted by the arthropods. Ground beetles of the Carabidae family are known to produce strongly scented substances (Moore, 1979).

Our experimental set-up, by confining the triad *D. suzukii*-predator-substrate in a reduced volume, tends to mimic the moment at which the fly may encounter its potential enemies on the fruit during oviposition. The fact that there was a gradient of impact between individuals of the same predatory species, some of them not having killed any flies after 24 h whereas others killed the three flies, shows that the *D. suzukii* females were still able to fly freely in the arena, and had the possibility to stay out of reach of the arthropods if needed. Promiscuity is likely to have artificially increased the impact of the arthropods which are prone to utilize the resources that are available, but our experimental set-up was not designed to reflect the reality of the field characterized by a network of multi-interacting species and great variety and variability of environmental conditions. Nonetheless, our results can be seen as a first step into identifying species of interest as potential biocontrol agents against *D. suzukii*.

## **Conclusions**

The dominant use of conventional chemical methods in fruit agriculture may hide the potential role of local macroarthropods in the regulation of *D. suzukii* populations in fruit fields. Our study showed the potential of this unexplored ecosystem component in the biological control of *D. suzukii*. We observed various effects of local macroarthropods on *D. suzukii* peri-oviposition events leading to a reduction of the number of eggs laid by the pest. Our results do not only show a fundamental interest in understanding the relationships between a new exotic species and the local macroarthropod fauna but are also valuable in an applied context by presenting clues for future prospects in the biological control of *D. suzukii*. Among the 16 arthropod species assayed, spiders seem to be the most promising for prospective studies. Agelenidae spiders (*T. parietina* and *E. atrica*) are web-building spiders living inside houses or cellars, also in greenhouses and post-harvest storage buildings. Lycosidae spiders such as *A. pulverulenta* showed a strong efficiency against *D. suzukii* and present the benefit of being already present in agrosystems such as strawberry fields (R. Ulmer and O. Chabrierie, pers. obs.). Indeed, rather than inundative biological

control ('flooding' the plantation with a lot of control agents), conservative biological control would be more relevant (as suggested by Woltz et al., 2015). This strategy implies fostering the presence of effective agents in concerned agrosystems in promoting the appropriate biodiversity in lands surrounding the fields. This is supported by the poor efficiency of two commercially available species, *A. bipunctata* and *O. laevigatus*. With suitable agricultural practices, habitat management, and the creation of suitable ecological infrastructures in the agricultural landscape, the natural enemies of *D. suzukii* could find resources such as alternative prey or shelter (Landis et al., 2000), thus increasing their populations where needed. Further studies should now focus on the evaluation of the predation on other life stages of the fly (eggs, larvae and pupae) which is also an important part of the biological control of the pest, as well as confirming the efficiency of these arthropods in the field.

### **Acknowledgements**

Yvelise Fourdrain, Françoise Dubois and Nicolas Lamotte are thanked for technical assistance. Charles Vincent is thanked for his critical comments on the manuscript and revision of the English text.

**Funding:** This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors. The authors report no conflicts of interest.

**Contribution of authors:** Chabrierie O, Couty A, Eslin P and Ulmer R conceived and designed research. Chabrierie O and Ulmer R conducted experiments. Chabrierie O and Ulmer R analyzed data. Chabrierie O, Couty A, Eslin P and Ulmer R wrote the manuscript.

### **References**

- Asplen MK, Anfora G, Biondi A, Choi DS, Chu D et al. (2015) Invasion biology of spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science* 88: 469–494.
- Atallah J, Teixeira L, Salazar R, Zaragoza G & Kopp A (2014) The making of a pest: the evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132840.

- Ballman ES, Collins JA & Drummond FA (2017) Pupation behavior and predation on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) pupae in Maine wild blueberry fields. *Journal of Economic Entomology* 110: 2308–2317.
- Bonneau P, Renkema J, Fournier V & Firlej A (2019) Ability of *Muscidifurax raptorellus* and other parasitoids and predators to control *Drosophila suzukii* populations in raspberries in the laboratory. *Insects* 10: 68.
- Catford JA, Jansson R & Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22–40.
- Certel SJ & Kravitz EA (2012) Scoring and analyzing aggression in *Drosophila*. *Cold Spring Harbor Protocols* 2012: pdb-prot068130.
- Chabert S, Allemand R, Poyet M, Eslin P & Gibert P (2012) Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control* 63: 40–47.
- Cini A, Ioriatti C & Anfora G (2012) A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bulletin of Insectology* 65: 149–160.
- Cini A, Anfora G, Escudero-Colomar LA, Grassi A, Santosuosso U et al. (2014) Tracking the invasion of the alien fruit pest *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science* 87: 559–566.
- Cuthbertson AGS, Blackburn LF & Audsley N (2014) Efficacy of commercially available invertebrate predators against *Drosophila suzukii*. *Insects* 5: 952–960.
- Daane KM, Wang XG, Biondi A, Miller B, Miller J et al. (2016) First exploration of parasitoids of *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological control agents. *Journal of Pest Science* 89: 823–835.
- Desneux N, Decourtye A & Delpuech JM (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology* 52: 81–106.
- Edney EB, Allen W & McFarlane J (1974) Predation by terrestrial isopods. *Ecology* 55: 428–433.
- Eitzinger B, Unger EM, Traugott M & Scheu S (2014) Effects of prey quality and predator body size on prey DNA detection success in a centipede predator. *Molecular Ecology* 23: 3767–3776.
- Englert C & Herz A (2019) Acceptability of *Drosophila suzukii* as prey for common predators occurring in cherries and berries. *Journal of Applied Entomology* 143:

387–396.

- Fill A, Long EY & Finke DL (2012) Non-consumptive effects of a natural enemy on a non-prey herbivore population. *Ecological Entomology* 37: 43–50.
- Gabarra R, Riudavets J, Rodríguez GA, Pujade-Villar J & Arnó J (2015) Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. *BioControl* 60: 331–339.
- Giorgini M, Wang XG, Wang Y, Chen FS, Hougardy E et al. (2019) Exploration for native parasitoids of *Drosophila suzukii* in China reveals a diversity of parasitoid species and narrow host range of the dominant parasitoid. *Journal of Pest Science* 92: 509–522.
- Girod P, Borowiec N, Buffington M, Chen G, Fang Y et al. (2018) The parasitoid complex of *D. suzukii* and other fruit feeding *Drosophila* species in Asia. *Scientific Reports* 8: 11839.
- Guo JY, Lövei GL, Wan FH & Han ZJ (2006) Survival and development of the wolf spider *Alopecosa pulverulenta* feeding on cotton aphid *Aphis gossypii* propagated on transgenic cotton. *Acta Entomologica Sinica* 49: 792–799 (in Chinese).
- Hauser M (2011) A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science* 67: 1352–1357.
- Haye T, Girod P, Cuthbertson AGS, Wang XG, Daane KM et al. (2016) Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *Journal of Pest Science* 89: 643–651.
- Hermann SL & Thaler JS (2014) Prey perception of predation risk: volatile chemical cues mediate non-consumptive effects of a predator on a herbivorous Insect. *Oecologia* 176: 669–676.
- Iacovone A, Ris N, Poirié M & Gatti JL (2018) Time-course analysis of *Drosophila suzukii* interaction with endoparasitoid wasps evidences a delayed encapsulation response compared to *D. melanogaster*. *PloS One* 13: e0201573.
- Jackson RR & Brassington RJ (1987) The biology of *Pholcus phalangioides* (Araneae, Pholcidae): predatory versatility, araneophagy and aggressive mimicry. *Journal of Zoology* 211: 227–238.
- Kidera H & Takahashi KH (2020) Chemical cues from competitors change the oviposition preference of *Drosophila suzukii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 168: 304–310.
- Kleiber JR, Unelius CR, Lee JC, Suckling DM, Qian MC & Bruck DJ (2014)

- Attractiveness of fermentation and related products to spotted wing drosophila (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology* 43: 439–447.
- Landis DA, Wratten SD & Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175–201.
- Lang A & Gsödl S (2001) Prey vulnerability and active predator choice as determinants of prey selection: a carabid beetle and its aphid prey. *Journal of Applied Entomology* 125: 53–61.
- Lee JC, Bruck DJ, Curry H, Edwards D, Haviland DR et al. (2011) The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science* 67: 1358–1367.
- Lee JC, Wang X, Daane KM, Hoelmer KA, Isaacs R et al. (2019) Biological control of spotted-wing drosophila (Diptera: Drosophilidae) – current and pending tactics. *Journal of Integrated Pest Management* 10: 13.
- Lefèvre T, de Roode JC, Kacsoh BZ & Schlenke TA (2012) Defence strategies against a parasitoid wasp in *Drosophila*: fight or flight? *Biology Letters* 8: 230–233.
- Lev-Yadun S, Dafni A, Flaishman MA, Inbar M, Izhaki I et al. (2004) Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. *BioEssays* 26: 1126–1130.
- Lövei GL, Monostori E & Andó I (1985) Digestion rate in relation to starvation in the larva of a carabid predator, *Poecilus cupreus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 37: 123–127.
- Matsumura S (1931) 6000 Illustrated Insects of Japan Empire. The Toko-Shoin, Tokyo, Japan.
- McCauley SJ, Rowe L & Fortin MJ (2011) The deadly effects of ‘nonlethal’ predators. *Ecology* 92: 2043–2048.
- McCune B & Mefford MJ (2016) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, v.7.03. MjM Software, Gleneden Beach, OR, USA.
- Minks AK & Gruys P (1980) Integrated Control of Insect Pests in the Netherlands. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Moore BP (1979) Chemical defense in carabids and its bearing on phylogeny. *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification* (ed. by TL Erwin, GE Ball, DR Whitehead & AL Halpern), pp. 193-203. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

- Nentwig W (1983) The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae). *Oecologia* 56: 132–139.
- Pekár S, Líznavá E & Řezáč M (2016) Suitability of woodlice prey for generalist and specialist spider predators: a comparative study. *Ecological Entomology* 41: 123–130.
- Plantamp C, Estragnat V, Fellous S, Desouhant E & Gibert P (2017) Where and what to feed? Differential effects on fecundity and longevity in the invasive *Drosophila suzukii*. *Basic and Applied Ecology* 19: 56–66.
- Poyet M, Eslin P, Héraude M, Le Roux V, Prévost G et al. (2014) Invasive host for invasive pest: when the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the american black cherry (*Prunus Serotina*) in Europe. *Agricultural and Forest Entomology* 16: 251–259.
- Poyet M, Le Roux V, Gibert P, Meirland A, Prévost G et al. (2015) The wide potential trophic niche of the Asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: the key of its invasion success in temperate Europe? *PLoS One* 10: e0142785.
- Obrycki JJ & Kring TJ (1998) Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology* 43: 295–321.
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rall BC, Kalinkat G, Ott D, Vucic-Pestic O & Brose U (2011) Taxonomic versus allometric constraints on non-linear interaction strengths. *Oikos* 120: 483–492.
- Renkema JM, Telfer Z, Garipey T & Hallett RH (2015) *Dalotia coriaria* as a predator of *Drosophila suzukii*: functional responses, reduced fruit infestation and molecular diagnostics. *Biological Control* 8: 1–10.
- Renkema JM & Cuthbertson AGS (2018) Impact of multiple natural enemies on immature *Drosophila suzukii* in strawberries and blueberries. *BioControl* 63: 719–728.
- Schmidt JM, Whitehouse TS, Green K, Krehenwinkel H, Schmidt-Jeffris R & Sial AA (2019) Local and landscape-scale heterogeneity shape spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) activity and natural enemy abundance: implications for trophic interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 272: 86–94.
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE et al. (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8: 1–9.



- Seljåsen R & Meadow R (2006) Effects of neem on oviposition and egg and larval development of *Mamestra brassicae* L: dose response, residual activity, repellent effect and systemic activity in cabbage plants. *Crop Protection* 25: 338–345.
- Shaw B, Brain P, Wijnen H & Fountain MT (2018) Reducing *Drosophila suzukii* emergence through inter-species competition. *Pest Management Science* 74: 1466-1471.
- Sheriff MJ & Thaler JS (2014) Ecophysiological effects of predation risk; an integration across disciplines. *Oecologia* 176: 607–611.
- Uiterwaal SF & DeLong JP (2018) Multiple factors, including arena size, shape the functional responses of ladybird beetles. *Journal of Applied Ecology* 55: 2429-2438.
- Ulmer R, Couty A, Eslin P, Gabola F & Chabrierie O (2020) The firethorn (*Pyracantha coccinea*), a promising dead-end trap plant for the biological control of the spotted-wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*). *Biological Control* 150: 104345.
- Walsh DB, Bolda MP, Goodhue RE, Dreves AJ, Lee J et al. (2011) *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management* 2: G1–G7.
- Wolf S, Zeisler C, Sint D, Romeis J, Traugott M & Collatz J (2018) A simple and cost-effective molecular method to track predation on *Drosophila suzukii* in the field. *Journal of Pest Science* 91: 927–935.
- Woltz JM, Donahue KM, Bruck DJ & Lee JC (2015) Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology* 139: 759–770.
- Woltz JM & Lee JC (2017) Pupation behavior and larval and pupal biocontrol of *Drosophila suzukii* in the field. *Biological Control* 110: 62–69.
- Wong TTY, McInnis DO, Nishimoto JI, Ota AK & Chang VCS (1984) Predation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) by the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 77: 1454–1458.

## Supporting information

**Table S1.** Details of the 16 selected macroarthropods used in the bioassays with *Drosophila suzukii*; n = number of bioassayed individuals

Species	Taxon (Family)	Common name	Origin	Function/diet	Life stage	n
<i>Adalia bipunctata</i>	Coleoptera (Coccinellidae)	Two-spot ladybug	Bought from Koppert B.V.	Predator	Larvae	40
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	Araneae (Lycosidae)	Wolf spider	Gardens and fields, Normandie	Predator	Adults	44
<i>Asobara tabida</i>	Hymenoptera (Braconidae)	Parasitoid wasp	Lab colony (EDYSAN, Amiens)	Parasitoid	Female adults	24
<i>Drosophila subobscura</i>	Diptera (Drosophilidae)	Fruit fly	Lab colony (EDYSAN, Amiens)	Phytophagous	Female adults	31
<i>Eratigena atrica</i>	Araneae (Agelenidae)	Giant house spider	Gardens and buildings, Amiens, Somme	Predator	Adult	25
<i>Formica cunicularia</i>	Hymenoptera (Formicidae)	Field ant	Amiens, Somme	Predator	Adult workers	25
<i>Lasius niger</i>	Hymenoptera (Formicidae)	Black garden ant	Gardens in Amiens, Somme	Predator	Adult workers	38
<i>Limodromus assimilis</i>	Coleoptera (Carabidae)	Black ground beetle	Thiérache, Aisne	Predator	Adults	35
<i>Lithobius forficatus</i>	Myriapoda (Lithobiidae)	Brown centipede	Parc du Grand Marais, Amiens, Somme	Predator	Adults	44
<i>Orius laevigatus</i>	Heteroptera (Anthracoridae)	Minute pirate bug	Bought from Koppert B.V.	Predator	Adults	24
<i>Pholcus phalangioides</i>	Araneae (Pholcidae)	Cellar spider	Gardens and buildings, Amiens, Somme	Predator	Adults	50
<i>Poecilus cupreus</i>	Coleoptera (Carabidae)	Harp ground beetle	Thiérache, Aisne	Predator	Adults	37
<i>Porcellio scaber</i>	Isopoda (Porcellionidae)	Rough woodlouse	Lab colony (EDYSAN, Amiens)	Polyphagous	Adults	38
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	Heteroptera (Pyrrhocoridae)	Firebug	Parc Saint Pierre, Amiens, Somme	Polyphagous	Adults	32
<i>Salticidae</i> (various species)	Araneae (Salticidae)	Jumping spider	Gardens, Amiens and Albert, Somme	Predator	Adults	7
<i>Tegenaria parietina</i>	Araneae (Agelenidae)	Wall house spider	Gardens and buildings, Amiens, Somme	Predator	Adults	10
Total						504

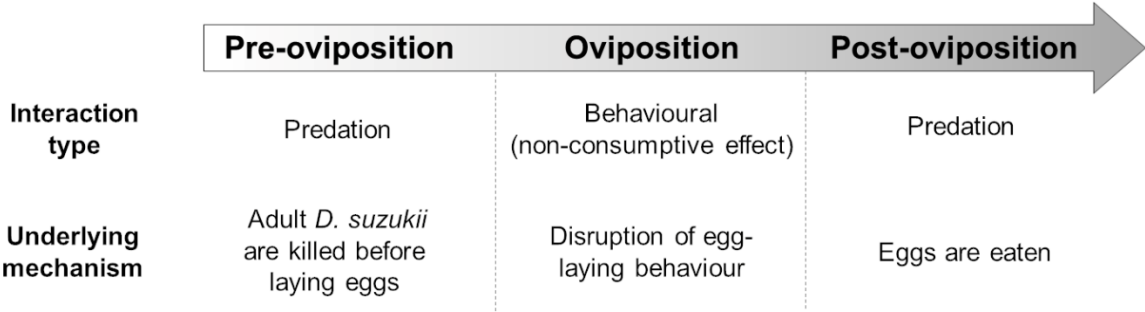
**Table S2.** Personal observations of the presence of macroarthropod species in agrosystems, farm structures, and gardens (Normandy and Hauts-de-France regions, northern France)

Species	Presence in				Used in biological control
	Strawberry fields: within plant tussocks, on fruit and on soil	Cherry orchards: in canopy and on trunk of fruit trees	Gardens with various fruits	Post-harvest storage buildings	
<i>Adalia bipunctata</i>	X	X	X		X (Obrycki & Kring 1998)
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	X		X		
<i>Asobara tabida</i>			X	X	
<i>Drosophila subobscura</i>	X	X	X	X	
<i>Eratigena atrica</i>	X		X	X	
<i>Formica cunicularia</i>	X	X	X		
<i>Lasius niger</i>	X	X	X		
<i>Limodromus assimilis</i>	X				
<i>Lithobius forficatus</i>	X		X		
<i>Orius laevigatus</i>					X (Cuthbertson et al 2014)
<i>Pholcus phalangioides</i>			X	X	
<i>Poecilus cupreus</i>	X				
<i>Porcellio scaber</i>	X	X	X		
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	X	X	X		
<i>Salticidae</i> (various species)	X	X	X	X	
<i>Tegenaria parietina</i>				X	

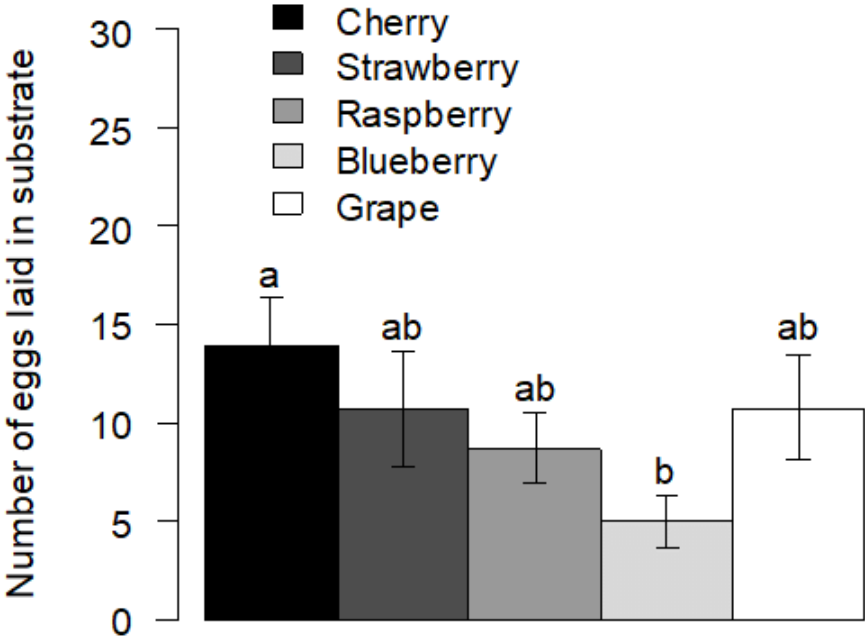
**Table S3.** Synthesis of the major results of the PCA. The main species and trait variables associated with PCA axes are shown (Pearson correlation coefficients; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.001$ )

PCA axis 1	
Negatively associated (left part of PCA diagram)	Positively associated (right part of PCA diagram)
Main traits variables	
MOVEVERTI (-0.478**)	LONGBODY (0.823**) LONGTOT (0.804**) AREABODY (0.785**) NLEG (0.694**) WIDEBODY (0.597**) LONGAPP (0.583**) APPENDMAX (0.571**) PREDATION (0.569**) WIDETOT (0.524**) AREATOT (0.480**) WIDEAPP (0.478**) DELTAEGG (0.456**) FECES (0.364**)
Species	
<i>Orius laevigatus, Asobara tabida, Drosophila subobscura, Lasius niger, Adalia bipunctata, Formica cunicularia, Pyrrhocoris apterus</i>	<i>Lithobius forficatus, Eratigena atrica, Pholcus phalangioides, Tegenaria parietina, Limodromus assimilis, Porcellio scaber, Alopecosa pulverulenta, Poecilus cupreus</i>
PCA axis 2	
Negatively associated (down part of PCA diagram)	Positively associated (upper part of PCA diagram)
Main traits variables	
FECES (-0.283**) MOVETOT (-0.257**) AREABODY (-0.252**) DISTURB (-0.246**) LONGBODY (-0.235**) NLEG (-0.232**) MOVEHORI (-0.224**) MOVEVERTI (-0.187**) WIDEBODY (-0.110*)	WIDEAPP (0.955**) WIDETOT (0.935**) APPENDMAX (0.918**) LONGAPP (0.902**) AREATOT (0.794**) LONGTOT (0.714**)
Species	
Other species	<i>Pholcus phalangioides, Eratigena atrica, Tegenaria parietina, Salticidae, Alopecosa pulverulenta</i>

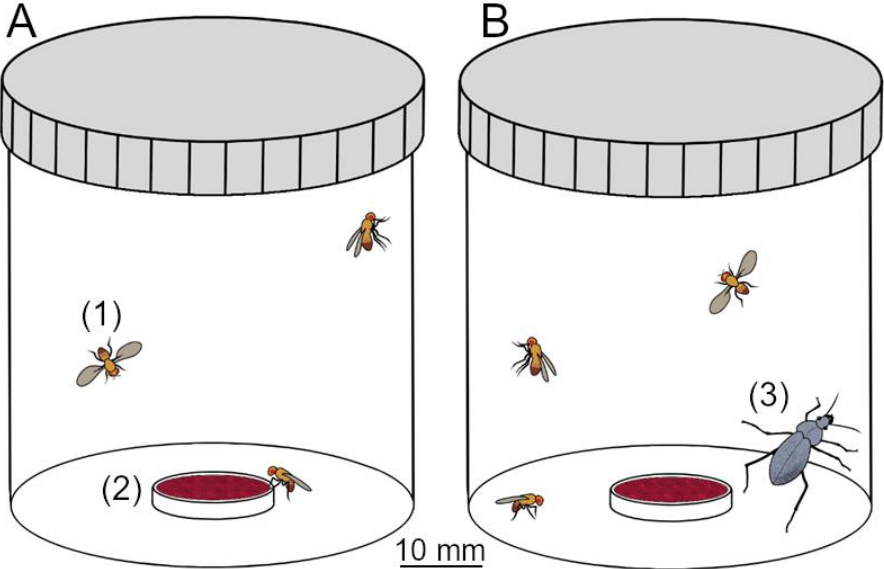
**Figure S1.** Interactions explaining egg-reduction during peri-oviposition events.



**Figure S2.** Mean (+ SE; n = 16) number of eggs laid on the various experimental substrates in preliminary assays. Substrates were made with the same recipe: 50 ml fruit juice, 50 ml demineralized water, and 1.5 g agar. Means capped with different letters are significantly different after correction with the Bonferroni-Holm method (Mann-Whitney U test:  $P < 0.05$ ).



**Figure S3.** Design of the paired experimental arenas (A = control, flies only; B = with macroarthropod) used in the bioassays; (1) adult female *Drosophila suzukii* (three per arena), (2) cherry-based substrate, and (3) test macroarthropod.



## **2. Le *Pyracantha* comme plante-piège pour réduire l'infestation des cultures de fruits par *D. suzukii***

Afin de diversifier le nombre d'outils disponibles dans la lutte contre *D. suzukii*, l'utilisation de plantes pièges a également été explorée. Ce sont des plantes qui, grâce à leur attractivité, détournent une partie des ravageurs d'une culture pour les concentrer dans une zone où leurs populations sont plus faciles à contrôler. Certaines plantes-pièges, appelées « dead-end trap plants » sont non seulement attractives mais également mortelles pour le ravageur. Dans ce cas, l'arthropode pond dans la plante-piège mais sa progéniture finit par y mourir avant d'atteindre le stade adulte. Des expériences menées il y a plusieurs années au sein de l'Unité EDYSAN ont montré qu'une espèce en particulier, le buisson ardent *Pyracantha coccinea*, semblait attractif pour *D. suzukii* mais ne permettait pas le développement des larves (Poyet et al., 2015), ce qui indique que cette espèce pourrait présenter un fort potentiel en tant que plante piège. Afin de confirmer cette idée, des expériences en conditions contrôlées et semi-contrôlées ont été réalisées. Un test de choix a été proposé aux mouches, qui pouvaient pondre dans les fruits de *Pyracantha* ou dans les fraises. L'analyse des résultats a montré une grande diminution du nombre d'œufs pondus (-47%) dans les fraises lorsque du *Pyracantha* est présent à proximité. En outre, lorsque *D. suzukii* pond dans les fruits de *Pyracantha*, 100% des larves succombent. Le développement des larves a également été étudié, et bien que tous les mécanismes ne soient pas encore compris, la consommation des fruits de *Pyracantha* par les larves de *D. suzukii* se traduit par une mélanisation et une rigidification de la cuticule des larves qui aboutit à leur mort. Cet effet du *Pyracantha* est très intéressant dans un contexte de lutte biologique, étant donné que cette plante ornementale pourrait représenter un outil de lutte efficace et peu coûteux sur le long terme.





ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

# Biological Control

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ybcon](http://www.elsevier.com/locate/ybcon)

## The firethorn (*Pyracantha coccinea*), a promising dead-end trap plant for the biological control of the spotted-wing Drosophila (*Drosophila suzukii*)



Romain Ulmer, Aude Couty, Patrice Eslin, Fausta Gabola, Olivier Chabrierie\*

Université de Picardie Jules Verne, Unité « Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés », EDYSAN, UMR 7058 CNRS, 1 rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex 1, France

### Abstract

The spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura 1931) (Diptera: Drosophilidae), is an invasive pest which causes important damage to fruit crops. Despite significant economic and environmental harm, no satisfactory means of control have been found yet. One interesting option for the biological control of *D. suzukii* is the use of dead-end trap plants. These are attractive plant species that divert the pest away from infesting the main crop while being lethal for its offspring. Here we explored the efficiency of the firethorn *Pyracantha coccinea* as a dead-end trap plant for *D. suzukii*. We conducted experiments both in controlled laboratory conditions and in greenhouses, offering conditions closer to the reality of the field. Our results show that the fruits of *P. coccinea* are highly attractive to *D. suzukii* while being invariably deadly for its offspring. The infestation rate of strawberries, a very attractive fruit commonly infested by *D. suzukii*, was reduced by 40% when firethorn fruits were present in the set-up. We also monitored the survival of *D. suzukii* offspring in *P. coccinea* fruits and observed that mortality occurred before pupation, mainly during the 2<sup>nd</sup> larval instar, along with a darkening of the larvae's cuticle. Our results demonstrate the potential of *P. coccinea* in the biological control of *D. suzukii*. Indeed, planting firethorn near fruit crops could offer an efficient, durable and low-maintenance solution to reduce the damages caused by *D. suzukii*.

### Keywords

fruit fly; trap crop; pest management; biological invasion; exotic species; strawberry

## Introduction

During the last decade, the invasive fly *Drosophila suzukii* (Matsumura 1931) (Diptera: Drosophilidae) has become one of the most damaging pests for soft small fruits crops in many regions of the world, such as Europe and North America (Asplen et al. 2015; Tait et al. 2018). This highly polyphagous pest can use a wide range of plant species as hosts: wild ones (Poyet et al. 2015; Kenis et al. 2016), as well as cultivated and ornamental ones (Lee et al. 2011; Poyet et al. 2015). While the majority of other *Drosophila* species lay eggs on over-ripe fruits, female *D. suzukii* possess a serrated ovipositor (Atallah et al. 2014) that allows them to penetrate the robust skin of healthy ripening fruits. Using the scars created in the fruit skin by the flies, pathogens (yeast and bacteria) can thus access the flesh of the fruit and, together with the activity of *D. suzukii* larvae, cause the fruit to decay prematurely (Walsh et al. 2011).

Finding control methods against *D. suzukii* is becoming imperative to reduce potential future economic loss (Bolda et al. 2010, De Ros et al. 2013; Keeseey et al. 2019). For instance, in the French region of Dordogne in 2013, *D. suzukii* caused the loss of 600 tons of strawberries, estimated to a total of 1.8 M€ and a shortfall of 9000 €/ha in cherry crops (CTIFL 2018). The use of chemicals is still currently the primary method to manage *D. suzukii*, but studies tend to show that this solution is not the most suitable one against this species (Walsh et al. 2011, Shaw et al. 2019), especially since insecticide resistance could emerge quickly among the pest populations living in treated crops (Gress and Zalom 2019). Moreover, the massive use of pesticides can threaten biodiversity, including local predators of agricultural pests (Desneux et al 2007). The use of parasitoids in the biological control of *D. suzukii* has been intensively studied and has shown promising results. However, particularly in Europe, efficient parasitoid species are mainly pupal ones such as *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani or *Trichopria drosophilae* Perkins (Chabert et al. 2012, Girod et al. 2018, Iacovone et al. 2018) and some research still needs to be done to find parasitoid species able to attack other life stages of *D. suzukii*. Some commercially available predators, such as species of the genus *Orius*, could represent an interesting alternative in combination with other methods to control populations of *D. suzukii* (Cuthbertson et al. 2014, Woltz et al. 2015, Gabarra et al. 2015, Renkema & Cuthbertson 2018). However, the potential use of plants, and particularly trap plants, in the biological control of *D. suzukii* has been poorly studied.

Plants have long been used as a means of biological control in crops, through different mechanisms such as the repulsion of the pest or attraction of predators (Parolin et al. 2012). Some of these plants, called trap plants, have been proposed as a means of biocontrol against *D. suzukii* (Poyet et al. 2015). Trap plants can attract, divert, intercept and/or retain the pest from the target crops (Hokkanen 1991, Javaid & Joshi 1995, Shelton & Badenes-Perez 2006). Trap plants are usually low value species planted next to higher value crops. By offering food or oviposition sites, they appear more attractive to the pest than the main crop, thus concentrating the pest population in the trap crop. Moreover, trap crops could also offer shelter and/or food to natural enemies of the pest (Shelton & Badenes-Perez 2006, Sarkar et al. 2018). Some trap plants, although acting as attractive hosts for the target pests, do not allow these pests to complete their life cycle on them. The pests can lay eggs on the plant but their offspring will not be able to develop and survive in the trap crop (Shelton & Nault 2004). These so called “dead-end trap plants” have already been shown to provide a promising way of controlling various pests such as Lepidopterans (van den Berg et al. 2001, Nibouche 2012, Badenes-Perez 2014) or nematodes (Vestergård 2019).

Studies on trap plants that could be efficient in the management of *D. suzukii* are rare. The work of Weißinger et al. (2019) gives clues about the potential of margins of blackberries that could act as trap crops around vineyards and Leach et al. (2019) studied the infestation of honeysuckle around blueberry field. A study made by Kenis et al. (2016) provides information on non-crop host plant species that may be highly infested by *D. suzukii*. However, these are conventional trap plants as they do not kill the pest, which may have counter-positive effects (Parker et al. 2013) by becoming reservoirs for the targeted pest. Indeed, as Parolin et al. (2012) stated, if the trap crop is not well managed, the populations of the pest could be higher with than without the trap crop, turning what was supposed to be a “sink” for the pest into a “source”. To avoid this potential adverse effect, we chose to work on a dead-end trap plant.

Poyet et al. (2015) tested the susceptibility of a wide variety of wild fleshy-fruited plant species from the North of France to *D. suzukii* infestation. For each one, the willingness of *D. suzukii* to lay eggs on the fruit was measured, as well as the number of live larvae after 7 days, and the number of adults emerging from the fruits. Among these tested plants, we chose a

species whose fruits showed a high attractiveness for *D. suzukii* but allowed the lowest pre-imaginal survival rate. According to the results of Poyet et al. (2015) (but see also Alhmedi et al. (2019) and Olazcuaga et al. (2019)) on *D. suzukii* host plants, several potential dead-end trap plants with a high attractivity and a low developmental suitability for the pest can be identified such as *Arum maculatum* L., *Cotoneaster salicifolius* Franch, *Gaultheria procumbens* L., *Phytolacca Americana* L., *Prunus lusitanica* L., *Prunus padus* L., *Pyracantha coccinea* M.Roem, *Ribes nigrum* L., *Rubia tinctorum* L. or *Symphoricarpos x chenaultii* Rehder.

We chose to work on the firethorn *Pyracantha coccinea* as this species is one of the species showing the best features as a dead-end trap plant. First, this species was shown to be very attractive to *D. suzukii* ( $2.28 \pm 0.48$  eggs laid per fruit after 24 hours of exposure to 3 mated females, corresponding to 1.10 eggs per cm<sup>2</sup> of fruit skin and 8.07 eggs per cm<sup>3</sup> of fruit, given that those fruits are very abundant on the plants; Poyet et al. 2015). Second, *P. coccinea* showed a mortality rate from egg to adult of 100% (Poyet et al. 2015). Third, *P. coccinea* is a robust ornamental shrub species, easy to maintain in a wide range of environments and it produces huge amounts of fruits, thus making it easy to set up and manage for farmers. Fourth, *P. coccinea* produces fruits from midsummer to the end of autumn, making its phenology compatible with late-fruiting crops such as late varieties of strawberries, raspberries and blackberries, for instance. Finally, this species is already present in a large number of countries. Indeed *P. coccinea* originates from Europe and temperate Asia (Armenia, Azerbaijan, Balkans peninsula, Georgia, Iran, Lebanon, Spain, Turkey, Ukraine) (Csurhes 2016). The species is not considered invasive in France (de Villalobos & Vázquez 2010) and could even be indigenous in some spots in the South of France since the prehistorical period (Tison & de Foucault 2014).

We wanted to know if adding a trap plant such as *P. coccinea* in strawberry production greenhouses or in the vicinity of cultivated fields could reduce the rate of fruit infestation by *Drosophila suzukii*. To investigate the potential of *P. coccinea* as an efficient trap plant, we initially tested the attractiveness of *P. coccinea* fruits to *D. suzukii* in the laboratory. To do so, we used experimental choice-test boxes with an attractive fruit, a strawberry. We also increased the spacing between the two plant species while remaining in laboratory experimental conditions in order to assess the impact of the distance on the preference of the

pest. We then conducted choice-tests in greenhouses with potted plants to offer conditions closer to the reality of the field. Finally, we monitored the development of *D. suzukii*'s offspring within the fruits of *P. coccinea* to investigate the fate of the progeny once the eggs have been laid in the fruits.

## Materials and Methods

### Biological material

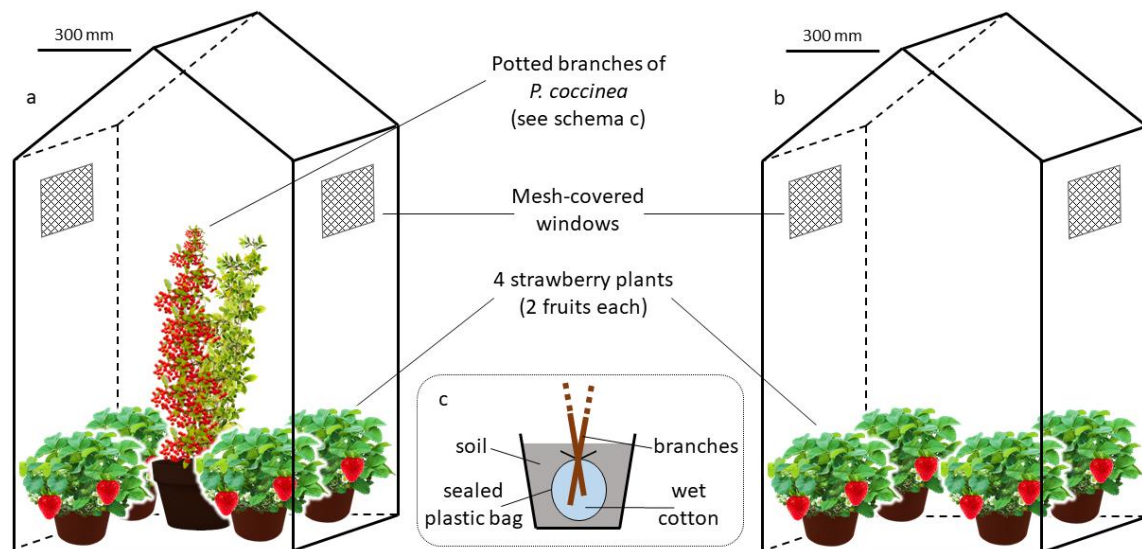
The laboratory strain of *Drosophila suzukii* used was described by Poyet et al. (2014) and collected in the forest of Compiègne (France) in 2011. *Drosophila* individuals were reared on a banana-based substrate (Water=50 mL, fresh banana= 200 g, yeast=15 g, ethanol=15 mL, sugar=10 g, agar=10 g, Nipagin™=2 g). Mated females and males aged between 4 and 8 days were used for the experiments.

The strawberries used in the laboratory experiments (*Fragaria* × *ananassa* Duchesne var. *Elsanta*) were bought from the greengrocer “Les Vergers d’Opale” (Amiens, France) and originated from different producers in Belgium and the Netherlands (Vandepoel, BelOrta, Hoogstraten). They were bought on the morning of the assay, then carefully rinsed two times with cold water, dried on a paper towel and kept in insect-proof containers in order to avoid any contamination by potentially wandering wild insects prior to the experiments. Strawberries were individually weighed before use (mean=12.73 g, SE=0.20, n=214 strawberries).

The strawberry plants (*Fragaria* × *ananassa* var. Mara des Bois) used in the greenhouse experiment were organically grown by a local market gardener (Esquennoy in the Somme region of France). They were planted in the field in 2018 (late winter) and were transferred to black plastic pots (diameter=16 mm, height=14.5 mm) with potting mix (Biolandes Pin Décor©) approximately a week before each experiment.

The branches of *Pyracantha coccinea* used in the experiments were collected on shrubs grown in ornamental gardens in Amiens, North of France (49°54'38.0"N 2°18'07.4"E) and had not been treated by any pesticide. For the laboratory experiments, corymbs of 50 healthy red fruits (rotting or mouldy fruits were removed) were used as the weight of 50 firethorn fruits was roughly similar to the weight of a strawberry (mean=11.97 g, SE=0.57, n=13 corymbs).

*Pyracantha coccinea* fruits being smaller than strawberries, they are more prone to desiccation. To prevent this, the cut base of the corymb-bearing stem was coated with wet cotton. The cotton was encased in a plastic bag to avoid the potential attractiveness of the water. Leaves present on the corymb were not removed to avoid plant sample desiccation and potential liberation of volatile compounds by cut leaves. For the growhouse experiment, fruited firethorn branches of 450 fruits were selected (extra fruits were removed) and each fruited branch was placed along with a leafed branch in a 2 L plastic bag with wet cotton to prevent desiccation. The plastic bag was then placed in a pot and covered with soil, letting only the two branches sticking out of the soil. This offered a set-up similar to an actual potted plant, while allowing for a standardisation of our experimental conditions (Figure 1).

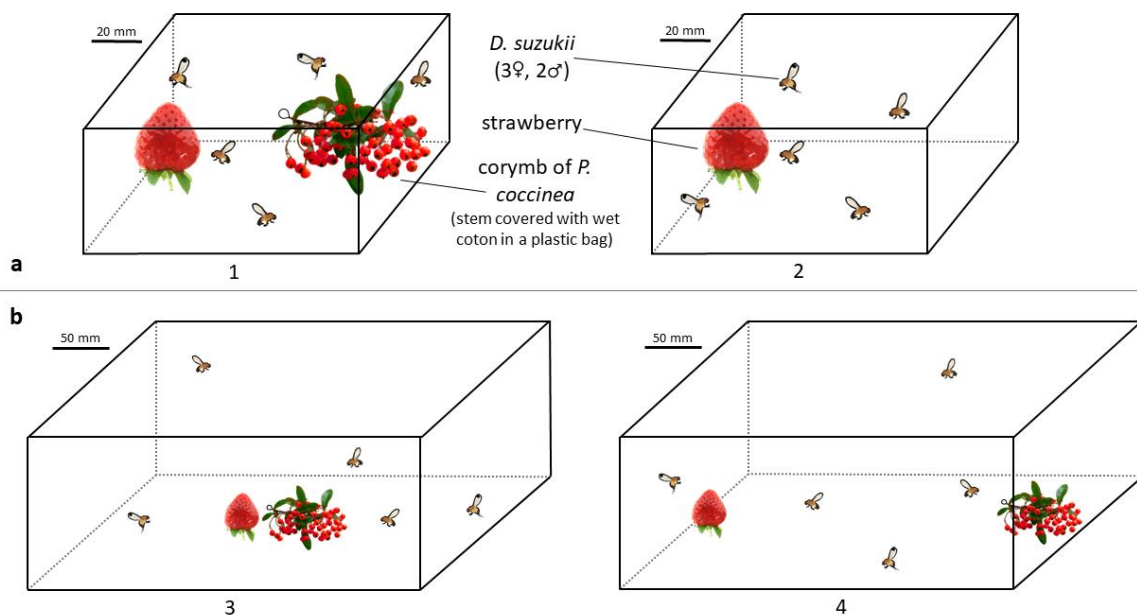


**Figure 1.** Experimental set-up used in the growhouse experiments. a = growhouses with *P. coccinea*, b = control growhouse and c = schematic representation of the *P. coccinea* pots

### Effect of the trap plants on *D. suzukii* oviposition in laboratory experiments

A choice-test experiment was performed to find out if strawberry infestation by *D. suzukii* was reduced in the presence of *Pyracantha* fruits in laboratory conditions. The experimental choice-test boxes consisted of rectangular plastic boxes (L: 110 mm x l: 95 mm x h: 50 mm) covered with nylon mesh. One strawberry was placed in one corner on a plastic cap (to prevent it from rolling in the set-up) and one corymb of *Pyracantha* fruits in the opposite corner. The

distance between the two was approximately 5 cm as shown in Figure 2a. In control boxes, only one strawberry was placed in one corner of the box on a plastic cap. Five flies were released (3 females, 2 males) in the centre of each box and boxes were incubated for 24h at a constant temperature of 20°C, a relative humidity of 60% and a L:D regime of 16:8. After 24h, flies and fruits were removed from the boxes. To estimate the number of eggs laid on the 50 fruits of *P. coccinea* in each box, we counted the eggs laid on a subset of 15 fruits randomly selected on each corymb. Unlike *Pyracantha* fruits, strawberries were too delicate to count the number of eggs laid on them under a stereo-microscope. This operation would have damaged the fruits and possibly the eggs on them. Thus, strawberries were individually placed on wet cotton in plastic cylindrical transparent containers (diameter= 52 mm, height=73 mm) covered with mesh and maintained in an emergence room with a 16:8 L:D regime and kept at 20°C until emergence of all the adults. The number of adult flies emerging from the fruits was recorded daily. All the *Pyracantha* fruits used in the experiments were also maintained in the emergence room for 40 days to check for potential late emergence of adult flies.



**Figure 2.** Experimental set-up used in (a) the choice-test experiment (1 = choice-test boxes, 2 = control boxes) and (b) the distance test (3 = condition “close”, 4 = condition “far”)

Prior to the assays, we measured the survival rate of *D. suzukii* from egg to adult on strawberries in the same conditions. To do so, we manually placed eggs in small cuts made with a razor blade on strawberries (40 eggs per fruit). Artificially infested strawberries were maintained in the emergence room and the number of emerging adults was counted daily. We obtained a mean developmental success rate of 79.44 % (SE=4.05, n=9). This mean developmental success rate was used to estimate the number of eggs laid in our choice test bioassay (number of eggs laid = number of emerging adults \* 1/0.7944).

### **Effect of the distance between fruit species on *D. suzukii* oviposition rates**

We performed an assay to test whether the results obtained in the choice tests would still be valid when the distance between the fruits of the two plant species increased. We used rectangular plastic boxes (L: 360 mm x l: 240 mm x h: 140 mm), in which were placed a strawberry on one side, and a corymb of *Pyracantha* fruits on the other side. Two conditions were tested (Figure 2b), where only the distance between the fruits changed: a distance of 5 cm and a distance of 30 cm. Then 5 *D. suzukii* individuals (3 females, 2 males) were released in the centre of the box. The boxes were incubated for 24h at a constant temperature of 20°C, a relative humidity of 60% and a L:D regime of 16:8. Strawberries and *Pyracantha* fruits were then removed from the boxes and treated as previously described.

### **Infestation status of the strawberries used in our laboratory experiments**

As the strawberries used for the two previous laboratory experiment could potentially already contain eggs laid by wild *Drosophila suzukii* when we bought them, we needed to know their initial level of infestation. For every assay, we kept the strawberries which were not used for the experiment (minimum 10 strawberries for each assay) and placed them individually on cotton in the emergence room. We tested 95 strawberries in total, and no flies emerged from them. Therefore, we assumed for all the experiments that the totality of the flies emerging from the strawberries came from eggs laid during the assays.

### **Growhouse experiments**



The set-up consisted of 12 plastic growhouses (L: 91 cm x H: 164 cm x D: 49 cm, Truffaut©, ref 668643) with two 20 x 20 cm mesh covered aeration in the upper part of the lateral sides (Figure 1). Four potted strawberry plants were placed in each growhouse, allowing for conditions closer to those found in the field. The minimal and maximal temperatures were regularly recorded outside and inside the growhouses with thermometers (Moineau Instruments©) to check if any extreme temperature episode happened in the growhouses during experiments. The climatic conditions during the growhouse experiments were in the average of what can be experienced in this time of the year, no extreme temperatures or brutal change were recorded (inside the growhouses: maximum temperature mean=20.7°C, SE=0.37; minimum temperature mean=12.4°C, SE=0.78 – outside the growhouses: maximum temperature mean=21.8°C, SE=0.42; minimum temperature mean=11.2°C, SE=0.78; n=20 temperature reading).

Strawberry plants were left in quarantine in the growhouses and watered regularly for a week prior to the start of the experiment. Strawberries grown during this period were less likely to be infested as all mature (and potentially infested) strawberries had been removed before placing the plants in the growhouse. Twenty-four hours before the beginning of the experiment, the *P. coccinea* pots were placed in six of the 12 growhouses and strawberries were removed to leave only eight mature strawberries per growhouse. The six growhouses with *P. coccinea* were termed '*P. coccinea*' and the six without were termed 'Control'.

At the start of the experiment, 15 female and 10 male *D. suzukii* individuals were released in each growhouse. After 72 hours, the strawberries and *P. coccinea* were removed. This duration was chosen as it corresponds to the frequency at which strawberries are picked in the field by growers. Three series repeating the experimental modalities were undertaken between the 11<sup>th</sup> of September and the 14<sup>th</sup> of October 2019. Hence a total of 288 strawberries were tested (8 per growhouse x 6 growhouses x 2 conditions x 3 series) over this period. A total of 18 growhouses (6 growhouses x 3 series) were placed under the '*P. coccinea*' experimental condition and 18 growhouses under the 'Control' condition.

To estimate the number of eggs laid on the *P. coccinea* fruits, eggs were counted on 100 randomly selected fruits for each growhouse under a stereo-microscope. All infested fruits were placed on wet cotton in the emergence room to measure developmental success. Strawberries were also placed in the emergence room as previously described.

## Development of *D. suzukii* eggs in *Pyracantha* fruits

In our experiments, a total of 5 200 *Pyracantha* fruits was left in contact with the flies (50 fruits in each box, n=64 boxes in the choice-test experiment, n=40 boxes in the distance-test experiment). With a measured infestation rate of 1.015 eggs laid per fruit (measured on 1 560 fruits, see results), this comes to an estimated total of 5,275 eggs laid by *D. suzukii* on the *Pyracantha* fruits of our study. Given that no fly emerged from those *P. coccinea* fruits, we wanted to know what happened to the offspring inside the fruits, and at which developmental stage the death occurred. To do so, we individually placed 4 corymbs of *Pyracantha* fruits in contact with 5 female *D. suzukii* each for 24 h in mesh-covered plastic boxes kept in a 20°C phytotron. We then counted the number of eggs laid on the fruits and selected 84 fruits in order to obtain a total of 150 *D. suzukii* eggs. This number of eggs was chosen to allow for a 15-day monitoring, as on the strawberries placed in our emergence room at 20°C, the development time from egg to adult was approximately 13 days. Fruits were then maintained on wet cotton in the emergence room. Every day for 15 days, we examined 10 eggs or larvae and noted their health condition and development stage by dissecting the fruits under a stereomicroscope.

## Statistical analyses

Analyses were performed with R version 3.6.0 (R core team 2019). Artworks were made with GIMP version 2.10.12.

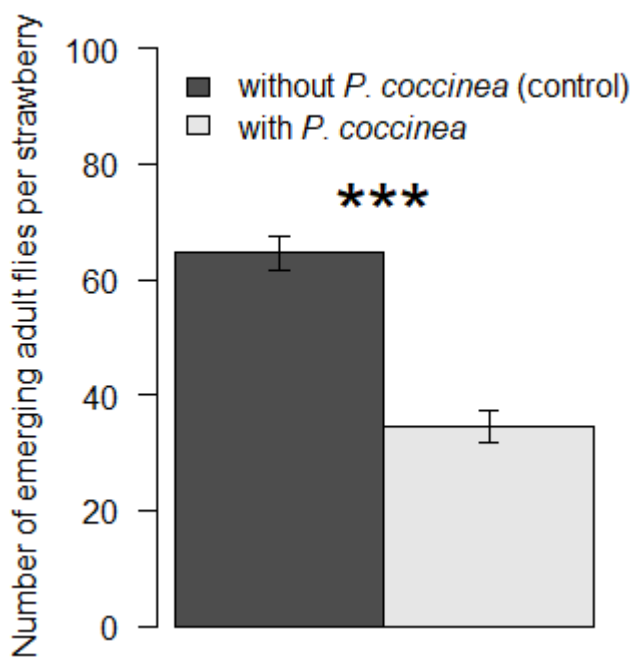
The number of emerging *D. suzukii* adults and eggs laid on fruits were compared between experimental modalities (strawberry+*P. coccinea* vs. strawberry alone (control), 5 cm distance vs. 30 cm distance, strawberry vs. firethorn) using Fisher-Pitman permutation tests, as values of response variables did not follow a normal distribution.

The effect of the presence of a trap plant on the total number of *D. suzukii* adults emerging from strawberries of each greenhouse was tested using a Generalised Linear Mixed Model (GLMM) with a Poisson distribution (Breslow & Clayton, 1993). The treatment ('*P. coccinea*' vs. 'Control') was used as a fixed effect and the series was introduced as a random effect term. The analysis was performed using the 'glmer' function in the lme4 package of R.

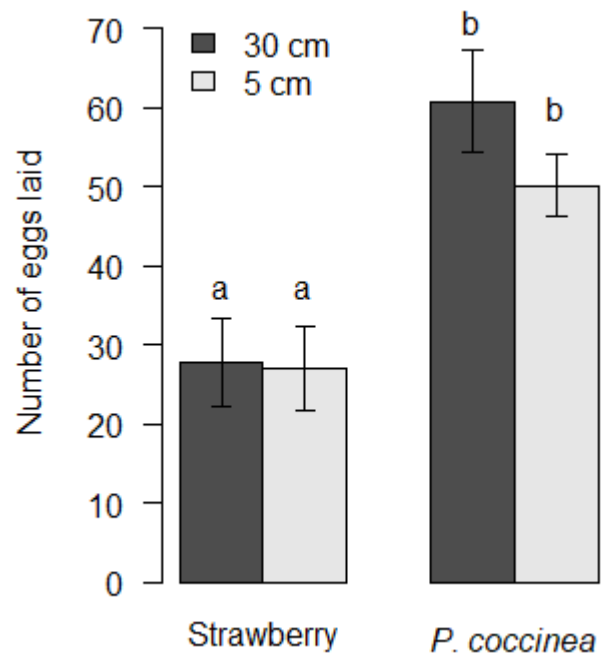
The relationship between the mortality rate of *D. suzukii* offspring and its residence time in *P. coccinea* fruits (*i.e.* its age) was examined using a logistic regression model.

## Results

In the laboratory choice-test experiments, the number of *D. suzukii* adults emerging from the strawberries was significantly lower in the presence of *P. coccinea* ( $34.47 \pm 2.8$  adults per strawberry) than in control boxes ( $64.54 \pm 3.08$  adults per strawberry;  $Z=6.10$ ,  $p<0.001$ ; Figure 3). The presence of the trap plant led to 47% reduction of the strawberry infestation level, corresponding to an average of 30 fewer emerging flies per fruit. In choice-test boxes, female *D. suzukii* laid  $48.18 \pm 3.29$  eggs per *P. coccinea* corymb (50 fruits).



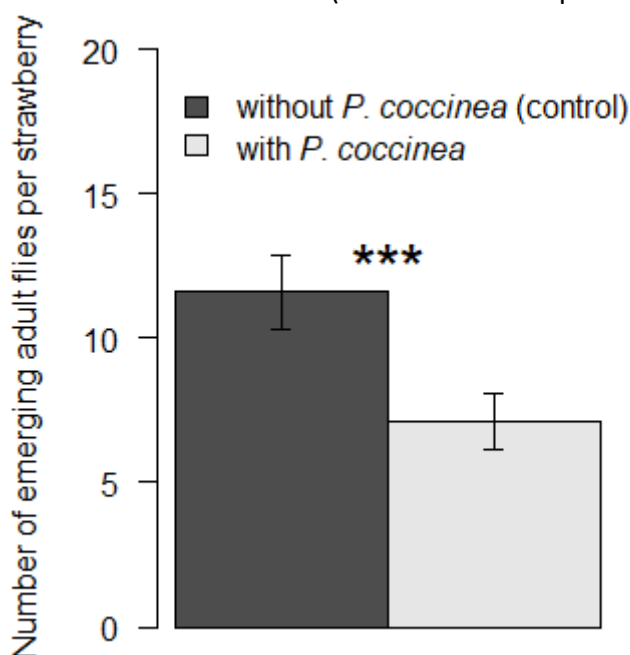
**Figure 3.** Number of adult *D. suzukii* emerging per strawberry (mean  $\pm$  SE) in control boxes (n=65) and in choice-test boxes (n=64). \*\*\*:  $p<0.001$



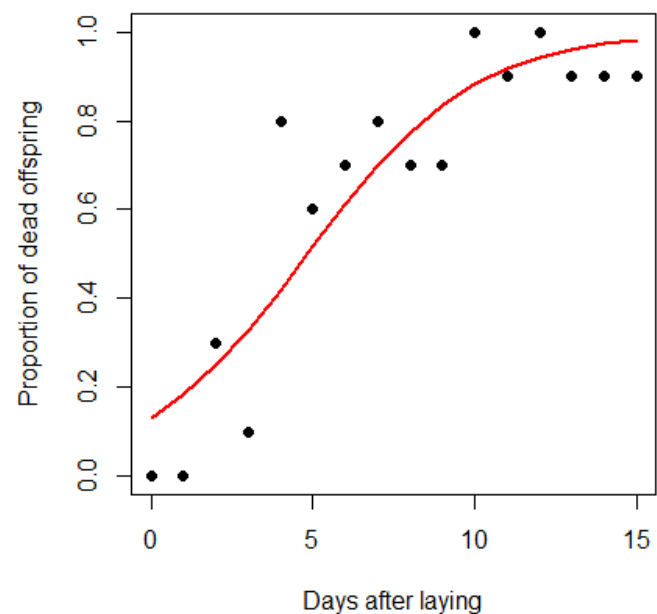
**Figure 4.** Number of eggs laid by the female *D. suzukii* on each strawberry and each corymb of 50 *P. coccinea* fruits in the distance tests (mean  $\pm$  SE). n=20 repetitions for each condition. Different letters show significant differences

In the distance test, the infestation rates of strawberries placed at a 5 cm ( $26.94 \pm 5.36$  eggs per strawberry) and 30 cm ( $27.82 \pm 5.53$  eggs per strawberry) distance from *P. coccinea* were not significantly different ( $Z=0.116$ ,  $p=0.905$ ; Figure 4). Similarly, the increase of the distance between the fruits of the two plant species did not have a significant impact on the number of eggs laid on *P. coccinea* ( $Z=-1.39$ ,  $p=0.169$ ). Female *D. suzukii* laid significantly more eggs on the *Pyracantha* fruits than on the strawberry for both distances 5 cm ( $Z=-2.84$ ,  $p=0.003$ ) and 30 cm ( $Z=-2.65$ ,  $p=0.005$ ).

The GLMM showed that the total number of *D. suzukii* adults emerging from the strawberries was significantly reduced in the presence of *P. coccinea* compared to control growhouses (estimate=-0.486, SE=0.040,  $Z=-12.28$ ,  $p<0.0001$ , the negative estimate indicating a negative effect of the presence of *Pyracantha* on the number of *D. suzukii* emergence). The average number of *D. suzukii* adults emerging per strawberry (total per growhouses/8) was reduced by 39% (corresponding to 4.47 fewer *D. suzukii*) in the presence of *P. coccinea* ( $7.14 \pm 0.97$  flies per strawberry) compared to the control ( $11.61 \pm 1.28$  flies per strawberry; Figure 5). Additionally, we counted a total of 781 eggs laid by *D. suzukii* on the 1800 observed *P. coccinea* fruits (100 fruits x 18 repetitions) but no adults emerged from them.



**Figure 5.** Number of adult *D. suzukii* emerging per strawberry (mean +/- SE) in growhouses with and without *P. coccinea*. n=18 repetitions for each condition. \*\*\*:  $p<0.001$  in the GLMM.



**Figure 6.** Variations of the proportion of dead individuals out of the 10 eggs and/or larvae monitored daily for 15 days after oviposition in *P. coccinea* fruits. The red line represents the logistic regression curve associated with the data (estimate=0.39, SE=0.06,  $Z=6.34$ ,  $p<0.0001$ ).

In the last experiment monitoring *D. suzukii* survival in *Pyracantha* fruits, the mortality rate of the offspring was null the first day (Figure 6). Observations confirmed that almost all the eggs hatched within 48h (only two eggs were found unhatched past 48h, the 3<sup>rd</sup> and the 7<sup>th</sup> day respectively). After 5 days the mortality rate was above 50%, and after 10 days it was close to 100%. The few remaining larvae that were still alive after 10 days were still in 2<sup>nd</sup> larval instar. Moreover, we noted a darkening of the cuticle of all the larvae (Figure 7). The darkening started around the second day by brown rings on each segment of the larvae (Fig7 A). Then it spread (at different rates depending on the individuals) to all the segments until it covered the centre of the larvae, leaving only the terminal parts unaffected (Fig7 B). Observation of the affected larvae under stereomicroscope revealed that the brown part was harder and/or more rigid than the rest of the cuticle. That stiffness impaired the movements of the larvae as the brown part could hardly bend and/or extend. When the larvae died, only the shrunken brown parts could be found along with the mouthparts (Fig7 c).



**Figure 7.** Stereomicroscopic images of *D. suzukii* larvae developing in firethorn fruits at different stages of the darkening: early stage (a), advanced stage (b), after the death (c)

## Discussion

The use of trap-plants as a biological means of controlling pest populations has long been successfully applied to many pest species, but its application to *Drosophila suzukii* is still nascent. Our study demonstrates the potential of *Pyracantha coccinea* as a dead-end trap plant by observing a reduction in the infestation of strawberries in its presence, its high attractiveness for oviposition and null survival of *D. suzukii* on its fruits.

Firstly, the presence of *P. coccinea* reduced strawberry infestation rates by 47% in the laboratory, and by 39% in the growhouse experiments. This means *P. coccinea* successfully diverted oviposition away from the strawberries, highlighting its potential as a trap plant. Although the reduction was lower in conditions closer to the field (the growhouses), it was still highly significant. Data from both the laboratory and growhouse experiments confirm the high attractiveness of *P. coccinea* fruits as oviposition sites for *D. suzukii*. Indeed, an estimation of 8318 eggs were laid on a total of 13117 fruits, corresponding to an infestation rate of 0.63. This rate was 1.01 in the laboratory experiments and 0.43 in the growhouses. Previous studies have shown that *D. suzukii* prefers bigger shapes (Poyet et al. 2015, Rice et al. 2016). Therefore, the individuals may have been attracted to the corymb of *P. coccinea* in the laboratory experiments because of its larger size. The architectural complexity of the corymb (a tangle of fruits, thin branches and leaves) may have provided hiding places, in contrast with the “simplicity” of a single strawberry. Since the strawberries in the growhouse experiments presented a similar architectural complexity (branches, leaves, etc.), this effect may have been reduced. However, we can note that *P. coccinea* remained highly attractive in the growhouse experiments since it still allowed for a reduction in the infestation rate of strawberries. Chemical cues could also impact *D. suzukii*'s preference. While the volatiles emitted by strawberry fruits seems to be attractive to *D. suzukii* (Revadi et al. 2015), others volatiles emitted by *P. coccinea* fruits may explain the preference of the pest.

In certain cases, *D. suzukii* even showed a preference for *P. coccinea* over strawberries. For example, in the laboratory experiments, *D. suzukii* laid up to twice as many eggs on the firethorn fruits than on the strawberries. Interestingly, in our first experiment (choice tests in small boxes) the mean number of eggs laid on *Pyracantha* fruits and on strawberries was not significantly different (48.2 and 43.4, respectively), while it was 2 times higher on *P. coccinea* than on strawberries (55.4 and 27.4, respectively) in our second experiment (distance tests in large boxes), whatever the distance between the fruits of the two plant species (5 cm or 30 cm). In the 5 cm condition of the distance test, the distance between the fruits was approximately the same as in the first choice-test experiment. Experiments were made in the same conditions, the only difference being the size of the box (522.5 cm<sup>3</sup> vs 12 096 cm<sup>3</sup>). The small size of the boxes used in the first choice-test experiment may have restricted the behavior of *D. suzukii*, thus masking the preference for *P. coccinea* over strawberries. In the

greenhouses, *D. suzukii* did not show a significant preference for *P. coccinea* over strawberries, even though the number of eggs laid remained very high (3039.53 eggs for 7894 fruits). Even if *D. suzukii* showed a similar interest for both fruits, this still means the trap plant can help divert oviposition away from the strawberries.

In this study, *P. coccinea* fulfills another criterion for a dead-end trap plant: its fruits do not allow for the development of *D. suzukii*. Out of all the eggs laid on *P. coccinea* (estimated to a total of 8318), none reached the adult stage, giving an egg-to-adult survival rate of 0 %. This null survival rate is consistent with the results obtained by Poyet et al. (2015) and contrasts with the high egg-to-adult survival rate on the strawberries (79,44 % in our laboratory experimental conditions). This result contradicts behavioral theories on optimal oviposition preference. For example, the preference–performance hypothesis states that females of herbivorous insect species have evolved to lay eggs on hosts that offer the best performance to their offspring (Gripenberg et al. 2010). However, even if this hypothesis is supported by the majority of studies, previous works have already shown that the preference of females when choosing a plant host to lay eggs may not always be correlated with the performance of the offspring on this plant (Valladares & Lawton 1991, Faria & Fernandes 2001, Friberg et al. 2015, Alhmedi et al 2019). For *D. suzukii*, these “oviposition mistakes” may be linked to the high polyphagy of the species. Polyphagy is advantageous for *D. suzukii* as it ensures a high number of hosts as well as resources available throughout the year. However, polyphagy has a cost for the species (Janz 2003, Hutchinson 2005, Gripenberg et al. 2010, Clark et al. 2011). *D. suzukii*, like other polyphagous insects, can make oviposition mistakes by laying eggs on host plants that are unsuitable for the development of its larvae. This suggests a high potentiality of trap plants such as *P. coccinea* to control populations of polyphagous frugivorous insects such as *D. suzukii*.

The mechanisms leading to the death of the larvae are still unknown, but previous studies on the chemical content of firethorn fruits indicate some interesting possibilities. The fruits of *P. coccinea* are rich in saponins, condensed tannins, phenolics and flavonoids (Sarikurkcu & Tepe 2015). These secondary chemical compounds produced by plants often have a defensive role against herbivorous insects due to their toxicity (Francis et al 2002, Simmonds 2003, Forkner et al 2004, Sparg et al 2004, Barbehenn & Constabel 2011, Haldhar et al. 2018) and may be responsible for the death of the larvae. As stated by Poyet et al. (2015), other factors

may be involved in the mortality of the offspring, such as low water and nutrient content or a fibrous structure of the flesh of the fruits.

On the strawberries placed in our emergence room at 20°C, the development time from egg to adult was between 12 and 14 days. Plantamp (2016) found a development time from egg to adult of 16 days at the same temperature. These observations show, besides a high mortality rate, a significant delay in the larval development of *D. suzukii* in *P. coccinea*. This was confirmed by determining the larval stage of several individuals by looking at the mouthparts (Jakobs et al. 2017, Van Timmeren et al. 2017). We noted that almost all larvae died in 2<sup>nd</sup> larval instar. Even if a low percentage of larvae were still alive at the end of our observations (three 2<sup>nd</sup> instar larvae alive after, respectively, 13, 14 and 15 days, see Figure 6), they would not have been able to reach the pupal stage. Third instar *D. suzukii* larvae tend to leave the fruit and fall on the soil to pupate (Woltz & Lee 2017). In our experiments, we did not find any pupae at all near the corymb, suggesting that all larvae died before reaching this stage.

To our knowledge, this study is the first to document such an impairment of *D. suzukii* development along with the melanization of the cuticle of the larvae. Bezzar-Bendjazia et al. (2017) reported a “heavy pigmentation” of *Drosophila melanogaster* Meigen larvae after being exposed to azadirachtin, an antagonist of the juvenile hormone and 20-hydroxyecdysone. However, in our case the brown part of the cuticle of the larvae was not only heavily pigmented, but also harder and rougher-looking than the white parts of the cuticle. It did not look like an internal pigmentation, but as if the whole properties of the cuticle had changed. Rizki & Rizki (1990) showed that phenoloxidases, proteins involved in the production of melanin, are linked to the darkening and hardening of cells in the process of parasitoid egg encapsulation. Hence, the effects that we observed may be caused by the activity of phenoloxidases in the larvae’s cuticle. This could either result from an external effect such as a topical contact with chemicals in the fruit, or an internal reaction resulting from an intoxication caused by consuming the fruits’ flesh. More studies on the effects of the different molecules present in *P. coccinea* on *D. suzukii* development will be conducted.

Since the *D. suzukii* individuals used in our study come from a laboratory strain, we cannot exclude that, in the wild, *D. suzukii* may have evolved an avoidance of *P. coccinea*, or a



physiological adaptation/resistance to this unsuitable host. This was documented for the leafmining fly *Amauromyza flavifrons* Meigen on *Beta vulgaris* L. (sugar beet), which has been present in parts of its native range for the last 50-60 years (Uesugi 2008). In a no-choice test, the population that encountered *B. vulgaris* in the wild (a host on which its offspring cannot survive) was significantly less likely to oviposit on it than a population that did not encounter it in its native range. According to Nesom (2010), *P. coccinea* has been naturalized in *D. suzukii*'s native range (Japan) since at least 2010, but such a recent introduction has probably not allowed for the evolution of avoidance or physiological adaptations by *D. suzukii*. Rearing the colony on a benign substrate for generations could also favor the loss of resistance against toxic chemical if it is costly to maintain. Moreover, the susceptibility of *Pyracantha* fruits to *D. suzukii* could vary with geographic location, climate and local conditions and between species of the genus (Kenis et al. 2016). These plant-insect interactions may require further investigation and field monitoring to know whether this type of avoidance or adaptation could evolve.

*P. coccinea* presents some additional characteristics which make it a good candidate for use in the field, for example planted in field margins instead of others non-deadly host plants. We showed that, at least on a small scale (<1 m), an increase of the distance between the 2 plant species did not impact the effect of *P. coccinea* on strawberry infestations. Even in the greenhouses, where the distance was greater than in the laboratory, the reduction in infestation was still significant. However, experiments need to be conducted in field conditions to know if, when increasing this distance to larger scales (a few meters), *P. coccinea* could continue to divert oviposition away from the strawberries. In a study by Weißinger et al. (2019), the highly attractive blackberry concentrated the population of *D. suzukii* in the first meters near the margin (very few *D. suzukii* were captured 10 m away from the margin) in vineyards. Knowing the range of attractiveness of *P. coccinea* and the distance at which *D. suzukii* ceases to be attracted to it would allow a better management of trap crops in the field. It should also be noted that the presence of attractive *P. coccinea* near strawberry crops might increase the total fruit mass and thus attract more *D. suzukii* that would be present without *P. coccinea*, hence the need for further studies to better understand the impact of firethorn trap crops. Nevertheless, the results from this first upscaling are quite promising. Additionally, since *P. coccinea* bears fruits in Autumn and early Winter, its presence in high numbers could

help reduce the number of overwintering *D. suzukii* which are the primary source of crop infestation in the following spring (Hwang et al. 2020; Panel et al. 2018). Indeed, overwintering *D. suzukii* are adults that emerged before winter, meaning their larval development occurred during *P. coccinea* fruiting period. Thus, the present study shows the high potential of *P. coccinea* as an alternative means of managing the pest's populations. Such means are increasingly needed, and this seems to be the first occurrence of a plant simultaneously highly attractive for the pest while being invariably deadly for its offspring. Besides, a biochemistry study on the different molecules present in *P. coccinea* is underway in order to increase our knowledge on the physiological mechanisms leading to the death of *D. suzukii* larvae.

**Acknowledgement** We thank Laurent Cnudde for providing the strawberry plants. Fabien Spicher, Margot Schlimme and Jeremy Bacon are thanked for technical assistance. We thank Yvelise Fourdrain for rearing of the flies and Pedro Poli for his insights on the statistical analyses.

This work was supported by the “Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation” of France (contribution financière du compte d’affectation spéciale “Développement Agricole et Rural”) in the context of the “CASDAR-Drosophila suzukii2” project.

#### *Conflict of interest*

The authors declare that they have no conflict of interest.

#### *Ethical approval*

All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

#### *Research involving human participants and/or animals*

This article does not involve any studies with human participants or vertebrate animals.

## **References**

- Alhmedi A, Clymans R, Van Kerckvoorde V, et al (2019) Preference and performance of *Drosophila suzukii* on Prunus species: A potential eco-friendly pest management tool. *Crop Protection* 122:35–41. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.04.018>
- Asplen MK, Anfora G, Biondi A, et al (2015) Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science* 88:469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>
- Atallah J, Teixeira L, Salazar R, et al (2014) The making of a pest: the evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20132840. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2840>
- Badenes-Perez FR, Reichelt M, Gershenzon J, Heckel DG (2014) Using plant chemistry and insect preference to study the potential of *Barbarea* (Brassicaceae) as a dead-end trap crop for diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Phytochemistry* 98:137–144. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.11.009>
- Barbehenn RV, Peter Constabel C (2011) Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry* 72:1551–1565. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.01.040>
- Bezzar-Bendjazia R, Kilani-Morakchi S, Maroua F, Aribi N (2017) Azadirachtin induced larval avoidance and antifeeding by disruption of food intake and digestive enzymes in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 143:135–140. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2017.08.006>
- Bolda M, Goodhue RE, Zalom FG (2010) Spotted wing *Drosophila*: potential economic impact of a newly established pest. *Agricultural and Resource Economics Update* 13:5–8
- Breslow NE, Clayton DG (1993) Approximate Inference in Generalized Linear Mixed Models. *Journal of the American Statistical Association* 88:9–25. <https://doi.org/10.1080/01621459.1993.10594284>
- Chabert S, Allemand R, Poyet M, et al (2012) Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control* 63:40–47. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.05.005>
- Clark KE, Hartley SE, Johnson SN (2011) Does mother know best? The preference–performance hypothesis and parent–offspring conflict in aboveground–belowground herbivore life cycles. *Ecological Entomology* 36:117–124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01248.x>

- Csurhes S (2016) Invasive plant risk assessment. Firethorn. Department of Agriculture and Fisheries Biosecurity Qld
- CTIFL (2018). Dossier de présentation du projet CASDAR 2018 DS<sup>2</sup> – *Drosophila suzukii* : Développer des stratégies de gestion efficaces, économiquement viables et durables. <http://www.ctifl.fr/drosophila-suzukii>
- Cuthbertson AGS, Collins DA, Blackburn LF, et al (2014) Preliminary Screening of Potential Control Products against *Drosophila suzukii*. *Insects* 5:488–498. <https://doi.org/10.3390/insects5020488>
- De Ros G, Anfora G, Grassi A, Ioriatti C (2013) The potential economic impact of *Drosophila suzukii* on small fruits production in Trentino (Italy). *IOBC/WPRS Bull* 317–321
- de Villalobos AE, Vázquez DP, Martin J-L (2010) Soil disturbance, vegetation cover and the establishment of the exotic shrub *Pyracantha coccinea* in southern France. *Biological Invasions* 12:1023–1029. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9519-z>
- Desneux N, Decourtye A, Delpuech J-M (2007) The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annual Review of Entomology* 52:81–106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>
- Faria ML, Fernandes GW (2001) Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology* 26:37–45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00291.x>
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT (2004) Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29:174–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2004.0590.x>
- Francis G, Kerem Z, Makkar HPS, Becker K (2002) The biological action of saponins in animal systems: a review. *British Journal of Nutrition* 88:587–605. <https://doi.org/10.1079/BJN2002725>
- Friberg M, Posledovich D, Wiklund C (2015) Decoupling of female host plant preference and offspring performance in relative specialist and generalist butterflies. *Oecologia* 178:1181–1192. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3286-6>
- Gabarra R, Riudavets J, Rodríguez GA, et al (2015) Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. *BioControl* 60:331–339. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9646-z>
- Girod P, Lierhmann O, Urvois T, et al (2018) Host specificity of Asian parasitoids for potential classical biological control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science* 91:1241–1250. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1003-z>

- Gress BE, Zalom FG (2019) Identification and risk assessment of spinosad resistance in a California population of *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science* 75:1270–1276. <https://doi.org/10.1002/ps.5240>
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T (2010) A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13:383–393. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01433.x>
- Haldhar SM, Berwal MK, Samadia DK, et al (2018) Biochemical basis of plant-insect interaction in arid horticulture crops: a scientific review. *Journal of Agriculture and Ecology* 6:1–16
- Hokkanen HMT (1991) Trap Cropping in Pest Management. *Annual Review of Entomology* 36:119–138. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.001003>
- Hutchinson JMC (2005) Is more choice always desirable? Evidence and arguments from leks, food selection, and environmental enrichment. *Biological Reviews* 80:73–92. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006554>
- Hwang EJ, Jeong SY, Kim MJ, et al (2020) Year-round trap capture of the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), in Korean strawberry greenhouses. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 23:204–213. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.01.004>
- Iacovone A, Ris N, Poirié M, Gatti J-L (2018) Time-course analysis of *Drosophila suzukii* interaction with endoparasitoid wasps evidences a delayed encapsulation response compared to *D. melanogaster*. *PLOS ONE* 13:e0201573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201573>
- Jakobs R, Ahmadi B, Houben S, et al (2017) Cold tolerance of third-instar *Drosophila suzukii* larvae. *Journal of Insect Physiology* 96:45–52. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.10.008>
- Janz N (2003) The cost of polyphagy: oviposition decision time vs error rate in a butterfly. *Oikos* 100:493–496. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12290.x>
- Javaid I, Joshi JM (1995) Trap Cropping in Insect Pest Management. *Journal of Sustainable Agriculture* 5:117–136. [https://doi.org/10.1300/J064v05n01\\_09](https://doi.org/10.1300/J064v05n01_09)
- Keeseey IW, Jiang N, Weißflog J, et al (2019) Plant-Based Natural Product Chemistry for Integrated Pest Management of *Drosophila suzukii*. *J Chem Ecol* 45:626–637. <https://doi.org/10.1007/s10886-019-01085-1>

- Kenis M, Tonina L, Eschen R, et al (2016) Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science* 89:735–748. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0755-6>
- Kirkpatrick DM, Leach HL, Xu P, et al (2018) Comparative Antennal and Behavioral Responses of Summer and Winter Morph *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to Ecologically Relevant Volatiles. *Environ Entomol* 47:700–706. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy046>
- Leach H, Hagler JR, Machtley SA, Isaacs R (2019) Spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) utilization and dispersal from the wild host Asian bush honeysuckle (*Lonicera spp.*). *Agricultural and Forest Entomology* 21:149–158. <https://doi.org/10.1111/afe.12315>
- Lee JC, Bruck DJ, Dreves AJ, et al (2011) In Focus: Spotted wing Drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Management Science* 67:1349–1351. <https://doi.org/10.1002/ps.2271>
- Matsumura S (1931) 6000 illustrated insects of Japan-empire. Tokohshoin, Tokyo
- Nesom, GL (2010). *Pyracantha* (Rosaceae) naturalized in Texas and the southeastern United States. *Phytoneuron*, 2, 1-6.
- Nibouche S, Tibère R, Costet L (2012) The use of *Erianthus arundinaceus* as a trap crop for the stem borer *Chilo sacchariphagus* reduces yield losses in sugarcane: Preliminary results. *Crop Protection* 42:10–15. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.06.003>
- Olazcuaga L, Rode NO, Foucaud J, et al (2019) Oviposition Preference and Larval Performance of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), Spotted-Wing Drosophila: Effects of Fruit Identity and Composition. *Environmental Entomology* 48:867–881. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz062>
- Panel ADC, Zeeman L, Van der Sluis BJ, et al (2018) Overwintered *Drosophila suzukii* Are the Main Source for Infestations of the First Fruit Crops of the Season. *Insects* 9:145. <https://doi.org/10.3390/insects9040145>
- Parker JE, Snyder WE, Hamilton GC, Rodriguez-Saona C (2013) Companion Planting and Insect Pest Control. *Weed and Pest Control - Conventional and New Challenges*. <https://doi.org/10.5772/55044>
- Parolin P, Bresch C, Desneux N, et al (2012) Secondary plants used in biological control: A review. *International Journal of Pest Management* 58:91–100. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.659229>

- Plantamp C, Salort K, Gibert P, et al (2016) All or nothing: Survival, reproduction and oxidative balance in Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in response to cold. *Journal of Insect Physiology* 89:28–36. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.03.009>
- Poyet M, Eslin P, Héraude M, et al (2014) Invasive host for invasive pest: when the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. *Agricultural and Forest Entomology* 16:251–259. <https://doi.org/10.1111/afe.12052>
- Poyet M, Roux VL, Gibert P, et al (2015) The Wide Potential Trophic Niche of the Asiatic Fruit Fly *Drosophila suzukii*: The Key of Its Invasion Success in Temperate Europe? *PLOS ONE* 10:e0142785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142785>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Renkema JM, Cuthbertson AGS (2018) Impact of multiple natural enemies on immature *Drosophila suzukii* in strawberries and blueberries. *BioControl* 63:719–728. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9874-8>
- Revadi S, Vitagliano S, Stacconi MVR, et al (2015) Olfactory responses of *Drosophila suzukii* females to host plant volatiles. *Physiological Entomology* 40:54–64. <https://doi.org/10.1111/phen.12088>
- Rice KB, Short BD, Jones SK, Leskey TC (2016) Behavioral Responses of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to Visual Stimuli Under Laboratory, Semifield, and Field Conditions. *Environmental Entomology* 45:1480–1488. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw123>
- Rizki RM, Rizki TM (1990). Encapsulation of parasitoid eggs in phenoloxidase-deficient mutants of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 36(7), 523-529.
- Sarikurkcü C, Tepe B (2015) Biological activity and phytochemistry of firethorn (*Pyracantha coccinea* M.J. Roemer). *Journal of Functional Foods* 19:669–675. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2015.10.004>
- Sarkar SC, Wang E, Wu S, Lei Z (2018) Application of Trap Cropping as Companion Plants for the Management of Agricultural Pests: A Review. *Insects* 9:128. <https://doi.org/10.3390/insects9040128>

- Shaw B, Brain P, Wijnen H, Fountain MT (2019) Implications of sub-lethal rates of insecticides and daily time of application on *Drosophila suzukii* lifecycle. *Crop Protection* 121:182–194. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.04.006>
- Shelton AM, Badenes-Perez FR (2006) Concepts and Applications of Trap Cropping in Pest Management. *Annual Review of Entomology* 51:285–308. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.150959>
- Shelton AM, Nault BA (2004) Dead-end trap cropping: a technique to improve management of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Crop Protection* 23:497–503. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2003.10.005>
- Simmonds MSJ (2003) Flavonoid–insect interactions: recent advances in our knowledge. *Phytochemistry* 64:21–30. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00293-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00293-0)
- Sparg SG, Light ME, van Staden J (2004) Biological activities and distribution of plant saponins. *Journal of Ethnopharmacology* 94:219–243. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.05.016>
- Tait G, Grassi A, Pfab F, Crava CM, Dalton DT, Magarey R, Ometto L, Vezzulli S, Rossi-Stacconi MV, Gottardello A (2018) Large-scale spatial dynamics of *Drosophila suzukii* in Trentino, Italy. *Journal of Pest Science*. Vol. 91: 1213-1224. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0985-x>
- Tison JM, de Foucaud B (2014) *Flora Gallica. Flore de France*, Biotope Editions, Mèze
- Uesugi A (2008b) Evolution of host avoidance in a leafmining fly, *Amauromyza flavifrons*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128:398–402. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00724.x>
- Valladares G, Lawton JH (1991) Host-Plant Selection in the Holly Leaf-Miner: Does Mother Know Best? *Journal of Animal Ecology* 60:227–240. <https://doi.org/10.2307/5456>
- van den Berg J, Rebe M, Bruyn JD, Hamburg HV (2001) Developing habitat management systems for gramineous stemborers in South Africa. *International Journal of Tropical Insect Science* 21:381–388. <https://doi.org/10.1017/S1742758400008493>
- Van Timmeren S, Diepenbrock LM, Bertone MA, et al (2017) A Filter Method for Improved Monitoring of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Larvae in Fruit. *Journal of Integrated Pest Management* 8: 23; 1–7. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmx019>
- Vestergård M (2019) Trap crops for *Meloidogyne hapla* management and its integration with supplementary strategies. *Applied Soil Ecology* 134:105–110. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.10.012>



- Walsh DB, Bolda MP, Goodhue RE, et al (2011) *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive Pest of Ripening Soft Fruit Expanding its Geographic Range and Damage Potential. *Journal of Integrated Pest Management* 2:G1–G7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>
- Weißinger L, Schrieber K, Breuer M, Müller C (2019) Influences of blackberry margins on population dynamics of *Drosophila suzukii* and grape infestation in adjacent vineyards. *Journal of Applied Entomology* 143:802–812. <https://doi.org/10.1111/jen.12669>
- Woltz JM, Donahue KM, Bruck DJ, Lee JC (2015) Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology* 139:759–770. <https://doi.org/10.1111/jen.12200>
- Woltz JM, Lee JC (2017) Pupation behavior and larval and pupal biocontrol of *Drosophila suzukii* in the field. *Biological Control* 110:62–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.04.007>

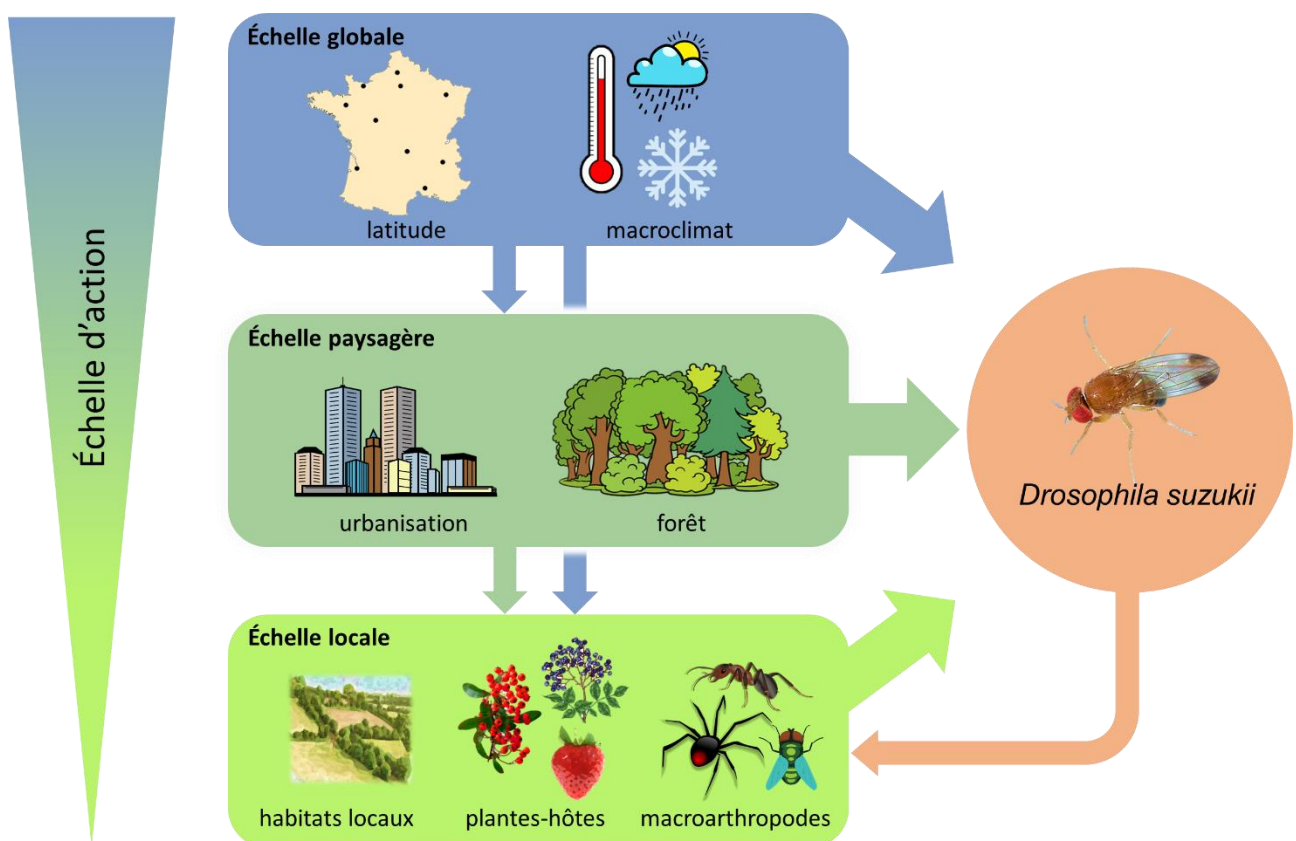
## Discussion générale

De par les particularités biologiques et écologiques de *Drosophila suzukii*, les travaux présentés dans cette thèse s'inscrivent dans deux cadres, l'un fondamental et l'autre appliqué :

- Le premier est celui de la **biologie de l'invasion**. *D. suzukii* étant une espèce récemment introduite en France, son écologie dans son aire d'invasion reste encore largement méconnue. Même si de plus en plus d'études sont réalisées sur ces thématiques, les connaissances scientifiques concernant l'impact des variables environnementales sur *D. suzukii*, de même que son intégration aux réseaux trophiques locaux, sont toujours lacunaires. Elles permettraient pourtant de mieux comprendre les causes du succès de son invasion et les conséquences de son introduction sur les écosystèmes locaux. Dans ce cadre, nos résultats témoignent qu'à toutes les échelles, les facteurs environnementaux façonnent l'écologie de *D. suzukii* (Figure 13). Parmi la multitude de variables étudiées, certaines se sont révélées déterminantes comme la présence d'habitats boisés, le degré d'urbanisation, la température ou encore l'humidité. Plus qu'un simple effet positif/négatif sur le ravageur, nous avons montré que ces facteurs interagissent entre eux pour former un réseau complexe d'interactions où chaque élément impacte *D. suzukii* directement, mais également indirectement en agissant sur les conditions locales comme la présence de ressources ou d'ennemis naturels.

- Le deuxième cadre scientifique dans lequel s'inscrit cette thèse est celui de la **lutte contre les ravageurs**. *D. suzukii* est non seulement une espèce envahissante, mais également une espèce s'attaquant aux productions fruitières des agrosystèmes. Dans ce contexte de pertes financières et de crise de la filière agricole des fruits rouges (cerises, fraises, framboises...), l'identification de moyens de lutte efficaces a fait l'objet d'un effort de recherche conséquent. Néanmoins, les méthodes utilisées actuellement étant surtout chimiques (Shawer, 2020), il est important d'élargir l'éventail d'outils disponibles dans la lutte contre ce ravageur avec des méthodes alternatives aux pesticides. Nos travaux ont permis d'identifier une plante-piège, *Pyracantha coccinea*, dont la présence permet de réduire l'infestation de plants de fraisiers adjacents en conditions semi-contrôlées. Nous avons également démontré la complexité des interactions entre *D. suzukii* et les macroarthropodes présents sur le

sol français, en identifiant notamment plusieurs espèces prometteuses dans la lutte contre le ravageur. Enfin, les connaissances acquises grâce à notre approche fondamentale permettent de souligner l'importance de la prise en compte des facteurs environnementaux multi-échelles dans la relation entre *D. suzukii* et ses plantes hôtes sauvages. La compréhension de ces mécanismes permettrait de mieux prédire la dynamique des populations du ravageur, et donc de mieux gérer les environnements proches des cultures pour en réduire l'infestation.



**Figure 13.** Schéma synthétique illustrant la diversité des interactions entre les facteurs environnementaux et le ravageur *D. suzukii* ainsi que les différentes échelles d'action de ces facteurs. Les flèches indiquent les différentes influences entre chaque élément. Les facteurs à l'échelle globale influent sur la composition paysagère ainsi que sur les facteurs locaux. Les facteurs à l'échelle paysagère influent sur les facteurs locaux. Les facteurs à toutes les échelles impactent *D. suzukii*, et cette dernière peut en retour interférer avec les facteurs locaux comme les communautés de macroarthropodes ou celles de plantes-hôtes.

Face à la menace économique et écologique représentée par *D. suzukii*, un important effort de recherche a été entrepris au niveau mondial. La majorité des études

scientifiques portant sur *D. suzukii* dissocient souvent le champ fondamental des invasions biologiques et celui appliqué de la lutte contre le ravageur. Pourtant, les liens entre ces deux approches sont évidents, et les connaissances dans l'un peuvent enrichir ou mettre en perspective les connaissances dans l'autre. Les travaux que nous avons effectués sont ainsi à la croisée de ces deux cadres. Dans cette discussion, je tenterai de montrer comment ces domaines se nourrissent l'un de l'autre, et en quoi les connaissances acquises sur l'écologie et la dynamique d'invasion de *D. suzukii* permettent, au-delà d'une démarche fondamentale, d'améliorer la gestion des populations de ce ravageur.

## **1. Diversité des relations entre *D. suzukii* et son environnement biotique et abiotique**

Comme nous avons pu le voir, les interactions qu'entretient *Drosophila suzukii* avec son environnement sont complexes et encore mal comprises. Les travaux que nous avons menés permettent toutefois d'éclaircir certains points de l'écologie de *D. suzukii*.

### *1.1. Intégration de D. suzukii au sein des communautés locales de macroarthropodes*

En étant introduite dans un nouvel écosystème, *D. suzukii* s'est également retrouvée intégrée au sein de réseaux trophiques complexes et a développé diverses interactions avec les macroarthropodes locaux. Comme c'est parfois le cas au cours d'une invasion biologique, une espèce introduite peut bénéficier d'une opportunité de niche *via* l'absence d'ennemis naturels (parasitoïdes, prédateurs) et/ou de compétiteurs dans son aire d'introduction (Jeschke & Heger, 2018). Ainsi, *D. suzukii* a pu et continue de profiter de la faible efficacité des parasitoïdes présents en France (Chabert et al., 2012; Girod et al., 2018). Si ces espèces de parasitoïdes sont peu performantes pour parasiter *D. suzukii*, notamment les parasitoïdes de larves, elles pourraient en revanche occasionner une perturbation du comportement de ponte par un effet de non-consommation (Hermann & Thaler, 2014). Un effet de ce type a déjà été observé chez *D. melanogaster* en présence du parasitoïde larvaire *Leptopilina*

*boulardi* (Lefèvre et al., 2012). C'est pourquoi nous avons décidé d'inclure le parasitoïde *Asobara tabida* dans le panel d'espèces testées dans le chapitre 2.2. Néanmoins, l'absence de mortalité ou de perturbation du comportement de ponte de *D. suzukii* par ce parasitoïde compatible confirme la faible perturbation engendrée par cet ennemi potentiel, incapable d'empêcher *D. suzukii* d'occuper d'une niche écologique relativement vide en Europe. Etant donnée la diversité des parasitoïdes, il est toutefois possible que certaines espèces évoluent ou augmentent en abondance dans l'environnement et deviennent alors plus efficaces contre *D. suzukii* à l'avenir (Knoll et al., 2017). Les parasitoïdes ne sont toutefois pas les seuls ennemis de *D. suzukii* qui doit également faire face à toute une communauté de prédateurs locaux, comme nous l'avons montré dans nos travaux.

Les résultats obtenus soulignent la diversité des interactions entre *D. suzukii* et les macroarthropodes prédateurs : si certains semblent n'avoir que peu d'effet sur le ravageur au cours de sa période d'oviposition, comme la punaise *Orius laevigatus* ou la larve de coccinelle *Adalia bipunctata*, d'autres se sont révélés d'excellents prédateurs, comme la lithobie *Lithobius forficatus* ou les différentes espèces d'araignées. De plus, trois espèces en particulier (deux carabes, *Limodromus assimilis* et *Poecilus cupreus*, et le cloporte *Porcellio scaber*) ont entraîné une diminution de la ponte malgré une prédation faible ou nulle, indiquant un effet perturbateur non lié à la consommation. En revanche, certaines espèces, notamment les fourmis *Lasius niger* et *Formica cunicularia*, semblent avoir un effet stimulant sur la ponte. Ces résultats démontrent que les relations entre *D. suzukii* et les prédateurs sont complexes et encore largement incomprises. En effet, certains prédateurs connus pour s'attaquer à *D. suzukii* comme les punaises du genre *Orius* (Englert & Herz, 2019; Renkema & Cuthbertson, 2018) ou de nombreuses espèces de fourmis (Borne et al., 2021; Siffert et al., 2021; Woltz et al., 2015; Woltz & Lee, 2017) apparaissent dans nos travaux comme sans effet, voire avec un effet contraire à celui recherché. Des prédateurs capables de s'attaquer aux drosophiles locales (Lys, 1995; Montoro et al., 2021; Scharnhorst et al., 2021) ne sont donc pas nécessairement efficaces pour s'attaquer à *D. suzukii*. Cette dernière partage pourtant de nombreuses similitudes morpho-anatomiques avec les autres espèces de drosophiles, et il est peu probable que des prédateurs polyphages fassent preuve de discrimination morphologique significative entre ces espèces en tant que proies. Les différences de prédation résultent donc probablement de différences chimiques et/ou comportementales entre les drosophiles

locales et *D. suzukii*. Nos résultats montrent également que le comportement des prédateurs, notamment leur mobilité, est lié à leur succès de prédation. Ceci confirme l'importance, tant du côté drosophile que de celui des prédateurs, de la composante comportementale dans les relations entre *D. suzukii* et les macroarthropodes (Ballman et al., 2017).

Etant donné que dans leur aire native, les populations de *D. suzukii* sont relativement contrôlées par des ennemis naturels efficaces (Kasuya et al., 2013; Wang, 2020), nos résultats semblent confirmer l'opportunité de niche offerte par une communauté d'ennemis moins efficaces dans l'aire d'introduction. De précédentes études ont en effet démontré que les ennemis de l'aire envahie par une espèce introduite sont en général différents et moins adaptés que ceux de son aire d'origine, et par conséquent moins efficaces (Abram et al., 2020; Gozzi et al., 2020). Cet effet s'observe néanmoins essentiellement sur des ennemis naturels relativement spécialistes (Berkvens et al., 2010; Torchin & Mitchell, 2004). Les macroarthropodes locaux les plus efficaces dans nos travaux sont d'ailleurs tous des prédateurs généralistes, il convient donc de nuancer leur impact individuel. En effet, de par leur régime alimentaire, ces prédateurs auront à disposition une multitude de proies alternatives à *D. suzukii* en conditions naturelles. C'est donc la diversité et le nombre de prédateurs généralistes présents en champs qui importe, plus que la présence d'une espèce en particulier. Il est aussi important de souligner que cette étude s'est intéressée uniquement à la prédation sur les œufs et les adultes. En effet, chaque stade présentant des spécificités (œuf immobile sur le fruit, larve protégée à l'intérieur du fruit, pupa immobile et au sol, adulte aérien et très mobile), celui-ci est sensible à différents types de prédation et va donc développer des défenses en conséquences. Un prédateur peu efficace sur certains stades peut donc l'être sur d'autres (Ballman et al., 2017; Gabarra et al., 2015; Renkema et al., 2015).

Parmi les différentes espèces d'arthropodes présentées dans le chapitre 2.2, nous avons également décidé de tester une espèce non pas prédatrice, mais potentiellement compétitrice, *Drosophila subobscura*. En effet, les données de suivis de populations de Drosophilidae entre 2019 et 2020 présentées dans le chapitre 1.2 montre une dynamique intéressante entre ces deux espèces qui sont les plus abondantes et fréquentes dans les communautés de drosophiles en France (Delbac et al., 2020a). A l'arrivée du printemps, *D. subobscura* devient l'espèce la plus capturée tandis que *D. suzukii* devient plus rare, voire absente de certaines zones, et donc

semble en apparence remplacée. Cette dynamique pourrait s'expliquer, au moins en partie, par une compétition interspécifique potentielle entre les deux drosophiles, notamment pour l'accès au substrat. Même si *D. subobscura* est une espèce souvent classée comme fongivore (Begon & Shorrocks, 1978), elle se montre fréquemment frugivore dans la nature mais sur des fruits à un état de maturité très avancé voire pourrissants (Poyet et al., 2014). Bien qu'elle préfère généralement les fruits dont le stade de décomposition est plus avancé que ceux utilisés par *D. suzukii* (Capy et al., 1987), les deux espèces peuvent être trouvées dans les fruits tombés ou pourris (Bal et al., 2017; Poyet et al., 2014). Par ailleurs, *D. suzukii* est une espèce frugivore pouvant plus anecdotiquement se nourrir et se développer sur des substrats à base de champignons (Stockton et al., 2019; Wallingford et al., 2018). Au cours de la chronoséquence de dégradation du fruit, de son état non mature à son pourrissement total, il y a une partition temporelle de son utilisation par les espèces de drosophiles qui leur permet généralement d'éviter la compétition. *D. suzukii* et *D. subobscura* utilisent donc une même ressource mais à des temps différents. De plus, *D. suzukii* pourrait faciliter l'infestation de *D. subobscura* en perçant le fruit et en initiant son pourrissement (Poyet et al., 2014). Ces facteurs pourraient leur permettre de coexister et de co-dominer la communauté de drosophiles comme nos résultats semblent le montrer dans le chapitre 1.2. À la fin de l'hiver, la chute des populations de *D. suzukii* peut s'expliquer par la rareté des fruits dans la nature sans qu'il y ait nécessairement un effet de compétition avec les autres drosophiles. Bien que les résultats de nos tests en conditions contrôlées ne montrent pas d'impact de *D. subobscura* sur le comportement de ponte de *D. suzukii*, d'autres travaux ont montré que le taux d'émergence des œufs de *D. suzukii* (non mesuré dans notre étude) était plus faible en présence d'œufs d'autres espèces de Drosophilidés (Shaw et al., 2018). A l'inverse, la présence de *D. suzukii* pourrait profiter aux autres espèces de Drosophilidés. En effet, en perçant la peau des fruits intacts pour y pondre, les femelles permettent l'accès à la chair du fruit pour divers champignons et pathogènes, ce qui accélère la pourriture du fruit (Walsh et al., 2011). Les autres espèces de Drosophilidés qui se nourrissent de fruits plus mûrs pourraient donc profiter de l'activité de *D. suzukii* qui augmente la quantité de ressource disponible (Bernardi et al., 2017; Poyet et al., 2014). L'étude de l'intégration de *D. suzukii* à la communauté de drosophiles locale, de par les mécanismes complexes qui la régissent, a donc toute sa place dans la

compréhension de la dynamique écologique du ravageur et la question des causes du succès de son invasion.

### 1.2. Relations entre *D. suzukii* et les plantes à fruits charnus

Les plantes hôtes sont un élément essentiel dans la pérennité des populations de *Drosophila suzukii*. Etant la source de nourriture des larves durant leur développement, les caractéristiques des plantes hôtes, comme la qualité nutritionnelle (Häggström & Larsson, 1995) ou la quantité de métabolites secondaires (Roitberg & Isman, 1992), sont déterminantes pour la valeur sélective des imagos (Sharma & Norris, 1991), et donc, *in fine*, dans le succès d'invasion du ravageur (Diepenbrock et al., 2016). En conséquence, l'hypothèse « Préférence-Performance » prédit que, la sélection des plantes hôtes par la mère étant soumise à la sélection naturelle, l'évolution devrait favoriser les femelles capables de discriminer et choisir le ou les hôte(s) le(s) plus adapté(s) pour leur progéniture (Mayhew, 1997; Thompson, 1988). Les préférences des femelles seraient donc liées aux performances des larves (Gripenberg et al., 2010).

Un atout majeur de *D. suzukii* expliquant, au moins en partie, le succès de son invasion est sa grande polyphagie (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2014). Cette capacité à pouvoir utiliser un très grand nombre d'espèces hôtes assure à la drosophile une ressource alimentaire abondante et continue durant la majeure partie de l'année. Une étude a également montré qu'avoir un régime généraliste présentait de nombreux avantages évolutifs, particulièrement chez les mouches frugivores (Clarke, 2017). Cela permet par exemple de réduire la course évolutive aux moyens de défense entre la plante-hôte et l'insecte et/ou d'éviter que les parasitoïdes ne développent un système de détection basé sur les signaux chimiques émis par la plante. De plus, si l'espèce ne souffre que de peu de compétition - comme c'est le cas de *D. suzukii* dans sa niche - l'apparition d'une spécialisation est inutile, cette dernière étant souvent un moyen d'éviter la compétition. Toutefois, cette polyphagie présente également un coût. En effet, la multiplication des hôtes potentiels se fait au détriment de l'adaptation spécifique à chaque plante (Hutchinson, 2005). Autrement dit, un insecte polyphage va gagner du temps d'oviposition par rapport à un spécialiste, la recherche d'hôtes étant facilitée par leur diversité plus élevée. Un insecte spécialiste va en revanche



gagner en précision d'oviposition, car il s'assure de ne pondre que sur les hôtes optimaux pour le développement de sa progéniture (Janz, 2003). Ces cas, qui vont à l'encontre de l'hypothèse préférence-performance (Clark et al., 2011; Gripenberg et al., 2010), montrent que la polyphagie peut amener à des « erreur d'oviposition », comme c'est le cas chez *D. suzukii*. En effet, les résultats que nous avons obtenus sur *Pyracantha coccinea*, ainsi que ceux obtenus sur d'autres espèces comme *Prunus padus* (Alhmedi et al., 2019), *Phytolacca americana* (Diepenbrock et al., 2016), *Arum maculatum*, *Gaultheria procumbens*, *Symphoricarpos x chenaultii* et d'autres encore (Poyet et al., 2015) confirment que de nombreux hôtes choisis par les femelles *D. suzukii* ne sont pas optimaux pour le développement larvaire. *D. suzukii* étant introduite dans des écosystèmes nouveaux, elle y rencontre de nombreuses espèces de plantes avec lesquelles elle n'a pas coévolué, ce qui pourrait augmenter le nombre d'erreurs d'oviposition dans son aire d'invasion. Connaître les différentes espèces locales de plantes pouvant servir d'hôte pour le ravageur se révèle donc essentiel dans la compréhension de la dynamique de son invasion.

Les travaux présentés dans ma thèse montrent également que les relations entre *D. suzukii* et les plantes sauvages, même celles considérées comme des hôtes très favorables, sont complexes et dépendent de nombreux facteurs. En effet, le sureau noir *Sambucus nigra* est, parmi les espèces sauvages, un hôte majeur pour *D. suzukii* (Kenis et al., 2016; Lee et al., 2015; Poyet et al., 2015). Pourtant, nous avons montré que les taux d'infestation des fruits de sureau dans la nature étaient extrêmement variables selon les régions géographiques, variant de moins de 0.01 à près de 0.24 adultes émergents par fruit (chapitre 1.1). La classification des plantes en « hôtes » ou « non-hôtes » semblent donc trop binaire pour représenter la complexité de la relation plante insecte. Une plante telle que le sureau, si elle est étudiée uniquement dans une région du sud de la France, pourra par exemple apparaître comme un hôte secondaire pour *D. suzukii*, alors que cette même espèce sera un hôte principal du ravageur dans une région du nord de la France. Si l'espèce plante est un facteur fondamental dans le choix du site de ponte, les variables environnementales sont également très importantes car elles viennent conditionner le choix de la plante-hôte (Delbac et al., 2020b) et potentiellement aussi la performance de la progéniture du ravageur. Prendre en compte les caractéristiques de l'environnement s'avère donc essentiel lorsque l'on étudie l'infestation d'une plante en

milieu naturel, car les taux d'infestations observés ne reflètent pas seulement les préférences de la drosophile, mais sont le résultat d'interactions complexes entre le ravageur, la plante-hôte et les variables environnementales.

### 1.3. *D. suzukii*, une espèce très sensible aux variations de son environnement

*Drosophila suzukii*, comme tout organisme, répond aux conditions biotiques et abiotiques de son habitat. Les résultats présentés, notamment dans le chapitre 1, montrent que les variables environnementales impactent *D. suzukii* à toutes les échelles. A l'échelle macroclimatique, nous avons vu que la température joue un rôle majeur, notamment car les populations de *D. suzukii* semblent être plus importantes au nord de la France que dans les régions chaudes du sud de la France durant les mois d'été les plus chauds et secs. Bien qu'elle ait envahie l'Europe à partir de la zone méditerranéenne (Calabria et al., 2012), cette espèce semble être plus adaptée à un climat tempéré, du moins pour les populations européennes. Etant une espèce de zone tempérée (Kimura, 2004), elle a développé des adaptations pour résister aux hivers froids (Enriquez & Colinet, 2017), notamment par l'apparition d'un phénotype hivernal (Panel et al., 2018; Shearer et al., 2016). De plus, des études en conditions contrôlées ont montré la faible performance de *D. suzukii* à des températures élevées (<30°C) (Kimura, 2004; Kinjo et al., 2014; Tochen et al., 2014). Une faible humidité semble également être un facteur limitant le développement et la survie du ravageur qui préfère une humidité relative plus élevée, ce qui lui permet de mieux survivre aux épisodes de forte chaleur (Enriquez & Colinet, 2017; Guédot et al., 2018; Hamby et al., 2016; Tochen et al., 2016). Le climat méditerranéen, aux étés très chauds et secs, n'est donc pas le plus propice au développement de *D. suzukii*, du moins pour la période estivale. Un autre facteur essentiel dans la dynamique des populations de cette mouche est la présence de forêts. Comme nous l'avons vu, que ce soit en milieu urbain ou en zone rurale, les populations du ravageur sont souvent beaucoup plus importantes à proximité d'habitats forestiers. Cette préférence pour les forêts a déjà été observée dans son aire native (Mitsui & Kimura, 2010) et dans les cultures, où l'abondance du ravageur est plus élevée quand ces derniers sont proches de zones boisées (Champagne-Cauchon et al., 2020; Haro-Barchin et al., 2018; Santoiemma et al., 2018; Tait et al., 2020). Les environnements forestiers sont importants dans l'écologie de *D. suzukii* car ils offrent une multitude de plantes hôtes sauvages pouvant

lui servir de nourriture et/ou site de reproduction (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015). Ils servent également de refuges, à la fois physique car ils contiennent de nombreux abris, notamment dans la litière (Briem et al., 2018), et climatiques car les environnements forestiers présentent un microclimat relativement tamponné et protégé des températures extrêmes (Wallingford et al., 2018).

L'influence de ces facteurs environnementaux sur le ravageur se fait de manière directe, mais aussi *via* un impact sur les autres échelons trophiques. En effet, nous avons vu que les caractéristiques des plantes hôtes utilisées par *D. suzukii* sont déterminantes dans son écologie et la dynamique de ses populations. Cet effet d'un niveau trophique inférieur (plantes) sur un niveau trophique supérieur (drosophile) est appelée effet « bottom-up » (Hunter & Price, 1992; Price et al., 1980). Les variables environnementales vont déterminer l'expression des traits de vie des plantes-hôtes. Par exemple la latitude, comme l'altitude, peut jouer sur la taille de la plante, des feuilles ou de l'infrutescence, sur la composition chimique des fruits tant en terme de composés nutritifs (Åkerström et al., 2010; Garibaldi et al., 2011) que toxiques (Moreira et al., 2018; Senica et al., 2017). L'effet des caractéristiques pédologiques sur les performances des plantes sont également prépondérantes. Le pH et la composition du sol jouent sur la taille des feuilles (Dong et al., 2020) et sur les traits photosynthétiques et donc le rapport isotopique du carbone dans les plantes (Cornwell et al., 2018; Wang et al., 2017). La pente et la structure du sol impactent son humidité, ce qui influe sur la taille des feuilles (Wright et al., 2017) et la capacité de photosynthèse (Reich et al., 2018; Zhou et al., 2013). Les variables du sol sont souvent modulées par celles du climat, et l'interaction sol-climat a une grande influence sur les caractéristiques des plantes comme la taille de l'appareil végétatif, le nombre de fruits ou la composition chimique (Cornwell et al., 2018; Maire et al., 2015; Ordoñez et al., 2009; Simpson et al., 2016). Ainsi, les variables environnementales déterminent la quantité et/ou la qualité des ressources disponibles pour *D. suzukii*. Elles vont donc moduler cet effet bottom-up ce qui, *in fine*, participe à structurer les populations du ravageur, comme montré au chapitre 1.1.

L'influence de l'environnement sur *D. suzukii* se fait également par le biais du niveau trophique supérieur, c'est-à-dire ses ennemis naturels. Comme nous l'avons vu, ces derniers ont une place importante dans le succès d'invasion de *D. suzukii*, celle-ci ayant pu profiter d'un relâchement de la pression d'ennemis naturels dans son

aire d'invasion (Chabert et al., 2012). Néanmoins, tout comme pour les plantes-hôtes, les caractéristiques de ses ennemis naturels ont une influence sur *D. sukii*, on parle alors d'effet « top-down » (Hunter & Price, 1992; Price et al., 1980) car l'influence se fait du niveau trophique supérieur (ennemis naturels) sur le niveau trophique inférieur (drosophile). L'impact des facteurs environnementaux sur les caractéristiques des ennemis naturels va donc se répercuter sur *D. sukii* en jouant sur cet effet top-down. Le climat est, par exemple, un facteur important dans le développement des arthropodes. Chez de nombreuses espèces, une température plus élevée durant le développement conduit à une taille plus petite chez l'imago (Atkinson, 1994). La taille est un trait dont les répercussions en terme de valeur sélective chez les insectes sont notables. Elle est notamment généralement corrélée à la fécondité, au taux métabolique et/ou à l'espérance de vie (Abram et al., 2016; Berrigan & Partridge, 1997), ce qui peut avoir par la suite des répercussions sur le comportement. La taille est également souvent corrélée à la mobilité et la capacité de dispersion chez les insectes (Roff, 1991). La température peut donc indirectement impacter les stratégies et capacités de prédation/parasitisme des ennemis naturels (Colinet et al., 2007) par exemple en compensant une longévité faible ou un métabolisme basal plus élevée par une production d'œufs plus importante (Le Lann et al., 2011). La sélection des hôtes peut, elle aussi, être impactée par la taille des parasitoïdes elle-même dépendante de la température (Moiroux et al., 2015). Par exemple, Wu et al. (2011) ont montré que des parasitoïdes de pucerons élevés à des températures élevées (25°C) sont plus petits, et en conséquence présentent plus de difficultés à parasiter des hôtes de grande taille. L'humidité influence également les ennemis naturels de *D. sukii*. Il a en effet été démontré qu'un manque d'eau pousse le parasitoïde pupal *Pachycrepoideus vindemmiae* à consommer les pupes de *D. sukii* pour s'abreuver (Bezerra Da Silva et al., 2019). Une faible humidité pourrait alors mener à une augmentation du nombre de drosophiles tuées par ce parasitoïde. Au-delà du climat, la latitude est un important facteur structurant la relation entre les insectes comme *D. sukii* et leurs ennemis naturels. La latitude est généralement négativement corrélée à la force des interactions biotiques, qui sont les plus fortes en zone tropicale (Schemske et al., 2009). Ces interactions restent toutefois complexes, et l'influence de la latitude est souvent spécifique aux interactions en question (Anstett et al., 2016). Un effet inverse de la latitude a par exemple été observé en forêt boréale entre la pression de prédation sur les insectes et la pression de parasitisme par les parasitoïdes, cette

dernière étant positivement corrélée à la latitude tandis que la pression de prédation l'est négativement (Zvereva et al., 2020). La latitude ainsi que les autres variables environnementales ont donc des effets variés sur les ennemis naturels. Comme cela a été montré sur différentes espèces de drosophiles (Delava et al., 2016; Kruitwagen et al., 2018; Ris et al., 2004), il est certain qu'elles ont une influence sur les populations de *D. suzukii* en modulant l'effet top-down via un impact sur ses ennemis naturels.

#### *1.4. Dynamique temporelle des populations de D. suzukii et variabilité des conditions environnementales*

Comme nous l'avons démontré, l'influence des conditions environnementales est fondamentale dans la dynamique des populations de *D. suzukii*. Cependant, ces conditions ne sont pas constantes au cours du temps, particulièrement dans la zone d'invasion européenne de *D. suzukii* qui présente un climat tempéré avec une forte saisonnalité. Les modifications de conditions macroclimatiques au cours de l'année ont des répercussions sur les populations de *D. suzukii* (cf. Discussion 1.3), mais également sur les facteurs locaux. L'hiver en particulier est une période critique pour la drosophile. L'espèce doit en premier lieu faire face à la baisse des températures. *D. suzukii* est connue pour être relativement résistante aux températures basses, mais reste sensible au gel (Jakobs et al., 2015; Plantamp et al., 2016). Les différents stades ne sont toutefois pas tous aussi sensibles. Les stades larvaires et imaginaux présentant la meilleure résistance au froid, ils sont théoriquement plus susceptibles de résister aux conditions hivernales (Jakobs et al., 2017; Ryan et al., 2016). Cependant, de par la rareté des fruits en période hivernale, c'est sous sa forme adulte que *D. suzukii* passe l'hiver (Rossi-Stacconi et al., 2016). Une température de 0°C suffit pour tuer la moitié des adultes en 24h (Enriquez & Colinet, 2017). La drosophile doit donc se protéger de ces températures afin de survivre à l'hiver dans la nature. Les piégeages que nous avons réalisés tout au long de l'année montrent que les individus capturés durant les mois les plus froids présentent très souvent un morphe hivernal, qui leur permet de mieux survivre aux basses températures (Shearer et al., 2016). En particulier, une mélanisation plus importante permettrait une meilleure absorption du rayonnement solaire et donc un réchauffement plus efficace (Trullas et al., 2007). Les ailes des drosophiles sont aussi plus grandes l'hiver, ce qui pourrait indiquer une meilleure mobilité (vitesse et accélération) des individus afin de raccourcir les temps

de déplacement d'un refuge à un autre durant les périodes les plus froides (Frainout et al., 2018). Les individus hivernant restent toutefois peu actifs, et entrent notamment en diapause reproductrice (Grassi et al., 2018; Panel et al., 2018). Notre étude montre également que les populations de *D. suzukii* semblent se déplacer vers les zones boisées durant l'hiver, ce qui a été aussi rapporté par d'autres études (Pelton et al., 2016; Rossi-Stacconi et al., 2016; Santoiemma et al., 2019). La forêt offre à la drosophile une multitude de refuges (écorce, litière, bois mort, etc.) lui permettant de s'abriter en attendant des conditions favorables (Sandström et al., 2019; Urbaneja-Bernat et al., 2020). Les environnements forestiers offrent également des conditions de température tamponnées qui protègent les individus des épisodes thermaux extrêmes (Wallingford et al., 2018). Ces caractéristiques en font un habitat idéal pour passer l'hiver sous une forme moins active. *D. suzukii* n'entre cependant pas en diapause complète durant l'hiver, mais semble plutôt être dans un état de quiescence (avec diapause reproductrice) pouvant se lever rapidement si les conditions environnementales deviennent favorables (Stockton et al., 2020). En effet, nous avons pu observer, lors des captures hivernales, que même à des températures basses (<5°C) et sur un sol recouvert de neige, les individus peuvent très rapidement s'activer si le temps ensoleillé leur permet de se réchauffer. La dissection de femelles a également montré une importante atrophie des ovaires durant les mois d'hiver (résultats non publiés) confirmant un état de diapause reproductrice.

Au-delà des conditions climatiques difficiles, le passage de l'hiver présente également une autre difficulté pour *D. suzukii* de par le manque de ressources alimentaires. Les fruits charnus étant très rares durant cette période, la drosophile doit se tourner vers d'autres ressources pour survivre. Si des précédentes études ont montré qu'en l'absence de ressources optimales, *D. suzukii* pouvait se nourrir de champignons voire de déjections d'oiseaux (Stockton et al., 2019; Wallingford et al., 2018), nos travaux semblent suggérer une utilisation potentielle du lierre *Hedera helix*. Nous avons en effet observé une forte association entre *D. suzukii* et le lierre, en particulier durant l'hiver. La floraison très tardive de cette plante offre aux insectes une abondante ressource en nectar (Timberlake et al., 2021) qui pourrait potentiellement aider la drosophile à se préparer énergétiquement au passage de l'hiver (Poyet et al., 2015). L'hiver est donc une période critique pour les populations de *D. suzukii* qui passent vraisemblablement par un goulot d'étranglement annuel à cette période (Rossi-Stacconi et al., 2016). Ce goulot d'étranglement est d'ailleurs plus conséquent

pour les mâles pour qui la mortalité est plus forte en hiver (Shearer et al., 2016). Les femelles adultes sont en effet majoritairement celles qui passent l'hiver, en gardant une réserve de sperme dans leur spermathèque (Grassi et al., 2018). Au retour du printemps, ces femelles vont infester les premiers fruits charnus disponibles tels que ceux d'*Aucuba japonica* ou du gui *Viscum album* (Panel et al., 2018; Poyet et al., 2015; Wolf et al., 2020). Les travaux de Panel et al. (2018) montrent néanmoins que la première génération de l'année qui s'y développe présente un taux d'émergence et une valeur sélective très faibles. Les auteurs indiquent que ce sont majoritairement les femelles hivernantes qui survivent jusqu'à plus tard dans la saison, lorsque plus de fruits sont disponibles. Ces observations sont en accord avec nos résultats montrant que les morphes hivernaux restent encore largement présents jusqu'en mai. Ces derniers sont ensuite absents de la campagne de capture suivante en juillet. Cela semble indiquer que la génération hivernante est morte et que de nouvelles générations au morphe estival se sont développées avec succès. La dynamique annuelle que nous avons observée, avec de faibles populations en début d'année jusqu'au début de l'été, puis une augmentation du nombre d'individus capturés durant l'été jusqu'à un pic à l'automne, semble typique de l'espèce en Europe (Belien et al., 2014; Briem et al., 2018; Tait et al., 2020) et lui permet de répondre au mieux aux variations saisonnières des conditions environnementales.

## **2. Vers une meilleure prise en compte des facteurs environnementaux dans la gestion de *D. suzukii* ?**

### *1. De nouveaux outils dans la lutte contre le ravageur*

En élargissant les connaissances sur l'écologie de *Drosophila suzukii* et ses relations avec les différents éléments des écosystèmes envahis, les travaux que nous avons réalisés ont permis d'identifier plusieurs outils prometteurs qui pourraient permettre, à terme, de développer des leviers efficaces pour lutter contre *D. suzukii*. Notre screening de 16 espèces de macroarthropodes nous a notamment permis de cibler, parmi de nombreuses espèces locales, lesquelles étaient les plus prometteuses pour un contrôle des populations de *D. suzukii* dans les cultures. L'utilisation des prédateurs dans la lutte biologique contre les ravageurs est connue et expérimentée avec succès depuis de nombreuses années, mais son application à *D. suzukii* est encore balbutiante. Bien que l'impact potentiel de ces macroarthropodes ait

probablement été sous-consideré dans les techniques de lutttes utilisées jusqu'ici, probablement à cause de l'utilisation dominante de la lutte chimique par les insecticides (Shawer, 2020), notre étude montre que cette composante de l'environnement pourrait être un outil de gestion intéressant, comme l'ont aussi suggéré d'autres travaux (Haye et al., 2016; Woltz & Lee, 2017). La diversité des espèces testées permet de présager une diversité des applications. Les araignées tisseuses de toiles comme les tégénaires pourraient par exemple être utilisées dans des environnements clos comme des serres ou des salles de stockage (Wolf et al., 2018), tandis que les espèces du sol comme les lycoses ou les carabes pourraient avoir leur place en plein champs (Ballman et al., 2017). Les macroarthropodes locaux présentent également l'intérêt de pouvoir être utilisés en combinaisons avec d'autres méthodes de lutte tant que celles-ci respectent la biodiversité locale.

Parmi ces autres méthodes biologiques, nos travaux ont souligné le potentiel des plantes-hôtes sauvages. Par exemple, nous avons pu montrer l'impact de *Pyracantha coccinea* sur les taux d'infestations de fraises. En étant à la fois très attractif et invariablement mortel pour *D. suzukii*, le *Pyracantha* montre des caractéristiques très intéressantes en tant que plante-piège. L'utilisation de plante-pièges pour contrôler les populations de ravageurs a déjà été appliqué à différentes espèces (Badenes-Perez et al., 2014; Nibouche et al., 2012; Vestergård, 2019), mais les études à ce sujet sur *D. suzukii* sont encore rares et les résultats étaient jusqu'alors peu concluants. En effets, si ces études ont permis d'identifier des espèces de plantes-hôtes comme *Rubus fruticosus* (Weißinger et al., 2019) ou *Prunus padus* (Alhmedi et al., 2019) permettant d'éloigner *D. suzukii* des cultures, ces plantes présentent l'inconvénient de ne pas être mortelles pour le ravageur et donc d'éventuellement servir de réservoir pour ses populations (Parolin et al., 2012). Le taux de mortalité de 100% que nous avons observé dans le pyracantha permet d'éviter cet effet contre-productif. Mais le pyracantha présente également d'autres caractéristiques de plante-piège idéale. C'est un taxon considéré non-envahissant en France (de Villalobos et al., 2010), disponible en horticulture, robuste, pérenne et qui demande peu d'entretien de la part des agriculteurs (cette plante est toutefois épineuse et une protection adaptée est nécessaire pour la manipuler). De plus cette espèce produit de grandes quantités de fruits durant l'automne, c'est-à-dire durant le pic de population de *D. suzukii*. C'est également à cette période que se développe la génération hivernante, qui est la première source d'infestation des champs au retour du printemps (Hwang et al., 2020;



Panel et al., 2018). Par ailleurs, les travaux réalisés sur le sureau *Sambucus nigra* montrent que toutes les espèces sauvages à fruits charnus devraient être mieux prises en compte dans la gestion du ravageur. En effet, notre étude a démontré l'importance capitale des facteurs environnementaux sur la capacité d'une plante à être un hôte et donc un réservoir pour *D. suzukii*. Comprendre comment l'environnement façonne la relation plante-insecte est donc, au-delà de l'aspect fondamental, une connaissance essentielle pour anticiper et prévenir les infestations dans les champs à partir des plantes-hôtes sauvages environnantes.

## 2. Améliorer la gestion des habitats non-agricoles pour réduire les dégâts en champs

Les résultats obtenus grâce à nos travaux, ainsi que l'ensemble des connaissances sur *D. suzukii*, tendent vers la même conclusion : la gestion des habitats autour des parcelles cultivées est fondamentale dans la lutte contre le ravageur. Une lutte biologique conservative serait en effet plus efficace contre *D. suzukii* qu'une lutte biologique inondative, comme l'ont suggéré plusieurs travaux (X. Wang, 2020; Woltz et al., 2015). Cette lutte biologique conservative consiste à utiliser les ennemis naturels du ravageur déjà présents sur le territoire, en favorisant leur présence et en les attirant dans les cultures grâce à des méthodes déjà expérimentées en agronomies (Eilenberg et al., 2001). Ce constat est renforcé par la faible efficacité des deux espèces utilisées en lutte biologique inondative que nous avons testées (*Adalia bipunctata* et *Orius laevigatus*). Avec des pratiques agricoles et une gestion des milieux proches des cultures adaptées, les organismes locaux pourraient y trouver des ressources intéressantes (refuges, nourritures, etc.) et ainsi favoriser une biodiversité qui pourrait contribuer à la limitation des populations de *D. suzukii* (Landis et al., 2000). Une manière courante de favoriser l'apparition de cette biodiversité proche et dans des cultures est de créer des habitats semi-naturels autour des champs, comme des haies et/ou des bandes enherbées (Holland et al., 2016; Pickett & Bugg, 1998). Un phénomène de *spill-over* (débordement) pourrait alors être observé, c'est-à-dire que les prédateurs pourraient coloniser les cultures à partir de ces milieux adjacents.

La gestion de ces habitats semi-naturels est en revanche essentielle car, comme nous l'avons montré, leur composition floristique peut être déterminante pour

*D. suzukii*. Par exemple, si ces habitats comportent des plantes à fruits charnus (ronce, sureau, *Prunus* sp., etc.) et que les conditions environnementales sont optimales, ces habitats peuvent rapidement devenir des réservoirs importants de *D. suzukii* et avoir un effet contre-productif en augmentant le nombre de ravageurs dans le champ. En revanche, s'ils contiennent diverses espèces de plantes-pièges telles que *P. coccinea*, ils pourraient devenir d'excellents moyens de détourner la drosophile des cultures, en plus d'offrir un habitat idéal pour toute une communauté de macroarthropodes prédateurs. Pour ces raisons, comprendre l'impact des variables environnementales multi-échelles sur le ravageur, ses plantes-hôtes et leur relation est crucial pour gérer efficacement les habitats semi-naturels avoisinant les cultures et en faire des outils efficaces de gestion des populations de *D. suzukii*.

### **Conclusions et perspectives de recherche**

Les travaux présentés dans cette thèse montrent en quoi le domaine de l'écologie de l'invasion et le domaine de la lutte contre les ravageurs sont étroitement liés. La lutte contre *Drosophila suzukii* ne peut se faire de manière complète et efficace qu'en y intégrant un maximum de connaissances sur la biologie et l'écologie du ravageur, ainsi qu'une compréhension des mécanismes qui ont permis le succès de son invasion. En comprenant comment les divers facteurs environnementaux façonnent à la fois les populations de *D. suzukii*, les caractéristiques quantitatives et qualitatives de la ressource en plantes hôtes, ainsi que la relation entre les deux acteurs de la relation plante-insecte, il devient possible de prévoir, dans une certaine mesure, les déplacements du ravageur et les zones de cultures les plus à risque. Ces connaissances permettent d'avoir une gestion proactive des agrosystèmes, en concevant des aménagements avant que les populations de *D. suzukii* ne s'installent.

De plus, dans un contexte de changement climatique global, connaître l'impact des variables environnementales, et notamment macroclimatiques, sur la relation plante-insecte est une information clé pour développer des modèles de distribution du ravageur (Skendžić et al., 2021) et prédire l'évolution du processus d'invasion de *D. suzukii*. Le réchauffement climatique pourrait, par exemple, décaler la phénologie de certaines plantes-hôtes et ainsi provoquer une désynchronisation entre la phénologie de la mouche et celle de la plante, réduisant de fait le potentiel d'hôte de cette espèce dans les zones les plus impactées par le réchauffement climatique. Pouvoir prédire

comment les modifications climatiques à venir impacteront le futur de l'invasion de *D. suzukii* devient alors essentiel dans la perspective de limiter son impact sur les écosystèmes naturels comme sur les agrosystèmes.

Au regard de l'ensemble des résultats présentés dans cette thèse, plusieurs perspectives de recherches peuvent être proposées, notamment dans une visée d'application à la lutte contre cette espèce. Nos travaux ont illustré les variations d'infestations d'une plante-hôte à différentes échelles. Cependant cette étude s'intéressait aux différences interindividuelles de taux d'infestations, c'est-à-dire à ce qui explique qu'une plante est plus infestée qu'une autre. Connaître les facteurs influençant les taux d'infestation à l'échelle intra-individuelle permettrait d'améliorer encore plus la compréhension des mécanismes structurant la relation entre *D. suzukii* et ses plantes-hôtes. Les conditions environnementales ne sont en effet pas homogènes sur une plante à fruits. Les fruits en bordure de la plante, plus exposés aux conditions climatiques (soleil, pluie, etc.) et aux ennemis naturels volants, présentent des conditions bien différentes des fruits placés plus au cœur de la plante. Ces derniers sont moins visibles de l'extérieur, et dans des conditions climatiques plus tamponnées. Par conséquent, l'infestation d'une plante par la drosophile ne se fait probablement pas de manière homogène à l'échelle de l'individu. Ces différences peuvent également jouer sur le développement et le taux d'émergence dans les fruits. Dans la lignée de nos travaux à large échelle, identifier l'impact des variables environnementale à cette échelle très fine permettrait ainsi de compléter les connaissances sur la relation entre *D. suzukii* et ses plantes-hôtes, et donc d'améliorer les prédictions concernant les déplacements (en particulier verticaux) des populations du ravageur et ses dégâts en champs.

Par ailleurs, les deux méthodes de lutte étudiées dans nos travaux, à savoir l'utilisation de plantes pièges et des macroarthropodes locaux, n'en sont pour le moment qu'à un stade expérimental. Il conviendrait de faire des tests en plein champs pour en vérifier l'efficacité dans des conditions naturelles. Notre étude des interactions entre *D. suzukii* et les prédateurs locaux a été réalisée dans des conditions contrôlées pour les besoins de la standardisation. Dans la nature, les communautés de macroarthropodes sont au cœur d'une multitude de mécanismes et interactions trophiques. Certains prédateurs peuvent par exemple être en compétition, voire s'attaquer entre eux (prédation intragilde), les plus gros (araignées) pouvant

consommer les plus petits (fourmis, carabes, etc.). Cela réduirait leurs efficacités respectives, le plus petit car une partie des individus se fait consommer, et le plus gros car il consomme des proies alternatives plutôt que le ravageur. La complexité des interactions constituant le réseau trophique observable dans la nature étant difficilement reproductible en conditions de laboratoire, une étude sur le terrain est nécessaire.

## Bibliographie

- Abram, P. K., McPherson, A. E., Kula, R., Hueppelsheuser, T., Thiessen, J., Perlman, S. J., Curtis, C. I., Fraser, J. L., Tam, J., Carrillo, J., Gates, M., Scheffer, S., Lewis, M., & Buffington, M. (2020). New records of Leptopilina, Ganaspis, and Asobara species associated with *Drosophila suzukii* in North America, including detections of *L. japonica* and *G. brasiliensis*. *Journal of Hymenoptera Research*, 78, 1–17. <https://doi.org/10.3897/jhr.78.55026>
- Abram, P. K., Parent, J.-P., Brodeur, J., & Boivin, G. (2016). Size-induced phenotypic reaction norms in a parasitoid wasp: An examination of life-history and behavioural traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(3), 620–632. <https://doi.org/10.1111/bij.12658>
- Ahmed, D. A., Hudgins, E. J., Cuthbert, R. N., Kourantidou, M., Diagne, C., Haubrock, P. J., Leung, B., Liu, C., Leroy, B., Petrovskii, S., Beidas, A., & Courchamp, F. (2022). Managing biological invasions: The cost of inaction. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02755-0>
- Åkerström, A., Jaakola, L., Bång, U., & Jäderlund, A. (2010). Effects of Latitude-Related Factors and Geographical Origin on Anthocyanidin Concentrations in Fruits of *Vaccinium myrtillus* L. (Bilberries). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(22), 11939–11945. <https://doi.org/10.1021/jf102407n>
- Alhmedi, A., Clymans, R., Van Kerckvoorde, V., Bylemans, D., & Beliën, T. (2019). Preference and performance of *Drosophila suzukii* on Prunus species: A potential eco-friendly pest management tool. *Crop Protection*, 122, 35–41. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.04.018>
- Allee, W. C., Park, O., Emerson, A. E., Park, T., & Schmidt, K. P. (1949). Principles of animal ecology. *Principles of Animal Ecology*, Edn 1. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19502201180>
- Altieri, M. A., & Nicholls, C. I. (2019). Vegetational Designs to Enhance Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. In B. Souza, L. L. Vázquez, & R. C. Marucci (Eds.), *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems: Biological Control and Functional Biodiversity* (pp. 3–13). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1_1)
- Amaral, D. S. S. L., Venzon, M., dos Santos, H. H., Sujii, E. R., Schmidt, J. M., & Harwood, J. D. (2016). Non-crop plant communities conserve spider

- populations in chili pepper agroecosystems. *Biological Control*, 103, 69–77.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.07.007>
- Andreazza, F., Bernardi, D., dos Santos, R. S. S., Garcia, F. R. M., Oliveira, E. E., Botton, M., & Nava, D. E. (2017). *Drosophila suzukii* in Southern Neotropical Region: Current Status and Future Perspectives. *Neotropical Entomology*, 46(6), 591–605. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0554-7>
- Anstett, D. N., Nunes, K. A., Baskett, C., & Kotanen, P. M. (2016). Sources of Controversy Surrounding Latitudinal Patterns in Herbivory and Defense. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(10), 789–802.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.011>
- Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D. S., Chu, D., Daane, K. M., Gibert, P., Gutierrez, A. P., Hoelmer, K. A., Hutchison, W. D., Isaacs, R., Jiang, Z. L., Kárpáti, Z., Kimura, M. T., Pascual, M., Philips, C. R., Plantamp, C., Ponti, L., Véték, G., ... Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): A global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88(3), 469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>
- Atallah, J., Teixeira, L., Salazar, R., Zaragoza, G., & Kopp, A. (2014). The making of a pest: The evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1781), 20132840.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2840>
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: A biological law for ectotherms? *Temperature and Organism Size: A Biological Law for Ectotherms?*, 25, 1–58.
- Badenes-Perez, F. R., Reichelt, M., Gershenson, J., & Heckel, D. G. (2014). Using plant chemistry and insect preference to study the potential of *Barbarea* (Brassicaceae) as a dead-end trap crop for diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Phytochemistry*, 98, 137–144.  
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.11.009>
- Bal, H. K., Adams, C., & Grieshop, M. (2017). Evaluation of Off-season Potential Breeding Sources for Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii* Matsumura) in Michigan. *Journal of Economic Entomology*, 110(6), 2466–2470.  
<https://doi.org/10.1093/jee/tox252>
- Ballman, E. S., Collins, J. A., & Drummond, F. A. (2017). Pupation Behavior and Predation on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Pupae in Maine Wild

- Blueberry Fields. *Journal of Economic Entomology*, 110(6), 2308–2317.  
<https://doi.org/10.1093/jee/tox233>
- Beers, E. H., Van Steenwyk, R. A., Shearer, P. W., Coates, W. W., & Grant, J. A. (2011). Developing *Drosophila suzukii* management programs for sweet cherry in the western United States. *Pest Management Science*, 67(11), 1386–1395.  
<https://doi.org/10.1002/ps.2279>
- Begon, M., & Shorrocks, B. (1978). The feeding- and breeding-sites of *Drosophila obscura* Fallén and *D. subobscura* Collin. *Journal of Natural History*, 12(2), 137–151. <https://doi.org/10.1080/00222937800770031>
- Belien, T., Thys, T., Fassotte, C., Walrant, C., Tomme, M., Bolen, M., & Bylemans, D. (2014). Population dynamics of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Belgium in 2013. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 79, 169–175.
- Bellamy, D. E., Sisterson, M. S., & Walse, S. S. (2013). Quantifying Host Potentials: Indexing Postharvest Fresh Fruits for Spotted Wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*. *PLOS ONE*, 8(4), e61227.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061227>
- Berkvens, N., Moens, J., Berkvens, D., Samih, M. A., Tirry, L., & De Clercq, P. (2010). *Dinocampus coccinellae* as a parasitoid of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Europe. *Biological Control*, 53(1), 92–99.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.11.001>
- Bernardi, D., Andrezza, F., Botton, M., Baronio, C. A., & Nava, D. E. (2017). Susceptibility and Interactions of *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Damaging Strawberry. *Neotropical Entomology*, 46(1), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0423-9>
- Berrigan, D., & Partridge, L. (1997). Influence of temperature and activity on the metabolic rate of adult *Drosophila melanogaster*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 118(4), 1301–1307.  
[https://doi.org/10.1016/S0300-9629\(97\)00030-3](https://doi.org/10.1016/S0300-9629(97)00030-3)
- Bezerra Da Silva, C. S., Price, B. E., & Walton, V. M. (2019). Water-Deprived Parasitic Wasps (*Pachycrepoideus vindemmiae*) Kill More Pupae of a Pest (*Drosophila suzukii*) as a Water-Intake Strategy. *Scientific Reports*, 9(1), 3592.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-40256-8>

- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings. Biological Sciences*, *273*(1595), 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Biganski, S., Jehle, J. A., & Kleespies, R. G. (2018). *Bacillus thuringiensis* serovar *Israelensis* has no effect on *Drosophila suzukii* Matsumura. *Journal of Applied Entomology*, *142*(1–2), 33–36. <https://doi.org/10.1111/jen.12415>
- Blackburn, T. M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D. M., Sendek, A., Vilà, M., Wilson, J. R. U., Winter, M., ... Bacher, S. (2014). A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLOS Biology*, *12*(5), e1001850. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2009). *Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds*. OUP Oxford.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blossey, B., & Notzold, R. (1995). Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology*, *83*(5), 887–889. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Borne, F., Prigent, S. R., Molet, M., & Courtier-Orgogozo, V. (2021). *Drosophila* glue protects from predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1947), 20210088. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0088>
- Börschig, C., Klein, A.-M., von Wehrden, H., & Krauss, J. (2013). Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology*, *14*(7), 547–554. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.09.002>
- Boughdad, A., Haddi, K., El Bouazzati, A., Nassiri, A., Tahiri, A., El Anbri, C., Eddaya, T., Zaid, A., & Biondi, A. (2021). First record of the invasive spotted wing *Drosophila* infesting berry crops in Africa. *Journal of Pest Science*, *94*(2), 261–271. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01280-0>



- Briem, F., Dominic, A. R., Golla, B., Hoffmann, C., Englert, C., Herz, A., & Vogt, H. (2018). Explorative Data Analysis of *Drosophila suzukii* Trap Catches from a Seven-Year Monitoring Program in Southwest Germany. *Insects*, 9(4), 125. <https://doi.org/10.3390/insects9040125>
- Brockhoff, E. G., & Liebhold, A. M. (2017). Ecology of forest insect invasions. *Biological Invasions*, 19(11), 3141–3159. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1514-1>
- Burel, F. (1996). Hedgerows and Their Role in Agricultural Landscapes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 15(2), 169–190. <https://doi.org/10.1080/07352689.1996.10393185>
- Burel, F., & Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. (p. 359). Editions TEC et DOC. <https://hal.inrae.fr/hal-02842834>
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., & Lefeuvre, J.-C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 19(1), 47–60. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80007-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80007-6)
- Calabria, G., Máca, J., Bächli, G., Serra, L., & Pascual, M. (2012). First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 136(1–2), 139–147. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01583.x>
- Callaway, J. C., & Josselyn, M. N. (1992). The introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in South San Francisco Bay. *Estuaries*, 15(2), 218–226. <https://doi.org/10.2307/1352695>
- Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 436–443. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
- Caprile, J., Flint, M. L., Bolda, M. P., Grant, J. A., Van Steenwyk, R., & Haviland, D. (2013). *Spotted wing Drosophila* (*Drosophila suzukii*). University of California-IPM online.
- Capy, P., David, J. R., Carton, yves, Pla, E., & Stöckel, J. (1987). Grape breeding *Drosophila* communities in southern France: Short range variation in ecological and genetical structure of natural populations. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, 8, 435–440.

- Carey, M. P., Sanderson, B. L., Barnas, K. A., & Olden, J. D. (2012). Native invaders – challenges for science, management, policy, and society. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(7), 373–381. <https://doi.org/10.1890/110060>
- Castro Díez, M. P., & Alonso Fernández, Á. (2017). Effects of non-native riparian plants in riparian and fluvial ecosystems: A review for the Iberian Peninsula. *Limnetica*, 36(2), 525–541. <https://doi.org/10.23818/limn.36.19>
- Catford, J. A., Vesk, P. A., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Quantifying levels of biological invasion: Towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology*, 18(1), 44–62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02549.x>
- Cattel, J., Nikolouli, K., Andrieux, T., Martinez, J., Jiggins, F., Charlat, S., Vavre, F., Lejon, D., Gibert, P., & Mouton, L. (2018). Back and forth *Wolbachia* transfers reveal efficient strains to control spotted wing drosophila populations. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2408–2418. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13101>
- Chabert, S., Allemand, R., Poyet, M., Eslin, P., & Gibert, P. (2012). Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 63(1), 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.05.005>
- Chabert, S., Allemand, R., Poyet, M., Ris, N., & Gibert, P. (2013). *Drosophila suzukii*, vers une lutte biologique contre ce ravageur des fruits rouges: Fruits et légumes. *Drosophila Suzukii, Vers Une Lutte Biologique Contre Ce Ravageur Des Fruits Rouges : Fruits et Légumes*, 660, 34–38.
- Champagne-Cauchon, W., Guay, J.-F., Fournier, V., & Cloutier, C. (2020). Phenology and spatial distribution of spotted-wing drosophila (Diptera: Drosophilidae) in lowbush blueberry (Ericaceae) in Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 152(4), 432–449. <https://doi.org/10.4039/tce.2020.30>
- Chapin III, F. S., & Chapin, M. C. (1981). Ecotypic Differentiation of Growth Processes in *Carex aquatilis* along Latitudinal and Local Gradients. *Ecology*, 62(4), 1000–1009. <https://doi.org/10.2307/1936999>
- Chaplin-Kramer, R., & Kremen, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, 22(7), 1936–1948. <https://doi.org/10.1890/11-1844.1>

- Charles, H., & Dukes, J. S. (2007). Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. In W. Nentwig (Ed.), *Biological Invasions* (pp. 217–237). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_13)
- Chireceanu, C., Chiriloaie, A., & Teodoru, A. (2015). First record of the Spotted Wing *Drosophila Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Romania. *Romanian Journal for Plant Protection*, 8, 86–95.
- Cini, A., Ioriatti, C., & Anfora, G. (2012). A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bulletin of Insectology*, 65(1), 149–160.
- Clark, K. E., Hartley, S. E., & Johnson, S. N. (2011). Does mother know best? The preference–performance hypothesis and parent–offspring conflict in aboveground–belowground herbivore life cycles. *Ecological Entomology*, 36(2), 117–124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01248.x>
- Clarke, A. R. (2017). Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the ‘generalism’ debate. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(2), 245–257. <https://doi.org/10.1111/bij.12880>
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(3), 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Colinet, H., Boivin, G., & Hance, Th. (2007). Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: Fitness consequences. *Oecologia*, 152(3), 425–433. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0674-6>
- Collinge, S. K. (1998). Spatial arrangement of habitat patches and corridors: Clues from ecological field experiments. *Landscape and Urban Planning*, 42(2), 157–168. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(98\)00085-1](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(98)00085-1)
- Cornwell, W. K., Wright, I. J., Turner, J., Maire, V., Barbour, M. M., Cernusak, L. A., Dawson, T., Ellsworth, D., Farquhar, G. D., Griffiths, H., Keitel, C., Knoch, A., Reich, P. B., Williams, D. G., Bhaskar, R., Cornelissen, J. H. C., Richards, A., Schmidt, S., Valladares, F., ... Santiago, L. S. (2018). Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C3 plants worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 27(9), 1056–1067. <https://doi.org/10.1111/geb.12764>

- Coslor, C. C. (2013). *Effects of neonicotinoids on adult and immature Drosophila suzukii in the laboratory and in an experimental blueberry field*. Washington State University.
- Cuthbertson, A. G. S., Blackburn, L. F., & Audsley, N. (2014). Efficacy of Commercially Available Invertebrate Predators against *Drosophila suzukii*. *Insects*, 5(4), 952–960. <https://doi.org/10.3390/insects5040952>
- Daane, K. M., Wang, X.-G., Biondi, A., Miller, B., Miller, J., Riedl, H., Shearer, P. W., Guerrieri, E., Giorgini, M., Buffington, M., van Achterberg, K., Song, Y., Kang, T., Yi, H., Jung, C., Lee, D. W., Chung, B.-K., Hoelmer, K. A., & Walton, V. M. (2016). First exploration of parasitoids *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological control agents. *Journal of Pest Science*, 89, 823–835.
- Daehler, C. C. (2003). Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183–211.
- Dam, D., Molitor, D., & Beyer, M. (2019). Natural compounds for controlling *Drosophila suzukii*. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(6), 53. <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0593-z>
- Daniel-Ferreira, J., Berggren, Å., Wissman, J., & Öckinger, E. (2022). Road verges are corridors and roads barriers for the movement of flower-visiting insects. *Ecography*, 2022(2). <https://doi.org/10.1111/ecog.05847>
- Davis, M. A. (2009). *Invasion Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- de Souza, M. T., de Souza, M. T., Bernardi, D., Krinski, D., de Melo, D. J., da Costa Oliveira, D., Rakes, M., Zarbin, P. H. G., de Noronha Sales Maia, B. H. L., & Zawadneak, M. A. C. (2020). Chemical composition of essential oils of selected species of *Piper* and their insecticidal activity against *Drosophila suzukii* and *Trichopria anastrephae*. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(12), 13056–13065. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-07871-9>
- de Villalobos, A. E., Vázquez, D. P., & Martin, J.-L. (2010). Soil disturbance, vegetation cover and the establishment of the exotic shrub *Pyracantha coccinea* in southern France. *Biological Invasions*, 12(5), 1023–1029.

- <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9519-z>
- Delava, E., Fleury, F., & Gibert, P. (2016). Effects of daily fluctuating temperatures on the *Drosophila–Leptopilina boulardi* parasitoid association. *Journal of Thermal Biology*, *60*, 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.06.012>
- Delbac, L., Rusch, A., Binet, D., & Thiéry, D. (2020). Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, *48*, 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.08.002>
- Deprá, M., Poppe, J. L., Schmitz, H. J., De Toni, D. C., & Valente, V. L. S. (2014). The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *Journal of Pest Science*, *87*(3), 379–383. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0591-5>
- DeSesso, J. M., Watson, R. E., Keen, C. L., Hazelden, K. P., Haws, L. C., & Li, A. A. (2008). Analysis and Integration of Developmental Neurotoxicity and Ancillary Data into Risk Assessment: A Case Study of Dimethoate. *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*, *72*(2), 94–109. <https://doi.org/10.1080/15287390802477452>
- Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J.-M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, *52*, 81–106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>
- Diamond, J. M., & Veitch, C. R. (1981). Extinctions and Introductions in the New Zealand Avifauna: Cause and Effect? *Science*, *211*(4481), 499–501. <https://doi.org/10.1126/science.211.4481.499>
- Diepenbrock, L. M., Swoboda-Bhattarai, K. A., & Burrack, H. J. (2016). Ovipositional preference, fidelity, and fitness of *Drosophila suzukii* in a co-occurring crop and non-crop host system. *Journal of Pest Science*, *89*(3), 761–769. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0764-5>
- Dlugosch, K. M., Anderson, S. R., Braasch, J., Cang, F. A., & Gillette, H. D. (2015). The devil is in the details: Genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion. *Molecular Ecology*, *24*(9), 2095–2111. <https://doi.org/10.1111/mec.13183>
- Dlugosch, K. M., & Parker, I. M. (2008). Invading populations of an ornamental shrub show rapid life history evolution despite genetic bottlenecks. *Ecology Letters*, *11*(7), 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01181.x>

- Doak, D. F., Morris, W. F., Pfister, C., Kendall, B. E., & Bruna, E. M. (2005). Correctly Estimating How Environmental Stochasticity Influences Fitness and Population Growth. *The American Naturalist*, *166*(1), E14–E21.  
<https://doi.org/10.1086/430642>
- Dong, N., Prentice, I. C., Wright, I. J., Evans, B. J., Togashi, H. F., Caddy-Retalic, S., McInerney, F. A., Sparrow, B., Leitch, E., & Lowe, A. J. (2020). Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, *228*(1), 82–94. <https://doi.org/10.1111/nph.16558>
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, *65*(1), 169–175.  
<https://doi.org/10.2307/3544901>
- Dyck, V. A., Hendrichs, J., & Robinson, A. S. (Eds.). (2021). *Sterile Insect Technique: Principles And Practice In Area-Wide Integrated Pest Management*. Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1201/9781003035572>
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, *46*(4), 387–400.  
<https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>
- Elton, C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago press. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4899-7214-9>
- Englert, C., & Herz, A. (2019). Acceptability of *Drosophila suzukii* as prey for common predators occurring in cherries and berries. *Journal of Applied Entomology*, *143*(4), 387–396. <https://doi.org/10.1111/jen.12613>
- Enriquez, T., & Colinet, H. (2017). Basal tolerance to heat and cold exposure of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *PeerJ*, *5*, e3112.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.3112>
- Essl, F., Bacher, S., Blackburn, T. M., Booy, O., Brundu, G., Brunel, S., Cardoso, A.-C., Eschen, R., Gallardo, B., Galil, B., García-Berthou, E., Genovesi, P., Groom, Q., Harrower, C., Hulme, P. E., Katsanevakis, S., Kenis, M., Kühn, I., Kumschick, S., ... Jeschke, J. M. (2015). Crossing Frontiers in Tackling Pathways of Biological Invasions. *BioScience*, *65*(8), 769–782.  
<https://doi.org/10.1093/biosci/biv082>
- Estoup, A., Ravigné, V., Hufbauer, R., Vitalis, R., Gautier, M., & Facon, B. (2016). Is There a Genetic Paradox of Biological Invasion? *Annual Review of Ecology*,

- Evolution, and Systematics*, 47(1), 51–72. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032116>
- Facon, B., Pointier, J.-P., Glaubrecht, M., Poux, C., Jarne, P., & David, P. (2003). A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology*, 12(11), 3027–3039. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01972.x>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Fanning, P. D., Grieshop, M. J., & Isaacs, R. (2018). Efficacy of biopesticides on spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* Matsumura in fall red raspberries. *Journal of Applied Entomology*, 142(1–2), 26–32. <https://doi.org/10.1111/jen.12462>
- Farooque, A. A., Zaman, Q., Chang, Y., Esau, T., Schumann, A. W., & Jameel, W. (2016). Variation in harvesting losses in relation to fruit yield, plant height and slope: A basis for automation of harvester. *2016 ASABE Annual International Meeting, Orlando, Florida, July 17-20*. <https://doi.org/10.13031/aim.20162464134>
- Fauvergue, X., Vercken, E., Malausa, T., & Hufbauer, R. A. (2012). The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary Applications*, 5(5), 424–443. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00272.x>
- Fleming, J. P., & Dibble, E. D. (2015). Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 746(1), 23–37. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2026-y>
- Flick, T., Feagan, S., & Fahrig, L. (2012). Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 156, 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.05.006>
- Forister, M. L., Pelton, E. M., & Black, S. H. (2019). Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. *Conservation Science and Practice*, 1(8), e80. <https://doi.org/10.1111/csp2.80>

- Fountain, M. T., Cross, J. V., Buss, D., Shaw, B., Morton, J., Hopson, K., Delgado, A., & et al. (2017). *AHDB SF 145 Annual Report: Understanding and Developing Methods for Managing Spotted Wing Drosophila (SWD) in the UK: Vital Research to Maintain the Viability of the UK Fruit Industry.*
- Foye, S., & Steffan, S. A. (2020). A Rare, Recently Discovered Nematode, *Oscheius onirici* (Rhabditida: Rhabditidae), Kills *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Within Fruit. *Journal of Economic Entomology*, *113*(2), 1047–1051. <https://doi.org/10.1093/jee/toz365>
- Fraimout, A., Jacquemart, P., Villarroel, B., Aponte, D. J., Decamps, T., Herrel, A., Cornette, R., & Debat, V. (2018). Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: Implications for flight. *Journal of Experimental Biology*, *221*(jeb166868). <https://doi.org/10.1242/jeb.166868>
- Gabarra, R., Riudavets, J., Rodríguez, G. A., Pujade-Villar, J., & Arnó, J. (2015). Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. *BioControl*, *60*(3), 331–339. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9646-z>
- Galil, B. S., Boero, F., Frascchetti, S., Piraino, S., Campbell, M. L., Hewitt, C. L., Carlton, J. T., Cook, E. J., Jelmert, A., Macpherson, E., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., McKenzie, C. H., Minchin, D., Ojaveer, H., Olenin, S., & Ruiz, G. (2015). The enlargement of the Suez Canal and introduction of non-indigenous species to the Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography Bulletin* *24*(2), 43–45. <https://doi.org/10.1002/lob.10036>
- Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., & Ruggiero, A. (2011). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: Dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, *20*(4), 609–619. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00623.x>
- Gilchrist, G. W., Huey, R. B., & Serra, L. (2001). Rapid evolution of wing size clines in *Drosophila subobscura*. In A. P. Hendry & M. T. Kinnison (Eds.), *Microevolution Rate, Pattern, Process* (pp. 273–286). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-0585-2\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0585-2_17)
- Girod, P., Borowiec, N., Buffington, M., Chen, G., Fang, Y., Kimura, M. T., Peris-Felipo, F. J., Ris, N., Wu, H., Xiao, C., Zhang, J., Aebi, A., Haye, T., & Kenis, M. (2018). The parasitoid complex of *D. suzukii* and other fruit feeding *Drosophila* species in Asia. *Scientific Reports*, *8*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29555-8>



- Goulson, D. (2003). Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 1–26.
- Gozzi, A. C., Lareschi, M., Navone, G. T., & Guichón, M. L. (2020). The enemy release hypothesis and *Callosciurus erythraeus* in Argentina: Combining community and biogeographical parasitological studies. *Biological Invasions*, 22(12), 3519–3531. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02339-w>
- Grassi, A., Gottardello, A., Dalton, D. T., Tait, G., Rendon, D., Ioriatti, C., Gibeaut, D., Rossi Stacconi, M. V., & Walton, V. M. (2018). Seasonal Reproductive Biology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Temperate Climates. *Environmental Entomology*, 47(1), 166–174. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx195>
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M., & Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, 13(3), 383–393. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01433.x>
- Groves, R. H. (2006). Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica*, 148(1), 111–120. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5945-5>
- Guédot, C., Avanesyan, A., & Hietala-Henschell, K. (2018). Effect of Temperature and Humidity on the Seasonal Phenology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Wisconsin. *Environmental Entomology*, 47(6), 1365–1375. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy159>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Altieri, M. A. (2004). *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. Csiro Publishing.
- Hagenblad, J., Hülskötter, J., Acharya, K. P., Brunet, J., Chabrierie, O., Cousins, S. A. O., Dar, P. A., Diekmann, M., De Frenne, P., Hermy, M., Jamoneau, A., Kolb, A., Lemke, I., Plue, J., Reshi, Z. A., & Graae, B. J. (2015). Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe. *BMC Genetics*, 16(1), 103. <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0242-8>
- Häggröm, H., & Larsson, S. (1995). Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia*, 104(3), 308–315. <https://doi.org/10.1007/BF00328366>
- Hamby, K. A., E. Bellamy, D., Chiu, J. C., Lee, J. C., Walton, V. M., Wiman, N. G., York, R. M., & Biondi, A. (2016). Biotic and abiotic factors impacting

- development, behavior, phenology, and reproductive biology of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 89(3), 605–619.  
<https://doi.org/10.1007/s10340-016-0756-5>
- Haro-Barchin, E., Scheper, J., Ganuza, C., De Groot, G. A., Colombari, F., van Kats, R., & Kleijn, D. (2018). Landscape-scale forest cover increases the abundance of *Drosophila suzukii* and parasitoid wasps. *Basic and Applied Ecology*, 31, 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.07.003>
- Hassani, I. M., Behrman, E. L., Prigent, S. R., Gidaszewski, N., Raveloson, R. L. H., Suwalski, A., Debat, V., David, J. R., & Yassin, A. (2020). First occurrence of the pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in the Comoros Archipelago (Western Indian Ocean). *African Entomology*, 28(1), 78–83. <https://doi.org/10.4001/003.028.0078>
- Hauser, M. (2011). A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science*, 67(11), 1352–1357. <https://doi.org/10.1002/ps.2265>
- Hauser, M., Gaimari, S., & Damus, M. (2009). *Drosophila suzukii* new to North America. *Fly Times*, 43, 12–15.
- Haye, T., Girod, P., Cuthbertson, A. G. S., Wang, X. G., Daane, K. M., Hoelmer, K. A., Baroffio, C., Zhang, J. P., & Desneux, N. (2016). Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *Journal of Pest Science* (3), 643-651.  
<https://pubag.nal.usda.gov/catalog/5372714>
- Heger, T., & Trepl, L. (2003). Predicting Biological Invasions. *Biological Invasions*, 5(4), 313–321. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000005568.44154.12>
- Hermann, S. L., & Thaler, J. S. (2014). Prey perception of predation risk: Volatile chemical cues mediate non-consumptive effects of a predator on a herbivorous insect. *Oecologia*, 176(3), 669–676. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3069-5>
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93(1), 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>

- Hogg, B. N., Lee, J. C., Rogers, M. A., Worth, L., Nieto, D. J., Stahl, J. M., & Daane, K. M. (2022). Releases of the parasitoid *Pachycrepoideus vindemmiae* for augmentative biological control of spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 168, 104865.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104865>
- Holland, J. M., Bianchi, F. J., Entling, M. H., Moonen, A.-C., Smith, B. M., & Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: A review of European studies. *Pest Management Science*, 72(9), 1638–1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491–500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x>
- Huenneke, L. F., & Thomson, J. K. (1995). Potential Interference Between a Threatened Endemic Thistle and an Invasive Nonnative Plant. *Conservation Biology*, 9(2), 416–425. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020416.x>
- Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology*, 73(3), 724–732.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.  
<https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, J. M. C. (2005). Is more choice always desirable? Evidence and arguments from leks, food selection, and environmental enrichment. *Biological Reviews*, 80(1), 73–92. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006554>
- Hwang, E. J., Jeong, S. Y., Kim, M. J., Jeong, J. S., Lee, K. H., Jeong, N. R., Park, J. S., Choi, D.-S., Yim, K.-O., & Kim, I. (2020). Year-round trap capture of the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), in Korean strawberry greenhouses. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(1), 204–213.  
<https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.01.004>
- Iacovone, A., Girod, P., Ris, N., Weydert, C., Gibert, P., Poirié, M., & Gatti, J.-L. (2015). Worldwide invasion by *Drosophila suzukii*: Does being the “cousin” of a model organism really help setting up biological control? Hopes, disenchantments and new perspectives. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, Sup12, 207–214.

- Integrated Taxonomic Information System*. (2021). <https://www.itis.gov/>
- Jakobs, R., Ahmadi, B., Houben, S., Garipey, T. D., & Sinclair, B. J. (2017). Cold tolerance of third-instar *Drosophila suzukii* larvae. *Journal of Insect Physiology*, 96, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.10.008>
- Jakobs, R., Garipey, T. D., & Sinclair, B. J. (2015). Adult plasticity of cold tolerance in a continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. *Journal of Insect Physiology*, 79, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.05.003>
- Jamil, K., Shaik, A. P., Mahboob, M., & Krishna, D. (2005). Effect of Organophosphorus and Organochlorine Pesticides (Monochrotophos, Chlorpyrifos, Dimethoate, and Endosulfan) on Human Lymphocytes In-Vitro. *Drug and Chemical Toxicology*, 27(2), 133–144. <https://doi.org/10.1081/DCT-120030725>
- Janz, N. (2003). The cost of polyphagy: Oviposition decision time vs error rate in a butterfly. *Oikos*, 100(3), 493–496. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12290.x>
- Jardine, S. L., & Sanchirico, J. N. (2018). Estimating the cost of invasive species control. *Journal of Environmental Economics and Management*, 87, 242–257. <https://doi.org/10.1016/j.jeem.2017.07.004>
- Jeschke, J. M., & Heger, T. (2018). *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*. CABI.
- Jonsen, I. D., & Fahrig, L. (1997). Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12(3), 185–197. <https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>
- Joshi, J., & Vrieling, K. (2005). The enemy release and EICA hypothesis revisited: Incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, 8(7), 704–714. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00769.x>
- Kaneshiro, K. Y. (1983). *Drosophila* (Sophophora) *suzukii* (Matsumura). *Proc Hawaiian Entomol Soc*, 24, 179.
- Kanzawa, T. (1936). Studies on *Drosophila suzukii* Mats. *J Plant Prot (Tokyo)* 23: 66–70, 127–132, 183–191. *Rev Appl Entomol*, 24, 315.
- Kanzawa, T. (1939). Studies on *Drosophila suzukii* Mats. *Studies on Drosophila suzukii Mats*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19410501073>
- Kasuya, N., Mitsui, H., Ideo, S., Watada, M., & Kimura, M. T. (2013). Ecological, morphological and molecular studies on *Ganaspis* individuals (Hymenoptera: Figitidae) attacking *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Applied*

- Entomology and Zoology*, 48(1), 87–92. <https://doi.org/10.1007/s13355-012-0156-0>
- Kaul, K., Greer, E. C., Kasperbauer, M. J., & Mahl, C. (2001). Row Orientation Affects Fruit Yield in Field-Grown Okra. *Journal of Sustainable Agriculture*, 17(2–3), 169–174. [https://doi.org/10.1300/J064v17n02\\_14](https://doi.org/10.1300/J064v17n02_14)
- Kawase, S., & Uchino, K. (2005). Effect of mesh size on *Drosophila suzukii* adults passing through the mesh. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society*, No.52, 99–101.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Keitt, T. H. (2009). Habitat conversion, extinction thresholds, and pollination services in agroecosystems. *Ecological Applications*, 19(6), 1561–1573. <https://doi.org/10.1890/08-0117.1>
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.-A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. J. W., Settele, J., Augustin, S., & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21–45. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y>
- Kenis, M., Tonina, L., Eschen, R., van der Sluis, B., Sancassani, M., Mori, N., Haye, T., & Helsen, H. (2016). Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, 89(3), 735–748. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0755-6>
- Kimura, M. T. (2004). Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. *Oecologia*, 140(3), 442–449. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1605-4>
- Kinjo, H., Kunimi, Y., & Nakai, M. (2014). Effects of temperature on the reproduction and development of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Applied Entomology and Zoology*, 49(2), 297–304. <https://doi.org/10.1007/s13355-014-0249-z>
- Knoll, V., Ellenbroek, T., Romeis, J., & Collatz, J. (2017). Seasonal and regional presence of hymenopteran parasitoids of *Drosophila* in Switzerland and their ability to parasitize the invasive *Drosophila suzukii*. *Scientific Reports*, 7(1), 40697. <https://doi.org/10.1038/srep40697>

- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kolbe, J. J., Glor, R. E., Rodríguez Schettino, L., Lara, A. C., Larson, A., & Losos, J. B. (2004). Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 431(7005), 177–181. <https://doi.org/10.1038/nature02807>
- Kozlov, M., Van Nieuwerkerken, E., Zverev, V., & Zvereva, E. (2013). Abundance and diversity of birch-feeding leafminers along latitudinal gradients in northern Europe. *Ecography*, 36, 1138–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00272.x>
- Kremmer, L., Thaon, M., Borowiec, N., David, J., Poirié, M., Gatti, J.-L., & Ris, N. (2017). Field Monitoring of *Drosophila suzukii* and Associated Communities in South Eastern France as a Pre-Requisite for Classical Biological Control. *Insects*, 8(4), 124. <https://doi.org/10.3390/insects8040124>
- Krüger, A. P., Schlesener, D. C. H., Martins, L. N., Wollmann, J., Deprá, M., & Garcia, F. R. M. (2018). Effects of Irradiation Dose on Sterility Induction and Quality Parameters of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Economic Entomology*, 111(2), 741–746. <https://doi.org/10.1093/jee/tox349>
- Kruitwagen, A., Beukeboom, L. W., & Wertheim, B. (2018). Optimization of native biocontrol agents, with parasitoids of the invasive pest *Drosophila suzukii* as an example. *Evolutionary Applications*, 11(9), 1473–1497. <https://doi.org/10.1111/eva.12648>
- Kwadha, C. A., Okwaro, L. A., Kleman, I., Reherrmann, G., Revadi, S., Ndlela, S., Khamis, F. M., Nderitu, P. W., Kasina, M., George, M. K., Kithusi, G. G., Mohamed, S. A., Lattorff, H. M. G., & Becher, P. G. (2021). Detection of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, in continental sub-Saharan Africa. *Journal of Pest Science*, 94(2), 251–259. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01330-1>
- Kwon, T.-S., Lee, C. M., Ji, O. Y., Athar, M., Jung, S. C., Lim, J.-H., & Park, Y.-S. (2020). Abundance and Distribution of Korean Flower Flies (Diptera: Syrphidae): Dominant Influence of Latitude on Regional Distribution. *Insects*, 11(4), 213. <https://doi.org/10.3390/insects11040213>

- Lande, R. (1993). Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist*, 142(6), 911–927. <https://doi.org/10.1086/285580>
- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Lavergne, S., & Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(10), 3883–3888. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607324104>
- Le Lann, C., Wardziak, T., van Baaren, J., & van Alphen, J. J. M. (2011). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Functional Ecology*, 25(3), 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- Lee, J. C., Bruck, D. J., Curry, H., Edwards, D., Haviland, D. R., Van Steenwyk, R. A., & Yorgey, B. M. (2011). The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science*, 67(11), 1358–1367. <https://doi.org/10.1002/ps.2225>
- Lee, J. C., Dreves, A. J., Cave, A. M., Kawai, S., Isaacs, R., Miller, J. C., Van Timmeren, S., & Bruck, D. J. (2015). Infestation of Wild and Ornamental Noncrop Fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108(2), 117–129. <https://doi.org/10.1093/aesa/sau014>
- Lefèvre, T., de Roode, J. C., Kacsoh, B. Z., & Schlenke, T. A. (2012). Defence strategies against a parasitoid wasp in *Drosophila*: Fight or flight? *Biology Letters*, 8(2), 230–233. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0725>
- Lehndal, L., & Ågren, J. (2015). Herbivory Differentially Affects Plant Fitness in Three Populations of the Perennial Herb *Lythrum salicaria* along a Latitudinal Gradient. *PLOS ONE*, 10(9), e0135939. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135939>
- Leishman, M. R., Haslehurst, T., Ares, A., & Baruch, Z. (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: Community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176(3), 635–643. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02189.x>

- Lekevičius, E. (2009). Vacant niches in nature, ecology, and evolutionary theory: A mini-review. *Ekologija*, 53(3–4), 165–174.
- Li, B., Suzuki, J.-I., & Hara, T. (1998). Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 115(3), 293–301. <https://doi.org/10.1007/s004420050519>
- Linder, C., Rösti, J., Lorenzini, F., Deneulin, P., Badertscher, R., & Kehrli, P. (2020). Efficacy of kaolin treatments against *Drosophila suzukii* and their impact on the composition and taste of processed wines. *VITIS - Journal of Grapevine Research*, 59(2), 49–52. <https://doi.org/10.5073/vitis.2020.59.49-52>
- Louda, S. M., Kendall, D., Connor, J., & Simberloff, D. (1997). Ecological Effects of an Insect Introduced for the Biological Control of Weeds. *Science*, 277(5329), 1088–1090. <https://doi.org/10.1126/science.277.5329.1088>
- Loughnan, D., & Williams, J. L. (2019). Climate and leaf traits, not latitude, explain variation in plant–herbivore interactions across a species’ range. *Journal of Ecology*, 107(2), 913–922. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13065>
- Lucero, J. E., Schaffner, U., Asadi, G., Bagheri, A., Rajabov, T., & Callaway, R. M. (2019). Enemy release from the effects of generalist granivores can facilitate *Bromus tectorum* invasion in the Great Basin Desert. *Ecology and Evolution*, 9(15), 8490–8499. <https://doi.org/10.1002/ece3.5314>
- Lynch, M., Conery, J., & Burger, R. (1995). Mutation Accumulation and the Extinction of Small Populations. *The American Naturalist*, 146(4), 489–518. <https://doi.org/10.1086/285812>
- Lys, J.-A. (1995). Observation of epigeic predators and predation on artificial prey in a cereal field. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75(3), 265–272. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01936.x>
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, 10(3), 689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Main, A. R., Webb, E. B., Goyne, K. W., & Mengel, D. (2018). Neonicotinoid insecticides negatively affect performance measures of non-target terrestrial arthropods: A meta-analysis. *Ecological Applications*, 28(5), 1232–1244. <https://doi.org/10.1002/eap.1723>



- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü., Ordonez, A., Reich, P. B., & Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(6), 706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>
- Manduric, S. (2014). *Fruktad fluga nu i Skåne*. Jordbruksverket. <http://foodmonitor.se/index.php/bransch-produktnytt/3081-fruktad-fluga-nu-i-skane>
- Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., & Abdala-Roberts, L. (2012). Testing the low latitude/high defense hypothesis for broad-leaved tree species. *Oecologia*, *169*(3), 811–820. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2249-4>
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K. S., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: New pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, *22*(7), 1083–1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Matsumura, S. (1931). *6000 illustrated insects of Japan-empire*.
- Mayhew, P. J. (1997). Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. *Oikos*, *79*(3), 417–428. <https://doi.org/10.2307/3546884>
- Mech, A. M., Thomas, K. A., Marsico, T. D., Herms, D. A., Allen, C. R., Ayres, M. P., Gandhi, K. J. K., Gurevitch, J., Havill, N. P., Hufbauer, R. A., Liebhold, A. M., Raffa, K. F., Schulz, A. N., Uden, D. R., & Tobin, P. C. (2019). Evolutionary history predicts high-impact invasions by herbivorous insects. *Ecology and Evolution*, *9*(21), 12216–12230. <https://doi.org/10.1002/ece3.5709>
- Melbourne, B. A., Cornell, H. V., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A. L., Hall, R. J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K., & Yokomizo, H. (2007). Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, *10*(1), 77–94. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00987.x>
- Milanović, M., Knapp, S., Pyšek, P., & Kühn, I. (2020). Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices. *Ecosystem Services*, *42*, 101072. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101072>

- Miller, B., Anfora, G., Buffington, M., Daane, K. M., Dalton, D. T., Hoelmer, K. M., Stacconi, M. V. R., Grassi, A., Ioriatti, C., Loni, A., Miller, J. C., Ouantar, M., XingEng, W., Wiman, N. G., & Walton, V. M. (2015). Seasonal occurrence of resident parasitoids associated with *Drosophila suzukii* in two small fruit production regions of Italy and the USA. *Bulletin of Insectology*, *68*(2), 255–263.
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Huffbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E., & Vázquez, D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, *9*(6), 726–740.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Mitsui, H., & Kimura, M. T. (2010). Distribution, abundance and host association of two parasitoid species attacking frugivorous drosophilid larvae in central Japan. *European Journal of Entomology*, *107*(4), 535–540.  
<https://doi.org/10.14411/eje.2010.061>
- Moiroux, J., Boivin, G., & Brodeur, J. (2015). Temperature influences host instar selection in an aphid parasitoid: Support for the relative fitness rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, *115*(4), 792–801.  
<https://doi.org/10.1111/bij.12545>
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Smith, R., Leishman, M. R., Mayfield, M. M., Pitman, A., Wood, J. T., & Westoby, M. (2007). Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(1), 109–116.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x>
- Montague, J. L., Barrett, S. C. H., & Eckert, C. G. (2008). Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *Journal of Evolutionary Biology*, *21*(1), 234–245. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01456.x>
- Montoro, M., De Fine Licht, H. H., & Sigsgaard, L. (2021). Nutritional quality of *Drosophila melanogaster* as factitious prey for rearing the predatory bug *Orius majusculus*. *Insect Science*, *28*(1), 191–202. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12758>
- Morales, C. L., Sáez, A., Garibaldi, L. A., & Aizen, M. A. (2017). Disruption of Pollination Services by Invasive Pollinator Species. In M. Vilà & P. E. Hulme (Eds.), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services* (pp. 203–220).

Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_13)

- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Teran, J. C. B.-M. y, Timmermans, B. G. H., Bruun, H. H., Covelo, F., Glauser, G., Rasmann, S., & Tack, A. J. M. (2018). Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography*, *41*(7), 1124–1134. <https://doi.org/10.1111/ecog.03326>
- Mori, N., Tonina, L., Sancassani, M., Colombari, F., Dall'Ara, P., Cero, M. dal, & Marchesini, E. (2019). Integrated pest management approaches against *Drosophila suzukii*. *Italus Hortus*, *26*(2), 67–74.
- Morin, R. S., Liebhold, A. M., Tobin, P. C., Gottschalk, K. W., & Luzader, E. (2007). Spread of beech bark disease in the eastern United States and its relationship to regional forest composition. *Canadian Journal of Forest Research*, *37*(4), 726–736. <https://doi.org/10.1139/X06-281>
- Morisette, J. T., Reaser, J. K., Cook, G. L., Irvine, K. M., & Roy, H. E. (2020). Right place. Right time. Right tool: Guidance for using target analysis to increase the likelihood of invasive species detection. *Biological Invasions*, *22*(1), 67–74. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02145-z>
- Moritz, R. F. A., Härtel, S., & Neumann, P. (2005). Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Écoscience*, *12*(3), 289–301. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-289.1>
- Müller, J., Stadler, J., Jarzabek-Müller, A., Hacker, H., Braak, C. ter, & Brandl, R. (2011). The Predictability of Phytophagous Insect Communities: Host Specialists as Habitat Specialists. *PLOS ONE*, *6*(10), e25986. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025986>
- New, T. R., Sands, D. P. A., & Taylor, G. S. (2021). Roles of roadside vegetation in insect conservation in Australia. *Austral Entomology*, *60*(1), 128–137. <https://doi.org/10.1111/aen.12511>
- Nibouche, S., Tibère, R., & Costet, L. (2012). The use of *Erianthus arundinaceus* as a trap crop for the stem borer *Chilo sacchariphagus* reduces yield losses in sugarcane: Preliminary results. *Crop Protection*, *42*, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.06.003>

- Nicholls, C. I., & Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2), 257–274. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Nicholls, C. I., Parrella, M., & Altieri, M. A. (2001). The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape Ecology*, 16(2), 133–146. <https://doi.org/10.1023/A:1011128222867>
- Nie, M., Shang, L., Liao, C., & Li, B. (2017). Changes in Primary Production and Carbon Sequestration after Plant Invasions. In M. Vilà & P. E. Hulme (Eds.), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services* (pp. 17–31). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_2)
- Nikolouli, K., Colinet, H., Renault, D., Enriquez, T., Mouton, L., Gibert, P., Sassu, F., Cáceres, C., Stauffer, C., Pereira, R., & Bourtzis, K. (2018). Sterile insect technique and Wolbachia symbiosis as potential tools for the control of the invasive species *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 91(2), 489–503. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0944-y>
- Nikolouli, K., Sassù, F., Mouton, L., Stauffer, C., & Bourtzis, K. (2020). Combining sterile and incompatible insect techniques for the population suppression of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 93(2), 647–661. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01199-6>
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Orhan, A., Aslantaş, R., Önder, B., & Tozlu, G. (2016). First record of the invasive vinegar fly *Drosophila suzukii* (Matsumura)(Diptera: Drosophilidae) from eastern Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 40(2), 290–293. <https://doi.org/10.3906/zoo-1412-25>
- Ørsted, I. V., & Ørsted, M. (2019). Species distribution models of the Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*, Diptera: Drosophilidae) in its native and invasive range reveal an ecological niche shift. *Journal of Applied Ecology*, 56(2), 423–435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13285>
- Panel, A. D. C., Zeeman, L., Van der Sluis, B. J., Van Elk, P., Pannebakker, B. A., Wertheim, B., & Helsen, H. H. M. (2018). Overwintered *Drosophila suzukii* Are

- the Main Source for Infestations of the First Fruit Crops of the Season. *Insects*, 9(4), 145. <https://doi.org/10.3390/insects9040145>
- Parker, J. D., Torchin, M. E., Hufbauer, R. A., Lemoine, N. P., Alba, C., Blumenthal, D. M., Bossdorf, O., Byers, J. E., Dunn, A. M., Heckman, R. W., Hejda, M., Jarošík, V., Kanarek, A. R., Martin, L. B., Perkins, S. E., Pyšek, P., Schierenbeck, K., Schlöder, C., van Klinken, R., ... Wolfe, L. M. (2013). Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology*, 94(5), 985–994. <https://doi.org/10.1890/12-1810.1>
- Parolin, P., Bresch, C., Desneux, N., Brun, R., Bout, A., Boll, R., & Poncet, C. (2012). Secondary plants used in biological control: A review. *International Journal of Pest Management*, 58(2), 91–100. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.659229>
- Pasher, J., Mitchell, S. W., King, D. J., Fahrig, L., Smith, A. C., & Lindsay, K. E. (2013). Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*, 28(3), 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9852-6>
- Pelton, E., Gratton, C., Isaacs, R., Van Timmeren, S., Blanton, A., & Guédot, C. (2016). Earlier activity of *Drosophila suzukii* in high woodland landscapes but relative abundance is unaffected. *Journal of Pest Science*, 89(3), 725–733. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0733-z>
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tschardt, T., & Westphal, C. (2015). Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 505–513. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12394>
- Pickett, C. H., & Bugg, R. L. (1998). *Enhancing Biological Control: Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests*. University of California Press.
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Pilon, J., Santamaría, L., Hootsmans, M., & van Vierssen, W. (2003). Latitudinal variation in life-cycle characteristics of *Potamogeton pectinatus* L.: Vegetative

- growth and asexual reproduction. *Plant Ecology*, 165(2), 247–262.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022252517488>
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., & Tsomondo, T. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84(1), 1–20.  
[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00178-X)
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273–288.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Plantamp, C., Salort, K., Gibert, P., Dumet, A., Mialdea, G., Mondy, N., & Voituren, Y. (2016). All or nothing: Survival, reproduction and oxidative balance in Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in response to cold. *Journal of Insect Physiology*, 89, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.03.009>
- Poland, T. M., & McCullough, D. G. (2006). Emerald Ash Borer: Invasion of the Urban Forest and the Threat to North America's Ash Resource. *Journal of Forestry*, 104(3), 118–124. <https://doi.org/10.1093/jof/104.3.118>
- Poyet, M., Eslin, P., Chabrierie, O., Prud'homme, S. M., Desouhant, E., & Gibert, P. (2017). The invasive pest *Drosophila suzukii* uses trans-generational medication to resist parasitoid attack. *Scientific Reports*, 7(1), 43696. <https://doi.org/10.1038/srep43696>
- Poyet, M., Eslin, P., Héraude, M., Le Roux, V., Prévost, G., Gibert, P., & Chabrierie, O. (2014). Invasive host for invasive pest: When the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(3), 251–259.  
<https://doi.org/10.1111/afe.12052>
- Poyet, M., Havard, S., Prevost, G., Chabrierie, O., Doury, G., Gibert, P., & Eslin, P. (2013). Resistance of *Drosophila suzukii* to the larval parasitoids *Leptopilina heterotoma* and *Asobara japonica* is related to haemocyte load. *Physiological Entomology*, 38(1), 45–53. <https://doi.org/10.1111/phen.12002>
- Poyet, M., Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., & Chabrierie, O. (2015). The Wide Potential Trophic Niche of the Asiatic Fruit Fly *Drosophila*

- suzukii*: The Key of Its Invasion Success in Temperate Europe? *PLOS ONE*, 10(11), e0142785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142785>
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPheron, B. A., Thompson, J. N., & Weis, A. E. (1980). Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 41–65.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., ... Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *TAXON*, 53(1), 131–143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- Raczyński, M., Stoks, R., Johansson, F., & Sniegula, S. (2021). Size-mediated priority effects are trait-dependent and consistent across latitudes in a damselfly. *Oikos*, 130(9), 1535–1547. <https://doi.org/10.1111/oik.08353>
- Reich, P. B., Sendall, K. M., Stefanski, A., Rich, R. L., Hobbie, S. E., & Montgomery, R. A. (2018). Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*, 562(7726), 263–267. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0582-4>
- Renault, D., Hess, M. C. M., Braschi, J., Cuthbert, R. N., Sperandii, M. G., Bazzichetto, M., Chabrierie, O., Thiébaud, G., Buisson, E., Grandjean, F., Bittebiere, A.-K., Mouchet, M., & Massol, F. (2022). Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices. *Science of The Total Environment*, 834, 155102. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155102>
- Renkema, J. M., & Cuthbertson, A. G. S. (2018). Impact of multiple natural enemies on immature *Drosophila suzukii* in strawberries and blueberries. *BioControl*, 63, 719–728. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9874-8>
- Renkema, J. M., Telfer, Z., Garipey, T., & Hallett, R. H. (2015). *Dalotia coriaria* as a predator of *Drosophila suzukii*: Functional responses, reduced fruit infestation and molecular diagnostics. *Biological Control*, 89, 1–10.

<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.04.024>

- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, *9*(8), 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, *6*(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *35*, 491–522.
- Ris, N., Allemand, R., Fouillet, P., & Fleury, F. (2004). The joint effect of temperature and host species induce complex genotype-by-environment interactions in the larval parasitoid of *Drosophila*, *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae). *Oikos*, *106*(3), 451–456. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13274.x>
- Roderick, G., & Vernon, P. (2009). Invasion Biology. In *Invasion Biology* (pp. 475–480). University of California Press. <https://doi.org/10.1525/9780520943728-108>
- Roff, D. A. (1991). Life History Consequences of Bioenergetic and Biomechanical Constraints on Migration<sup>1</sup>. *American Zoologist*, *31*(1), 205–216. <https://doi.org/10.1093/icb/31.1.205>
- Roitberg, B. D., & Isman, M. B. (1992). *Insect Chemical Ecology: An Evolutionary Approach*. Springer Science & Business Media.
- Rossi-Stacconi, M. V., Kaur, R., Mazzoni, V., Ometto, L., Grassi, A., Gottardello, A., Rota-Stabelli, O., & Anfora, G. (2016). Multiple lines of evidence for reproductive winter diapause in the invasive pest *Drosophila suzukii*: Useful clues for control strategies. *Journal of Pest Science*, *89*(3), 689–700. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0753-8>
- Rota-Stabelli, O., Blaxter, M., & Anfora, G. (2013). *Drosophila suzukii*. *Current Biology*, *23*(1), R8–R9.
- Roy, H. E., Bacher, S., Essl, F., Adriaens, T., Aldridge, D. C., Bishop, J. D. D., Blackburn, T. M., Branquart, E., Brodie, J., Carboneras, C., Cottier-Cook, E. J., Copp, G. H., Dean, H. J., Eilenberg, J., Gallardo, B., Garcia, M., García-Berthou,



- E., Genovesi, P., Hulme, P. E., ... Rabitsch, W. (2019). Developing a list of invasive alien species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the European Union. *Global Change Biology*, *25*(3), 1032–1048.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14527>
- Ryan, G. D., Emiljanowicz, L., Wilkinson, F., Kornya, M., & Newman, J. A. (2016). Thermal Tolerances of the Spotted-Wing Drosophila *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Economic Entomology*, *109*(2), 746–752.  
<https://doi.org/10.1093/jee/tow006>
- Sahraoui, Y., Foltête, J.-C., & Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology*, *32*(9), 1819–1835. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6>
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O’Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., & Weller, S. G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *32*, 305–332.
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Löhmus, A., Macdonald, E., Müller, J., & Jonsson, B. G. (2019). Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, *56*(7), 1770–1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>
- Santoiemma, G., Mori, N., Tonina, L., & Marini, L. (2018). Semi-natural habitats boost *Drosophila suzukii* populations and crop damage in sweet cherry. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *257*, 152–158.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.013>
- Santoiemma, G., Trivellato, F., Caloi, V., Mori, N., & Marini, L. (2019). Habitat preference of *Drosophila suzukii* across heterogeneous landscapes. *Journal of Pest Science*, *92*(2), 485–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1052-3>
- Sassù, F., Nikolouli, K., Pereira, R., Vreysen, M. J. B., Stauffer, C., & Cáceres, C. (2019). Irradiation dose response under hypoxia for the application of the sterile

- insect technique in *Drosophila suzukii*. *PLOS ONE*, 14(12), e0226582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226582>
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & ter Braak, C. J. F. (2008). Arthropod Assemblages Are Best Predicted by Plant Species Composition. *Ecology*, 89(3), 782–794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Scharnhorst, V. S., Fiedler, K., Frank, T., Moser, D., Rabl, D., Brandl, M., Hussain, R. I., Walcher, R., & Maas, B. (2021). Ant community composition and functional traits in new grassland strips within agricultural landscapes. *Ecology and Evolution*, 11(12), 8319–8331. <https://doi.org/10.1002/ece3.7662>
- Schemske, D. W., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Sobel, J. M., & Roy, K. (2009). Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 245–269. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173430>
- Schetelig, M. F., Schwirz, J., & Yan, Y. (2021). A transgenic female killing system for the genetic control of *Drosophila suzukii*. *Scientific Reports*, 11(1), 12938. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91938-1>
- Schindler, S., Staska, B., Adam, M., Rabitsch, W., & Essl, F. (2015). Alien species and public health impacts in Europe: A literature review. *NeoBiota*, 27, 1–23. <https://doi.org/10.3897/neobiota.27.5007>
- Schlesener, D. C. H., Wollmann, J., Krüger, A. P., Martins, L. N., Teixeira, C. M., Bernardi, D., & Garcia, F. R. M. (2020). Effect of temperature on reproduction, development, and phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* in Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168(11), 817–826. <https://doi.org/10.1111/eea.12954>
- Schmidt, J. M., Whitehouse, T. S., Green, K., Krehenwinkel, H., Schmidt-Jeffris, R., & Sial, A. A. (2019). Local and landscape-scale heterogeneity shape spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) activity and natural enemy abundance: Implications for trophic interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 272, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.014>
- Schrieber, K., & Lachmuth, S. (2017). The Genetic Paradox of Invasions revisited: The potential role of inbreeding × environment interactions in invasion success. *Biological Reviews*, 92(2), 939–952. <https://doi.org/10.1111/brv.12263>

- Seabloom, E. W., Williams, J. W., Slayback, D., Stoms, D. M., Viers, J. H., & Dobson, A. P. (2006). Human Impacts, Plant Invasion, and Imperiled Plant Species in California. *Ecological Applications*, 16(4), 1338–1350.  
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1338:HIPIAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1338:HIPIAI]2.0.CO;2)
- Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M., & Blasius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21(11), 4128–4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>
- Seehausen, M. L., Ris, N., Driss, L., Racca, A., Girod, P., Warot, S., Borowiec, N., Toševski, I., & Kenis, M. (2020). Evidence for a cryptic parasitoid species reveals its suitability as a biological control agent. *Scientific Reports*, 10(1), 19096. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76180-5>
- SENASICA. (2013). Mosca del vinagre de alas manchadas (*Drosophila suzukii* Mastsumura). In *Dirección General de Sanidad Vegetal-Sistema Nacional de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria: Vol. Ficha Técnica No 7* (p. 22).
- Senica, M., Stampar, F., Veberic, R., & Mikulic-Petkovsek, M. (2017). The higher the better? Differences in phenolics and cyanogenic glycosides in *Sambucus nigra* leaves, flowers and berries from different altitudes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97(8), 2623–2632. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8085>
- Sharma, H. C., & Norris, D. M. (1991). Comparative Feeding Preference and Food Intake and Utilization by the Cabbage Looper (Lepidoptera: Noctuidae) on Three Legume Species. *Environmental Entomology*, 20(6), 1589–1594. <https://doi.org/10.1093/ee/20.6.1589>
- Shaw, B., Brain, P., Wijnen, H., & Fountain, M. T. (2018). Reducing *Drosophila suzukii* emergence through inter-species competition. *Pest Management Science*, 74(6), 1466–1471. <https://doi.org/10.1002/ps.4836>
- Shawer, R. (2020). Chemical Control of *Drosophila suzukii*. In F. R. M. Garcia (Ed.), *Drosophila suzukii Management* (pp. 133–142). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-62692-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-62692-1_7)
- Shawer, R., Tonina, L., Tirello, P., Duso, C., & Mori, N. (2018). Laboratory and field trials to identify effective chemical control strategies for integrated management of *Drosophila suzukii* in European cherry orchards. *Crop Protection*, 103, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.09.010>

- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Shearer, P. W., West, J. D., Walton, V. M., Brown, P. H., Svetec, N., & Chiu, J. C. (2016). Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *BMC Ecology*, 16(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0070-3>
- Siffert, A., Cahenzli, F., Kehrli, P., Daniel, C., Dekumbis, V., Egger, B., Furtwengler, J., Minguely, C., Stäheli, N., Widmer, F., Mazzi, D., & Collatz, J. (2021). Predation on *Drosophila suzukii* within Hedges in the Agricultural Landscape. *Insects*, 12(4), 305. <https://doi.org/10.3390/insects12040305>
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions*, 13(5), 1255–1268. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9956-3>
- Simberloff, D., & Gibbons, L. (2004). Now you See them, Now you don't! – Population Crashes of Established Introduced Species. *Biological Invasions*, 6(2), 161–172. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022133.49752.46>
- Simpson, A. H., Richardson, S. J., & Laughlin, D. C. (2016). Soil–climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 25(8), 964–978. <https://doi.org/10.1111/geb.12457>
- Skendžić, S., Zovko, M., Živković, I. P., Lešić, V., & Lemić, D. (2021). The Impact of Climate Change on Agricultural Insect Pests. *Insects*, 12(5), 440. <https://doi.org/10.3390/insects12050440>
- Skuhrava, M., Martinez, M., & Roques, A. (2010). *Diptera. Chapter 10* (Vol. 4, Issue 1). Pensoft Publishers. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.53>
- Small, M. J., Small, C. J., & Dreyer, G. D. (2005). Changes in a hemlock-dominated forest following woolly adelgid infestation in southern New England<sup>1</sup>. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 132(3), 458–470. [https://doi.org/10.3159/1095-5674\(2005\)132\[458:CIAHFF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3159/1095-5674(2005)132[458:CIAHFF]2.0.CO;2)
- Smith, S. A., & Shurin, J. B. (2006). Room for one more? Evidence for invasibility and saturation in ecological communities. In M. W. Cadotte, S. M. McMahon, & T. Fukami (Eds.), *Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal*

- Approaches to Nature* (pp. 423–447). Springer Netherlands.  
[https://doi.org/10.1007/1-4020-4925-0\\_19](https://doi.org/10.1007/1-4020-4925-0_19)
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* 2 (January). <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Stephens, A. R., Asplen, M. K., Hutchison, W. D., & Venette, R. C. (2015). Cold Hardiness of Winter-Acclimated *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Adults. *Environmental Entomology*, 44(6), 1619–1626.  
<https://doi.org/10.1093/ee/nvv134>
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P. (1999). What Is the Allee Effect? *Oikos*, 87(1), 185–190. <https://doi.org/10.2307/3547011>
- Stiling, P., & Rossi, A. M. (1995). Coastal insect herbivore communities are affected more by local environmental conditions than by plant genotype. *Ecological Entomology*, 20(2), 184–190.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1995.tb00444.x>
- Stockton, D. G., Brown, R., & Loeb, G. M. (2019). Not berry hungry? Discovering the hidden food sources of a small fruit specialist, *Drosophila suzukii*. *Ecological Entomology*, 44(6), 810–822. <https://doi.org/10.1111/een.12766>
- Stockton, D. G., Wallingford, A. K., Brind'amore, G., Diepenbrock, L., Burrack, H., Leach, H., Isaacs, R., Iglesias, L. E., Liburd, O., Drummond, F., Ballman, E., Guedot, C., Van Zoeren, J., & Loeb, G. M. (2020). Seasonal polyphenism of spotted-wing *Drosophila* is affected by variation in local abiotic conditions within its invaded range, likely influencing survival and regional population dynamics. *Ecology and Evolution*, 10(14), 7669–7685. <https://doi.org/10.1002/ece3.6491>
- Tait, G., Mermer, S., Stockton, D., Lee, J., Avosani, S., Abrieux, A., Anfora, G., Beers, E., Biondi, A., Burrack, H., Cha, D., Chiu, J. C., Choi, M.-Y., Cloonan, K., Crava, C. M., Daane, K. M., Dalton, D. T., Diepenbrock, L., Fanning, P., ... Walton, V. M. (2021). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A Decade of Research Towards a Sustainable Integrated Pest Management Program. *Journal of Economic Entomology*, 114(5), 1950–1974. <https://doi.org/10.1093/jee/toab158>
- Tait, G., Park, K., Nieri, R., Crava, M. C., Mermer, S., Clappa, E., Boyer, G., Dalton, D. T., Carlin, S., Brewer, L., Walton, V. M., Anfora, G., & Rossi-Stacconi, M. V. (2020). Reproductive Site Selection: Evidence of an Oviposition Cue in a Highly

- Adaptive Dipteran, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology*, 49(2), 355–363. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa005>
- Terzian, C., & Biéumont, C. (1988). The founder effect theory: Quantitative variation and mdg-1 mobile element polymorphism in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetica*, 76(1), 53–63. <https://doi.org/10.1007/BF00126010>
- Thompson, J. N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47(1), 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02275.x>
- Thorpe, A. S., Thelen, G. C., Diaconu, A., & Callaway, R. M. (2009). Root Exudate Is Allelopathic in Invaded Community but Not in Native Community: Field Evidence for the Novel Weapons Hypothesis. *Journal of Ecology*, 97(4), 641–645.
- Timberlake, T. P., Vaughan, I. P., Baude, M., & Memmott, J. (2021). Bumblebee colony density on farmland is influenced by late-summer nectar supply and garden cover. *Journal of Applied Ecology*, 58(5), 1006–1016. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13826>
- Tochen, S., Dalton, D. T., Wiman, N., Hamm, C., Shearer, P. W., & Walton, V. M. (2014). Temperature-Related Development and Population Parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on Cherry and Blueberry. *Environmental Entomology*, 43(2), 501–510. <https://doi.org/10.1603/EN13200>
- Tochen, S., Woltz, J. M., Dalton, D. T., Lee, J. C., Wiman, N. G., & Walton, V. M. (2016). Humidity affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberry. *Journal of Applied Entomology*, 140(1–2), 47–57. <https://doi.org/10.1111/jen.12247>
- Tonina, L., Grassi, A., Caruso, S., Mori, N., Gottardello, A., Anfora, G., Giomi, F., Vaccari, G., & Ioriatti, C. (2018). Comparison of attractants for monitoring *Drosophila suzukii* in sweet cherry orchards in Italy. *Journal of Applied Entomology*, 142(1–2), 18–25. <https://doi.org/10.1111/jen.12416>
- Torchin, M. E., & Mitchell, C. E. (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4), 183–190. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0183:PPAIBP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0183:PPAIBP]2.0.CO;2)
- Tordoni, E., Casolo, V., Bacaro, G., Martini, F., Rossi, A., & Boscutti, F. (2020). Climate and landscape heterogeneity drive spatial pattern of endemic plant diversity

- within local hotspots in South-Eastern Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 43, 125512.  
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125512>
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2020). *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions*. CABI.
- True, J. R., Edwards, K. A., Yamamoto, D., & Carroll, S. B. (1999). Drosophila wing melanin patterns form by vein-dependent elaboration of enzymatic prepatterns. *Current Biology*, 9(23), 1382–1391.  
[https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)80083-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)80083-4)
- Trullas, S. C., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235–245.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>
- Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E. A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T. D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J. A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T. C., ... Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, 449–458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>
- Urbaneja-Bernat, P., Polk, D., Sanchez-Pedraza, F., Benrey, B., Salamanca, J., & Rodriguez-Saona, C. (2020). Non-crop habitats serve as a potential source of spotted-wing drosophila (Diptera: Drosophilidae) to adjacent cultivated highbush blueberries (Ericaceae). *The Canadian Entomologist*, 152(4), 474–489. <https://doi.org/10.4039/tce.2020.2>
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., & Simberloff, D. (2009). Invasive species can also be native. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(11), 585.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.003>
- van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H., Weigelt, P., Kartesz, J., Nishino, M., Antonova, L. A., Barcelona, J. F., Cabezas, F. J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro, J., Castaño, N., Chacón, E., Chatelain, C., Ebel, A. L., ... Pyšek, P. (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525(7567), 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature14910>
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J. M., & Fischer, M. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for

- assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13(8), 947–958.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01503.x>
- Vestergård, M. (2019). Trap crops for *Meloidogyne hapla* management and its integration with supplementary strategies. *Applied Soil Ecology*, 134, 105–110.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.10.012>
- Vidal, M. C., & Murphy, S. M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1), 138–150.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12874>
- Villa, M., Santos, S. A. P., Sousa, J. P., Ferreira, A., da Silva, P. M., Patanita, I., Ortega, M., Pascual, S., & Pereira, J. A. (2020). Landscape composition and configuration affect the abundance of the olive moth (*Prays oleae*, Bernard) in olive groves. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 294, 106854.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106854>
- Vogt, H., Hoffmann, C., & Baufeld, P. (2012). Ein neuer Schädling, die Kirschessigfliege, *Drosophila suzukii* (MATSUMURA), bedroht Obst- und Weinkulturen. *Entomologische Nachrichten Und Berichte*, 56(3–4), 191–196.
- Wallingford, A. K., Rice, K. B., Leskey, T. C., & Loeb, G. M. (2018). Overwintering Behavior of *Drosophila suzukii*, and Potential Springtime Diets for Egg Maturation. *Environmental Entomology*, 47(5), 1266–1273.  
<https://doi.org/10.1093/ee/nvy115>
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., Walton, V. M., O’Neal, S. D., & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive Pest of Ripening Soft Fruit Expanding its Geographic Range and Damage Potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>
- Wang, H., Prentice, I. C., Keenan, T. F., Davis, T. W., Wright, I. J., Cornwell, W. K., Evans, B. J., & Peng, C. (2017). Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants. *Nature Plants*, 3(9), 734–741. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0006-8>
- Wang, X. (2020). Biological control of *Drosophila suzukii*. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 15(054). <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR202015054>



- Weckel, M., Tirpak, J. M., Nagy, C., & Christie, R. (2006). Structural and compositional change in an old-growth eastern hemlock *Tsuga canadensis* forest, 1965–2004. *Forest Ecology and Management*, 231(1), 114–118.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.022>
- Weißinger, L., Schrieber, K., Breuer, M., & Müller, C. (2019). Influences of blackberry margins on population dynamics of *Drosophila suzukii* and grape infestation in adjacent vineyards. *Journal of Applied Entomology*, 143(8), 802–812.  
<https://doi.org/10.1111/jen.12669>
- Werren, J. H., Baldo, L., & Clark, M. E. (2008). Wolbachia: Master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 741–751.  
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1969>
- Więski, K., & Pennings, S. (2014). Latitudinal variation in resistance and tolerance to herbivory of a salt marsh shrub. *Ecography*, 37(8), 763–769.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.00498>
- Williamson, M. (1989). Mathematical Model for Invasion. Chapter 14. In *Biological Invasions: A Global Perspective* (pp. 329–350). Wiley & Sons.
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The Varying Success of Invaders. *Ecology*, 77(6), 1661–1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Williamson, M., & Griffiths, B. (1996). *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media.
- Wilson, J. R. U. (2020). Definitions Can Confuse: Why the “Neonative” Neologism Is Bad for Conservation. *BioScience*, 70(2), 110–111.  
<https://doi.org/10.1093/biosci/biz159>
- Winkler, A., Jung, J., Kleinhenz, B., & Racca, P. (2020). A review on temperature and humidity effects on *Drosophila suzukii* population dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, 22. <https://doi.org/10.1111/afe.12381>
- Winkler, A., Jung, J., Kleinhenz, B., & Racca, P. (2021). Estimating temperature effects on *Drosophila suzukii* life cycle parameters. *Agricultural and Forest Entomology*, 23(3), 361–377. <https://doi.org/10.1111/afe.12438>
- Wolf, S., Zeisler, C., Sint, D., Romeis, J., Traugott, M., & Collatz, J. (2018). A simple and cost-effective molecular method to track predation on *Drosophila suzukii* in the field. *Journal of Pest Science*, 91(2), 927–935.  
<https://doi.org/10.1007/s10340-017-0948-7>

- Wolfe, L. M. (2002). Why Alien Invaders Succeed: Support for the Escape-from-Enemy Hypothesis. *The American Naturalist*, 160(6), 705–711.  
<https://doi.org/10.1086/343872>
- Woltz, J. M., Donahue, K. M., Bruck, D. J., & Lee, J. C. (2015). Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology*, 139(10), 759–770.  
<https://doi.org/10.1111/jen.12200>
- Woltz, J. M., & Lee, J. C. (2017). *Pupation behavior and larval and pupal biocontrol of Drosophila suzukii in the field*. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/5667941>
- Woods, E. C., Hastings, A. P., Turley, N. E., Heard, S. B., & Agrawal, A. A. (2012). Adaptive geographical clines in the growth and defense of a native plant. *Ecological Monographs*, 82(2), 149–168. <https://doi.org/10.1890/11-1446.1>
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., Gallagher, R. V., Jacobs, B. F., Kooyman, R., Law, E. A., Leishman, M. R., Niinemets, Ü., Reich, P. B., Sack, L., Villar, R., Wang, H., & Wilf, P. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357(6354), 917–921.  
<https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
- Wu, G.-M., Barrette, M., Boivin, G., Brodeur, J., Giraldeau, L.-A., & Hance, T. (2011). Temperature Influences the Handling Efficiency of an Aphid Parasitoid Through Body Size-Mediated Effects. *Environmental Entomology*, 40(3), 737–742.  
<https://doi.org/10.1603/EN11018>
- Yang, Y., Hou, Z.-C., Qian, Y.-H., Kang, H., & Zeng, Q.-T. (2012). Increasing the data size to accurately reconstruct the phylogenetic relationships between nine subgroups of the *Drosophila melanogaster* species group (Drosophilidae, Diptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 214–223.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.018>
- Yeh, S.-D., Liou, S.-R., & True, J. R. (2006). Genetics of divergence in male wing pigmentation and courtship behavior between *Drosophila elegans* and *D. gunungcola*. *Heredity*, 96(5), 383–395. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800814>
- Yousef, M., Aranda-Valera, E., & Quesada-Moraga, E. (2018). Lure-and-infect and lure-and-kill devices based on *Metarhizium brunneum* for spotted wing *Drosophila* control. *Journal of Pest Science*, 91(1), 227–235.  
<https://doi.org/10.1007/s10340-017-0874-8>

- Zhang, S., Isermann, M., Gan, W., & Breed, M. (2018). Invasive *Rosa rugosa* populations outperform native populations, but some populations have greater invasive potential than others. *Scientific Reports*, 8(1), 5735. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23974-3>
- Zhang, S., Zhang, Y., & Ma, K. (2016). Latitudinal variation in herbivory: Hemispheric asymmetries and the role of climatic drivers. *Journal of Ecology*, 104(4), 1089–1095. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12588>
- Zhang, X., He, X., Gao, J., & Wang, L. (2019). Latitudinal and climate effects on key plant traits in Chinese forest ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00527. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00527>
- Zhou, S., Duursma, R. A., Medlyn, B. E., Kelly, J. W. G., & Prentice, I. C. (2013). How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 182–183, 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.05.009>
- Zvereva, E. L., Zverev, V., & Kozlov, M. V. (2020). Predation and parasitism on herbivorous insects change in opposite directions in a latitudinal gradient crossing a boreal forest zone. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2946–2957. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13350>

## Résumé :

L'accélération des mouvements d'espèces d'origine anthropique durant le siècle dernier a conduit à un nombre croissant d'invasions biologiques sur le globe. Parmi ces cas d'invasions, certains sont d'autant plus problématiques que l'espèce en question altère les écosystèmes envahis, mais occasionne également des dégâts sur les productions agricoles. C'est le cas de *Drosophila suzukii*, un insecte diptère, devenu en quelques années l'un des ravageurs des fruits cultivés (fraises, cerises, mûres, framboises, raisin, etc.) les plus problématiques en Europe. Pour autant, son écologie en milieu naturel reste très peu connue, de même que son intégration aux réseaux trophiques locaux. Le principal objectif de cette thèse est de mieux cerner l'influence des variables environnementales, à différentes échelles, sur les populations de *D. suzukii* et de proposer des pistes innovantes de biocontrôle du ravageur. Des variables macroclimatiques, comme la température, ou paysagères comme le couvert forestier et le degré d'urbanisation influencent fortement la dynamique des populations de *D. suzukii*. Les conditions locales telles que la disponibilité en plantes hôtes ou la présence d'ennemis naturels représentent aussi des contraintes pour l'insecte. Ces nouvelles connaissances sur les relations entre *D. suzukii* et les éléments biotiques de son environnement nous ont amenés à chercher des méthodes durables de lutte contre le ravageur. Nous avons notamment démontré l'efficacité de *Pyracantha coccinea* en tant que plante piège pour réduire les taux d'infestation des fraises. De même, nous avons identifié des espèces de macroarthropodes aptes à consommer ou perturber la ponte de *D. suzukii*. La compréhension de l'ensemble de ces mécanismes environnementaux régissant les relations entre *D. suzukii*, ses plantes hôtes et la diversité des arthropodes permettra de mieux prédire la dynamique des populations du ravageur, et donc de mieux gérer les environnements proches des cultures pour en réduire l'infestation.

**Mots-clés :** *Drosophila suzukii* – relation plante-insecte – déterminisme environnemental – agrosystèmes – invasions biologiques

---

## Abstract:

During the last century, the acceleration of intercontinental movements of species has led to an increasing number of biological invasions all over the globe. Among these invasions, some are particularly problematic as exotic species may damage both the invaded ecosystems and the agricultural productions. This is the case of the Asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*. This insect has quickly become one of the most problematic pests of cultivated fruits (strawberries, cherries, blackberries, raspberries, grapes, etc.) in Europe. However, its ecology as well as its integration to local food webs in natural habitats remain poorly known. The main objective of this thesis was to better understand the influence of environmental variables at different scales on *D. suzukii* populations and to explore new methods of biocontrol of this pest. Macroclimatic variables such as temperature, as well as landscape variables such as forest cover or urbanized area, greatly influence the dynamics of *D. suzukii* populations. Local conditions such as the availability of fruit resources or natural enemies also impact the fly. This knowledge of the relationships between *D. suzukii* and the biotic elements of its environment led us to search for sustainable methods of pest control. In particular, we demonstrated the effectiveness of *Pyracantha coccinea* as a dead-end trap plant to reduce strawberry infestation rates. Similarly, we identified several species of macroarthropods capable of consuming *D. suzukii* or disrupting its egg-laying behavior. Understanding all of these environmental mechanisms shaping the relationship between *D. suzukii* and its host plants will allow to better predict the dynamics of pest populations, and therefore to better manage the environments close to the crops to reduce fruit infestation.

**Key words:** *Drosophila suzukii* – plant-insect relationship – environmental determinism – agrosystems – biological invasions