



HAL
open science

Modélisation théorique de la dynamique de population d'un insecte ravageur (*Drosophila suzukii*) combinant densité-dépendance et transmission de symbiotes manipulateurs

Théodore Vanrenterghem

► **To cite this version:**

Théodore Vanrenterghem. Modélisation théorique de la dynamique de population d'un insecte ravageur (*Drosophila suzukii*) combinant densité-dépendance et transmission de symbiotes manipulateurs. Sciences du Vivant [q-bio]. 2020. dumas-03136029

HAL Id: dumas-03136029

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03136029>

Submitted on 9 Feb 2021

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.

<p>Année universitaire : 2019 – 2020</p> <p>Spécialité : Agronomie</p> <p>Spécialité : Agroécologie (spécialisation)</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur de l'École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage (AGROCAMPUS OUEST), école interne de l'institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement</p> <p><input type="checkbox"/> de master de l'École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage (AGROCAMPUS OUEST), école interne de l'institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
--	---

Modélisation théorique de la dynamique de population d'un insecte ravageur (*Drosophila suzukii*) combinant densité-dépendance et transmission de symbiotes manipulateurs

Par : Théodore VANRENTERGHEM



<https://www.biobestgroup.com/fr/biobest/ravageurs-et-maladies/drosophila-suzukii-5034/>

Soutenu à Rennes le 10/09/2020

Devant le jury composé de :

Président : Guénola PERES - Responsable de spécialité

Maître de stage : Xavier FAUVERGUE

Frédéric HAMELIN - Examineur

Enseignant référent : Manuel PLANTEGENEST

Louise VAN OUDENHOVE - Encadrante de stage

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes trois maîtres de stages, Christelle Lopez, Louise Van Oudenhove et Xavier Fauvergue, pour m'avoir accueilli et fait confiance pour ce projet, malgré mon manque initial de connaissances en modélisation. L'encadrement à distance a dû être un défi de taille, merci de m'avoir aidé à organiser ma recherche.

Merci Christelle car, malgré la distance, tu as su cerner de nombreux points qui étaient problématiques pour moi et tu m'as guidé vers les personnes les plus à même de me conseiller.

Merci Louise, pour ta disponibilité, ton écoute, tes conseils toujours judicieux. Ton aide m'a été précieuse .

Merci Xavier pour ta confiance et ton ouverture d'esprit face à mes idées, mais aussi pour ton aide dans le domaine professionnel ou privé.

Je remercie l'ensemble de l'équipe RDLB. Ce fut un plaisir de passer cette fin de stage au sein de l'équipe. Merci d'avoir répondu à mes nombreuses questions, et pris le temps spontanément de me conseiller sur de nombreux aspects de cette étude. Les pots partagés tous ensemble furent délicieux et précieux aussi bien pour les papilles que pour la tête !

Merci aussi à Alexandra Auguste, de m'avoir aidé à être plus concret. Ta présence m'a été indispensable pour comprendre les intérêts de cette étude, et par conséquent, orienter mon analyse.

Enfin, merci à ceux qui ont partagé mon bureau : Ludovic, Madalina, Lily, Félix et Sarah. Vos rires et vos jeux de mots ont égayé chacune de mes journées.

Table des matières

Glossaire	6
1 Introduction	7
1.1 Contexte	7
1.1.1 Le problème des ravageurs	7
1.1.2 La lutte biologique	7
1.1.3 <i>Drosophila suzukii</i>	8
1.1.4 <i>Wolbachia pipientis</i>	9
1.1.5 Effet Allee	10
1.2 Objectifs	10
1.2.1 Dynamique de l'hôte et dynamique du symbionte	10
1.2.2 Les hypothèses de densité dépendance	11
2 Matériels et Méthodes	11
2.1 La dynamique de <i>D. suzukii</i>	12
2.2 La dynamique de <i>w. Tei</i>	14
2.3 La densité dépendance	15
2.3.1 Effet Allee sur l'accouplement	15
2.3.2 Effet Allee et compétition sur la survie des larves	15
2.3.3 Effet Allee et compétition sur l'accès au site de ponte	16
2.4 Méthodes d'analyses	16
3 Résultats	17
3.1 Stochasticité	17
3.2 Effet de la densité-dépendance	18
3.2.1 Probabilité d'accouplement	18
3.2.2 Accès au site de ponte	18
3.2.3 Survie larvaire	18
3.2.4 Interaction des densité dépendance sur la survie larvaire et accès au site de ponte	18
4 Discussion	19
5 Conclusion	21
Annexes 0 : Estimation des paramètres	23
Annexes I : Densité dépendance sur les Adultes	24
Annexes II : Calcul d'asymptote	25
Annexes III : Report Summary	26

Table des figures

1	Mouche <i>Drosophila suzukii</i> : Mâle (à gauche) et femelle (à droite), prise au Australian Museum Research Institute à Sydney par McEvey (2017) – Fly <i>Drosophila suzukii</i> : Male (left) and female (right), taken at the Australian Museum Research Institute in Sydney by McEvey (2017)	8
2	Incompatibilité cytoplasmique unidirectionnelle et bidirectionnelle – Unidirectional and bidirectional cytoplasmic incompatibility	9
3	Schéma simplifié du modèle \mathcal{M}_0 , et des différentes catégories de population de <i>D. suzukii</i> présents dans le modèle – Simplified diagram of the model \mathcal{M}_0 , and of the different compartments of a population of <i>D. suzukii</i> present in the model.	11
4	Schéma récapitulatif de la dynamique de <i>D. suzukii</i> – Summary diagram of the dynamics of <i>D. suzukii</i>	13
5	Schéma simplifié du modèle \mathcal{M}_1 , des différentes catégories de population de <i>D. suzukii</i> présents dans le modèle et des flux qui circulent entre eux – Simplified diagram of the \mathcal{M}_1 model, the different compartments of a population of <i>D. suzukii</i> present in the model and the flows between them	14
6	Probabilité quotidienne de survie des adultes en fonction du nombre d'adultes – Daily probability of survival of adults as a function of the number of adults	15
7	Probabilité quotidienne de l'accouplement d'une femelle vierge en fonction du nombre de mâles – Daily probability of mating a virgin female according to the number of males	15
8	Probabilité de survie d'une larve en fonction du nombre de vivantes – Probability of survival of a larva as a function of the number of live larvae	16
9	Probabilité quotidienne d'une femelle d'accéder au site de ponte en fonction du nombre d'adultes dans la cage – Daily probability of a female to access the laying site based on the number of adults in the cage	16
10	Suivi du nombre d'adultes pendant 200 jours et atteinte de l'équilibre – Number of adults during the firsts 200 days of simulation and attainment of equilibrium	17
11	Dynamique déterministe d'une population de mouches après une introduction de 10% d'individus sauvages ou transinfectés le 200 ième jour – Deterministic dynamics of a fly population after an introduction of 10% of wild or transinfected individuals on day 200	17
12	Proportion d'individus transinfectés au cours du temps – Proportion of individuals transinfected over time	18
13	Comparaison entre probabilité d'invasion en fonction du pourcentage d'individus introduit et seuils prédits par le modèle déterministe – Comparison between invasion probability as a function of the percentage of individuals introduced and thresholds predicted by the deterministic model	18
14	Temps d'atteinte de l'équilibre en fonction de la proportion d'individus introduits – Time to reach equilibrium as a function of the proportion of individuals introduced	19
15	Prédiction des seuils d'introduction par rapport au sex-ratio – Prediction of introduction thresholds in relation to the sex ratio	19

16	Effet de la densité dépendance sur la probabilité d'accouplement, sur différents paramètres – Effect of density-dependence on mating probability, on different parameters	20
17	Effet de la densité dépendance sur l'accès au site de ponte sur différents paramètres – Effect of density-dependence on access to the laying site on different parameters	21
18	Effet de la densité dépendance sur la survie larvaire sur différents paramètres – Effect of density-dependence on larval survival on different parameters	21
19	Effets de différentes formes de densité dépendance synchronisés sur différents paramètres – Effects of different forms of density dependencies synchronized on different parameters	22
20	Effets de différentes formes de densité dépendance opposées sur différents paramètres – Effects of different forms of density dependencies on different parameters	22
21	Suivi du nombre d'adultes pour différentes valeurs de capacité de charge – Number of adults for different load capacity values	24
22	Calcul du temps d'arrivée à l'équilibre suite à l'invasion et de la proportion d'individus transinfectés pour le modèle stochastique – Calculation of the time to equilibrium following the invasion and the proportion of transinfected individuals for the stochastic model	25

Liste des tableaux

1	Tableau résumé des hypothèses d'intérêts sur la densité dépendance – Summary Table of Assumptions of Interest on density-dependence	11
2	Variables, paramètres et fonctions du modèle – Model variables, parameters and functions	12
3	Valeur estimée des paramètres du modèle \mathcal{M}_0 – Estimated value of model parameters \mathcal{M}_0	23

Glossaire

1. **I.C.** : Incompatibilité cytoplasmique.
2. **T.I.S.** : Technique de l'insecte stérile.
3. **T.I.I.** : Technique de l'insecte Incompatible.
4. **G.I.C.** : Gestion par incompatibilité cytoplasmique.
5. **Sauvage** : On qualifera d'individus sauvage les individus infectés par *w. suz*.
6. **Trans-infecté ou Infecté** : On qualifera d'individus infectés (ou transinfectés) les individus portant *w. thei*.

1 Introduction

1.1 Contexte

1.1.1 Le problème des ravageurs

L'intensification des échanges commerciaux et la simplification des agroécosystèmes ont menés à un développement rapide des ravageurs. Aux États-Unis, on estime les dégâts causés par les ravageurs phytophages à ~ 13.5 milliards de dollars (Pimentel et al., 2005). Dans le même temps, le développement des techniques de lutte contre ces mêmes ravageurs, via notamment l'utilisation d'intrants chimiques, diminue fortement la biodiversité et augmente le risque d'invasion biologique. Aujourd'hui, on sait que ces intrants ont des effets négatifs non-négligeables à long terme sur l'environnement (Pimentel and Edwards, 1982) et sur la santé de l'homme (Hernández et al., 2013) notamment par son impact sur les sols, les eaux (Hallberg, 1989) et les espèces vivantes. De plus, l'utilisation systématique des produits phytosanitaires, engendre la sélection de résistances chez les ravageurs, ce qui nuit à leur efficacité (Melander, 1914).

C'est pourquoi la Directive Cadre Européenne 2009/128/CE vise notamment à une transition des méthodes de lutttes traditionnelles vers des alternatives aux effets secondaires plus modérés. La lutte intégrée s'impose aujourd'hui comme l'une des alternatives principales au traitement dans la lutte contre les insectes ravageurs. La lutte intégrée est « l'application rationnelle d'une combinaison de mesures biologiques, biotechnologiques, chimiques, physiques, culturelles ou intéressant la sélection des végétaux dans laquelle l'emploi de produits chimiques phytopharmaceutiques est limité au strict nécessaire pour maintenir la présence des organismes nuisibles en dessous de seuil à partir duquel apparaissent des dommages ou une perte économiquement inacceptable » (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 1991). Dans ce mémoire, nous étudions une technique qui s'ancre dans la lutte intégrée, combinant des symbiontes manipulateurs (*Wolbachia pipientis*) et de la densité dépendance contre un ravageur (*Drosophila suzukii*).

1.1.2 La lutte biologique

La composante de la lutte intégrée qui nous intéresse ici est la lutte biologique. Cette lutte basée sur des mécanismes naturels peut prendre plusieurs formes (Fauvergue et al., 2020) : La lutte par acclimatation, par conservation, par inondation et autocide. La lutte biologique classique (par acclimatation) consiste en l'introduction d'un organisme auxiliaire exotique à l'espèce cible, avec l'objectif qu'il se développe et se maintienne dans l'écosystème aux dépens de la cible. En 2002 la lutte biologique par acclimatation régulait plus d'une centaine d'espèces (van Driesche et al., 2009).

La lutte biologique par inondation nécessite la mise en place de lâchers lorsque l'effectif du ravageur croit dangereusement. Elle a par exemple fait ses preuves dans la lutte contre la pyrale de maïs *Ostrinia nubilalis* avec *Trichogramma* (Kuhar et al., 2002). En plus d'avoir un coup assez élevé, la lutte biologique par inondation a un impact de faible durée.



photo McEvey 2017

FIGURE 1 – Mouche *Drosophila suzukii* : Mâle (à gauche) et femelle (à droite), prise au Australian Museum Research Institute à Sydney par McEvey (2017) – Fly *Drosophila suzukii* : Male (left) and female (right), taken at the Australian Museum Research Institute in Sydney by McEvey (2017)

Morphotype estival dépendant de la température et de la photopériode.

La lutte biologique par conservation vise à favoriser la diversité déjà présente sur place, de manière à augmenter la population présente d'auxiliaires autochtones. On peut citer par exemple le parasitoïde hyménoptère *Diadegma insulare* particulièrement sensible à la présence de fleurs sauvages comme *Barbarea vulgaris* (Idris and Grafius, 1995).

C'est la dernière facette de la lutte biologique qui nous intéresse dans ce mémoire : la lutte autocide. Cette lutte consiste à utiliser le ravageur contre lui-même en réduisant la fécondité moyenne de la population. On distingue actuellement 3 catégories de lutte bio autocide : Technique de l'insecte stérile (TIS), Technique de l'insecte Incompatible (TII), et gestion par incompatibilité cytoplasmique (GIC). La TIS consiste en des lâchés massifs de mâles stériles (stérilisés chimiquement ou par radiation). La compétition sexuelle entre mâles sains et mâles stériles, va générer de nombreux accouplements stériles, et ainsi diminuer la densité de ravageurs, voir l'éradiquer. La TIS a permis l'éradication de populations de la mouche des fruits *Cochliomyia hominivorax* en Amérique centrale (Wyss, 2000).

La TII s'intègre dans les méthodes de type TIS et consiste en des lâchés d'insectes mâles incompatibles infectés par *Wolbachia pipientis*, un symbionte manipulateur que l'on présentera dans une prochaine partie. Ce symbionte a notamment la particularité de générer de l'incompatibilité cytoplasmique (IC), phénomène d'infertilité de certains accouplements. Cette technique nécessite un sexage parfait. Des erreurs à cette étape peuvent entraîner l'invasion par *Wolbachia* et ainsi fermer les pistes de gestion via cette technique (Granjeon, 2017). La TIS et la TII ont le désavantage de nécessiter des lâchers abondants et répétitifs ce qui résulte à des coups assez lourds.

Le concept de GIC est basé sur le fonctionnement des IC en interaction avec des effets Allee, qui sont des effets entraînant une diminution du taux de croissance de l'hôte corrélée positivement à la diminution de sa densité. Il est montré lorsqu'une souche de *Wolbachia* envahit une population, la densité de cet hôte diminue (Dobson et al., 2002; Blackwood et al., 2018). L'objectif de la GIC est de tirer parti de cette diminution lors de l'invasion par *Wolbachia* pour entraîner le déclin de la population, de manière analogue à l'application d'un pesticide. En présence d'un effet Allee suffisamment fort on peut atteindre l'éradication de l'hôte. C'est sur ce concept que nous allons nous concentrer. Contrairement à la TII, on pratique de petites introductions de femelles (et possiblement de mâles) infectés de manière à ce que la souche de *Wolbachia* envahisse la population. De plus un remplacement successif des différentes souches de *Wolbachia* semble grandement augmenter l'efficacité de cette méthode (Blackwood et al., 2018). L'intérêt principal du GIC par rapport à une TII est la moindre taille des lâchers.

1.1.3 *Drosophila suzukii*

La mouche *Drosophila suzukii* Matsumura (Fig. 1) est un ravageur des cultures fruitières, et dont la recherche pour le contrôle par IC s'intensifie. Originnaire d'Asie, elle s'est propagée dans de nombreux pays d'Europe dont la France. Son ovipositeur est capable de percer la peau des fruits en cours de maturité (Atallah et al., 2014), entraînant des dégâts sévères dans de multiples cultures fruitières (Poyet et al., 2015) par l'action des larves et d'infections liées

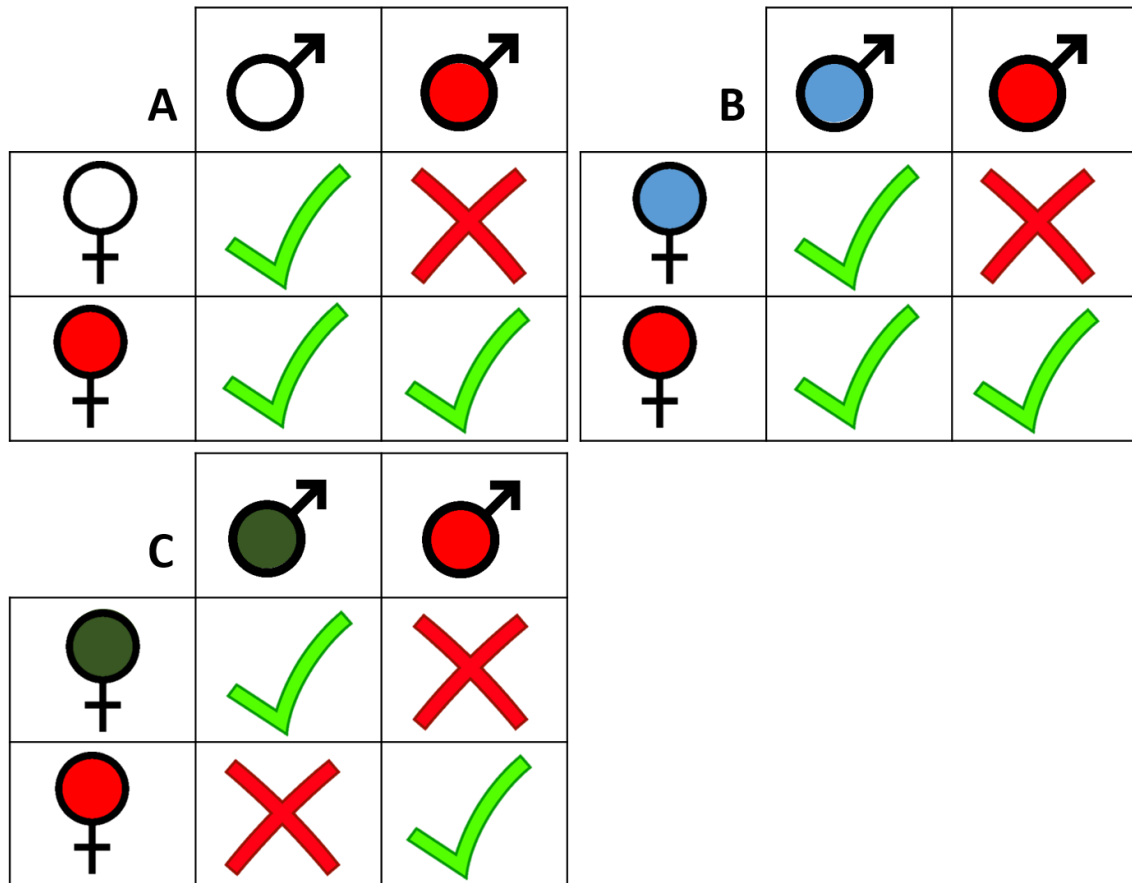


FIGURE 2 – Incompatibilité cytoplasmique unidirectionnelle et bidirectionnelle – Unidirectional and bidirectional cytoplasmic incompatibility

Les couleurs représente des souches de *Wolbachia* induisant des IC. A : IC unidirectionnelle entre mâles infectés et femelles non infectées. B : IC unidirectionnelle entre individus infectés par différentes souches de *Wolbachia*. C : IC bidirectionnelle entre individus infectés par différentes souches de *Wolbachia*

à la ponte, elle est notamment vecteur du genre *Acetobacter* responsable de la pourriture acide dans les vignes (Ioriatti et al., 2015). Cette mouche est donc un ravageur à la niche écologique large combiné à une démographie explosive, l'OEPP 2010 a observé jusqu'à 70 insectes émergeant d'un même fruit. Une femelle peut pondre en moyenne 380 œufs au cours de sa vie (SudArbo, 2015). *D. suzukii*, possède une spermathèque lui permettant de féconder ses œufs longtemps après l'accouplement. La lutte contre *D. suzukii* est considérée comme un des problèmes majeurs des exploitations fruitières (Lee et al., 2011). Elle se fait principalement par l'application de pesticides, bien qu'un des problèmes de cette méthode est l'impossibilité de traiter pendant les sept jours précédant la récolte. De plus, l'identification des fruits infectés est difficile, limitant la prévention des dégâts post-récolte. Une lutte mécanique est employée aussi par des piégeages massifs dont l'efficacité manque de preuve à l'heure actuelle. La recherche sur les parasitoïdes et les prédateurs n'a jusqu'à présent pas donné de résultats probants en terme de gestion de population bien que de nombreux auxiliaires aient été identifiés (Chabert et al., 2012; Stacconi et al., 2013). Toujours dans l'objectif de développer la lutte intégrée contre *D. suzukii*, l'investigation des pistes comme la TIS, la TII et la GIC ne cesse de croître depuis quelques années.

1.1.4 *Wolbachia pipientis*

La bactérie *Wolbachia pipientis* est une bactérie intracellulaire, entretenant des relations symbiotiques variées. On retrouve cette bactérie principalement chez les arthropodes et nématodes. On évalue sa présence à 60% des insectes, ce qui en fait le symbiote le plus répandu dans le monde animal (Hilgenboecker et al., 2008). Étant située dans le cytoplasme de son hôte, elle se transmet uniquement via le cytoplasme de l'ovocyte femelle. Les mâles ne transmettent pas leurs infections. Principalement connues pour ses manipulations sexuelles, *Wolbachia* est capable dans certains cas d'augmenter la proportion de femelles dans la population ou encore d'augmenter l'aptitude phénotypique des femelles infectées par rapport aux femelles non-infectées. Parmi ces manipulations on peut compter les incompatibilités sexuelles IC, ce sont ces mécanismes qui nous intéressent dans nos travaux. Les IC fonctionnent comme un système modification/sauvetage. *Wolbachia* engendre une modification du génome des mâles pendant la spermatogénèse. Cette modification peut, soit être restaurée par la même souche présente dans les gamètes femelles ou par une autre souche capable de la restaurer, soit entraîner la non-viabilité de l'œuf (Fig. 2). La TII et la GIC sont envisagés chez *D. suzukii* car on connaît aujourd'hui deux souches de *Wolbachia* (*w. tei* et *w. ha*) remplissant les critères nécessaires au développement de TII et GIC. Ces deux souches peuvent être transinfectées sur *D. suzukii*, elles ne sont pas naturellement présentes chez le ravageur (Cattell, 2016). La mouche *D. suzukii* peut être naturellement infectées par une autre souche de *Wolbachia*, *w. Suz*, cette souche ne peut sauver les modifications générées par les deux souches précédentes (Cattell, 2016). On traitera les individus sauvages infectés par *w. Suz* comme des individus aposymbiotiques. Pour développer la TII ou la GIC, 3 critères sont nécessaires : fort taux de transmissibilité, fort taux d'IC et faible taux de sauvetage d'IC entre la souche et les non infectés ou les souches sauvages déjà présentes dans la population.

1.1.5 Effet Allee

L'effet Allee peut s'exprimer à deux échelles différentes. Un effet Allee élémentaire est un effet positif de la densité sur une ou plusieurs composantes phénotypiques. On parle d'effet Allee démographique lorsque les effets Allee ne sont pas compensés par des formes de densité dépendance négative. Ainsi on observe que le taux de croissance d'une population est corrélé positivement à la densité (principalement pour une densité faible). On appelle seuil d'Allee (pour un effet Allee fort), le seuil de densité en dessous duquel le taux de croissance d'une population est négatif. Il a été montré que le couplage d'effet Allee fort avec un contexte de GIC (invasions successives par différentes souches de *Wolbachia*) peut mener à l'éradication des populations hôtes (Blackwood et al., 2018). On peut aussi parler d'un effet Allee fort pour la bactérie *Wolbachia*. En effet, il est nécessaire d'introduire une certaine proportion d'individus infectés par *Wolbachia* pour entraîner une invasion, car en dessous d'une certaine proportion d'individus infectés la bactérie disparaît (Dobson et al., 2002). On appellera seuil d'invasion, le seuil d'effet Allee de la bactérie dans une population, c'est à dire la proportion d'individus introduit entraînant une invasion.

1.2 Objectifs

1.2.1 Dynamique de l'hôte et dynamique du symbiote

Si l'association entre effet Allee et invasion par *Wolbachia* pourrait permettre d'éradiquer des populations. La compatibilité d'une invasion par *Wolbachia* en présence d'effet de densité dépendance est controversée. En effet Hancock et al. (2016) appuie que les effets de densité dépendance entraînent des invasions très lente par *Wolbachia* tandis que Blackwood et al. (2018), n'observe pas d'effet d'interaction entre dynamique d'invasion et densité-dépendance. Il existe plusieurs travaux de modélisation sur *D. sukukii*, comme ceux effectués par Wiman et al. (2016). Seulement un modèle se centre sur l'utilisation d'IC pour la TII, il fonctionne en temps discret et à générations chevauchantes, cependant il ne prend pas en considération d'effets de densité dépendance (Granjeon, 2017). Il nous intéresse donc de voir les interactions entre effets de densité dépendance et invasion par *Wolbachia* chez l'hôte *D. sukukii*. Dans le cadre du projet dans lequel s'ancrent ces travaux, des suivis de populations sont actuellement effectués sur *D. sukukii* avec le symbiote *w. Tei*. Dans l'optique d'en comprendre plus sur cette interaction, nous cherchons donc à créer un modèle dynamique de *D. sukukii*, à l'échelle expérimentale. Le pas de temps étant court, nous considérons par conséquent, des générations chevauchantes. Les cages de populations étant petites, 30 x 30 x 30 cm³, pour une forte densité (environ 500 individus), nous allons aussi tester certaines formes de compétitions. Des résultats préliminaires de ces suivis de populations, montrent un faible taux d'invasion dans les cas où elle avait été prédite par la théorie.

Nous cherchons donc à comprendre par un modèle la cause des écarts entre prédiction et résultats expérimentaux. On questionne dans ce mémoire les effets de la stochasticité démographique et de la densité dépendance sur la capacité et les modalités d'invasion par une souche de *Wolbachia*.

Tableau 1 – Tableau résumé des hypothèses d'intérêts sur la densité dépendance – Summary Table of Assumptions of Interest on density-dependence

Densité - dépendance	Hypothèse	Sources
Effet Allee	– sur l'accouplement	(Boukal and Berec, 2009; Fauvergue, 2013)
	– sur la survie des larves	(Rohlf et al., 2005; Wertheim et al., 2002)
	– sur l'accès au site de ponte, par effet des phéromones d'agrégation	(Tait et al., 2020)
Compétition	– pour la survie des larves	(Hardin et al., 2015)
	– pour l'accès au site de ponte	(Martel and Boivin, 2004)

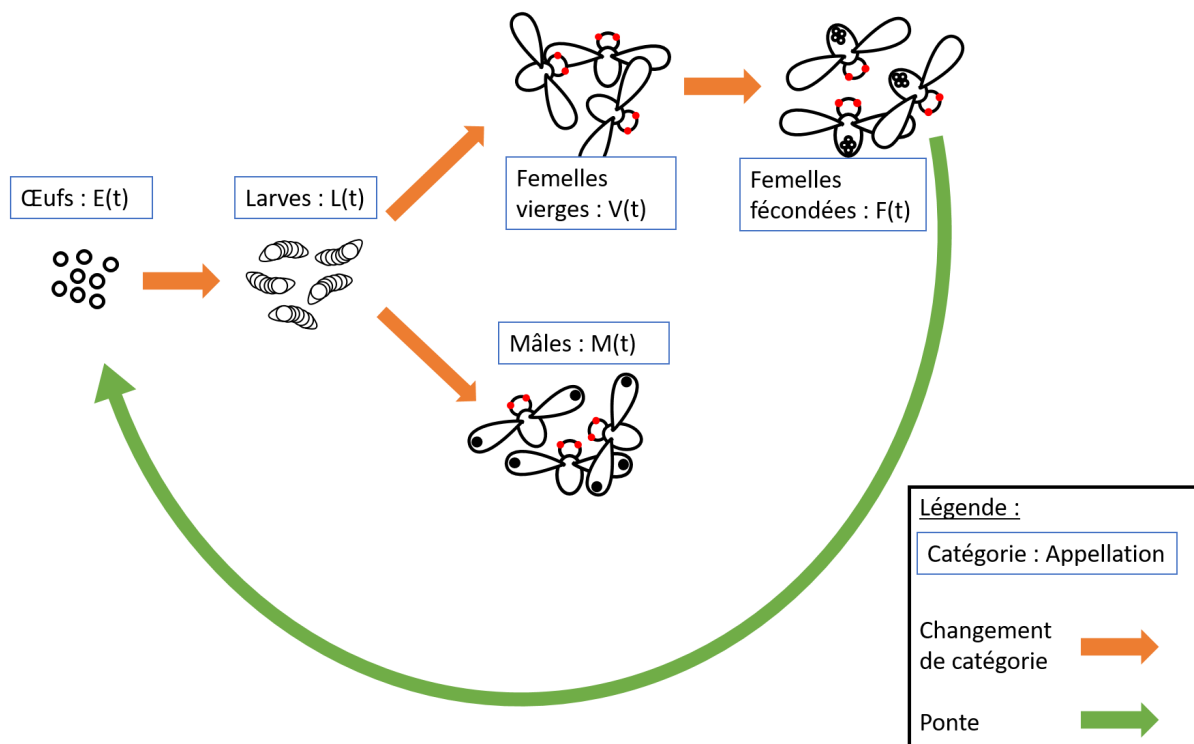


FIGURE 3 – Schéma simplifié du modèle \mathcal{M}_0 , et des différentes catégories de population de *D. sukii* présents dans le modèle – Simplified diagram of the model \mathcal{M}_0 , and of the different compartments of a population of *D. sukii* present in the model.

1.2.2 Les hypothèses de densité dépendance

Nous allons nous intéresser aux effets de 5 formes de densité dépendance : trois effets Allee et deux compétitions. En ce qui concerne les effets Allee, on suppose donc :

un effet Allee sur l'accouplement : Il est probable que la densité de mâles influe sur leur disponibilité globale pour l'accouplement, notamment dans un milieu clos. On tire donc de cette hypothèse une probabilité d'accouplement d'une femelle comme croissante avec le nombre de mâles (Boukal and Berec, 2009; Fauvergue, 2013).

un effet Allee sur la survie des larves : On suppose pour les faibles densités, que leur chance de survie sont positivement corrélées à la densité de larves. Une première hypothèse est que le travail du milieu (fruit) facilite l'accès aux ressources qu'il contient en le rendant moins dur. Une seconde hypothèse est celle de la compétition entre larves et champignons (Wertheim et al., 2002; Rohlf et al., 2005). Il est probable que la densité de larves soit positivement corrélée à leurs compétitivités contre les moisissures du fruit, ce qui peut augmenter les chances de survies individuelles.

un effet Allee sur l'accès au site de ponte : Il est aussi probable que des phénomènes d'agré-gations s'effectuent grâce à un jeu de phéromones d'agrégation (Tait et al., 2020). Ainsi à faible effectif, on suppose un effet favorable de la densité sur leur capacité à localiser le site de ponte et donc à pondre.

En ce qui concerne la compétition on s'intéresse à :

une compétition pour la nourriture chez les larves : Si l'on suppose que la survie des larves croit dans un premier temps, il est fort probable qu'une fois dépassé un certain seuil, la densité devienne trop forte et induise une diminution de la probabilité de survie (Hardin et al., 2015). Ce phénomène de compétition risque d'être accentué dans les cages de suivis où la ressource alimentaire est particulièrement limitée.

une compétition pour l'accès au site de ponte : Il est probable qu'au-delà d'une certaine densité d'adultes, la densité d'adultes matures présents dans la cage puisse faire diminuer l'accès au site de ponte par les femelles. On pourrait observer notamment des phénomènes d'interférences mutuelles à forte densité, diminuant ainsi la probabilité de ponte par femelle. Cet effet devrait être amplifié par la limitation des ressources (Martel and Boivin, 2004).

L'ensemble de ces hypothèses est représenté dans le Tableau 1.

2 Matériels et Méthodes

Le modèle conçu est à temps discrets (avec un pas de temps journalier). Les générations sont chevauchantes. Le choix de ce type de modèle a été fait pour se rapprocher au mieux des

Tableau 2 – Variables, paramètres et fonctions du modèle – Model variables, parameters and functions

Les * signifient respectivement transinfectés + et sauvages –.

Catégorie	Nom	Définition	Unité
Variables	$E^*(t)$	Œufs pondus au temps t du statut *	-
	$L^*(t)$	Larves écloses au temps t du statut *	-
	$A_N^*(t)$	Adultes émergeant en t du statut *	-
	$V_N^*(t)$	Femelles vierges émergeant en t du statut *	-
	$M_N^*(t)$	Mâles émergeant en t du statut *	-
	$F_{N^*}^*(t)$	Femelles du statut * (haut) fécondées en t par un statut * (bas)	-
	$V_A^*(t)$	Femelles vierges survivantes en t du statut *	-
	$F_{P^*}^*(t)$	Femelles du statut * (haut) fécondées par un statut * (bas) ayant accès au site de ponte en t	-
	$F_{A^*}^*(t)$	Femelles du statut * (haut) fécondées par un statut * (bas) survivantes en t	-
	$M_A^*(t)$	Mâles survivants en t du statut *	-
	$R_M^+(t)$	Proportion de Mâles trans-infectés en t	-
	Paramètres	s_e	Probabilité de survie d'un œuf
t_e		Temps de développement d'un œuf rallongé par le temps de développement pupale	jours
t_l		Temps de développement d'une larve	jours
r_f		Probabilité qu'un adulte émergeant soit une femelle	-
φ^-		Moyenne du nombre d'œufs quotidien pondus par une femelle accouplée infectée par $w. suz$	jours ⁻¹
φ^+		Moyenne du nombre d'œufs quotidien pondus par une femelle accouplée trans-infectée	jours ⁻¹
τ^+		Transmissibilité : capacité à transmettre son infection	-
e		Proportion d'oeufs viables issus des croisements incompatibles	-
Fonctions de densité-dépendance	s_l	Probabilité de survie d'une larve	-
	s_a	Probabilité de survie quotidienne d'un adulte	-
	p_a	Probabilité d'accouplement quotidienne d'une femelle vierge	-
	p_p	Probabilité quotidienne d'accès au site de ponte pour une femelle	-

conditions naturelles et des expérimentations réalisées en laboratoire. Les modèles et leurs simulations ont été implémentés sur R version 4.0.0 (R Core Team, 2017).

Les suivis de populations du laboratoire sont effectués avec la souche *w. Tei* dans une population naturellement infectée par *w. Suz*. *w. Tei* est une souche d'intérêt pour la TII et donc la GIC, transinfectable sur *D. suzukii* (Cattel, 2016). De manière à pouvoir comparer modélisation et expérimentation, nous avons choisi de copier ces conditions. On appellera mouche sauvage, les mouches infectées par *w. Suz* et transinfectées les mouches infectées par *w. Tei*.

Pour comprendre l'impact de la densité dépendance, sur la dynamique d'invasion de *Wolbachia* nous avons d'abord modélisé la dynamique de *Drosophila suzukii*. A cette dynamique simple, nous avons ajouté la possibilité d'effectuer des lâchers d'individus transinfectés par *w. Tei* et modélisé l'interaction entre transinfectés et sauvages. Enfin, nous avons intégré dans la dynamique initiale, les différents effets de densité dépendance mis en hypothèse.

Lors des suivis de population en conditions contrôlées (≈ 500 individus), il est probable que la stochastique joue un rôle important dans la démographie. C'est pourquoi un modèle déterministe et un modèle stochastique ont été créés. Le modèle déterministe est similaire au stochastique excepté pour les simulations de lois de probabilité qui sont remplacées par leur espérance, et pour les effectifs (œufs, larves, et adultes) inférieurs à 1 qui remplacés par 0.

Le modèle a été exploité de manière à comprendre les conséquences (i) de la stochasticité et (ii) de la densité dépendance. Dans les deux cas, nous avons analysé les simulations des différents modèles (stochastique vs déterministe pour (i) et avec ou sans différentes formes de densité dépendance pour (ii)).

2.1 La dynamique de *D. suzukii*

Pour construire la dynamique de *D. suzukii*, nous avons simplifié son développement en supprimant le stade de pupes et en rassemblant les trois stades larvaires. De manière à conserver un temps de développement réaliste nous avons ajouté le temps des pupes à celui des œufs. Nous considérons 3 stades matures : les mâles, les femelles vierges et fécondées (Fig. 3).

L'ensemble des variables et paramètres constituant le modèle est résumé en Tableau 2. Toutes les catégories de population ou variables (Tab. 2) prennent dans le modèle stochastique des valeurs exclusivement entière. Les valeurs des paramètres sont précisées en Annexes 0 Tableau 3. Dans cette partie on fera abstraction des * (Tab. 2) tous les individus étant infectés par *w. suz*. Les 4 fonctions sont considérées au départ comme des fonctions constantes, on les remplacera partie au fur et à mesure par des fonctions de densité dépendance.

On considère que les femelles ayant accès au site de ponte ($F_P(t)$), pondent systématiquement, elles pondent en moyenne φ œufs par jours. Pour chaque événement de ponte, on suppose que le nombre d'œufs pondus suit une loi de Poisson, avec pour paramètre φ , le nombre moyen d'œufs pondus par femelle par jour. Ainsi le nombre total d'œufs pondus par jours suit lui aussi une loi de Poisson (Melbourne and Hastings, 2008) :

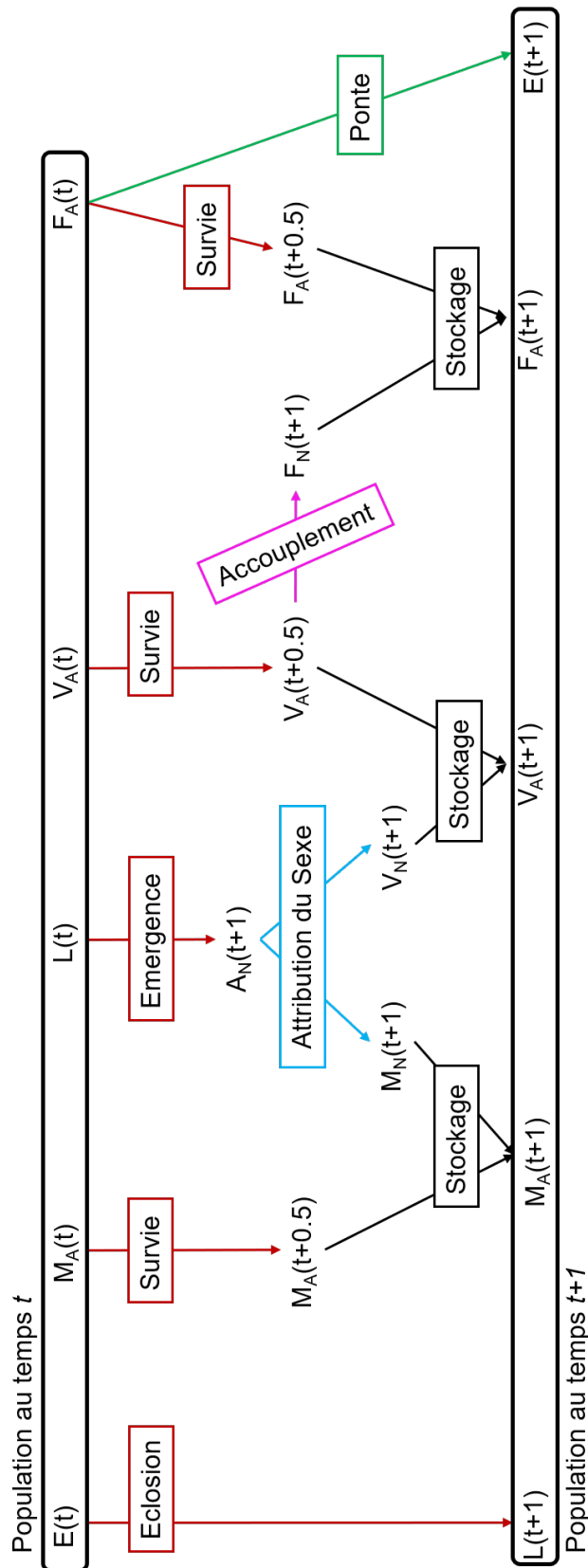


FIGURE 4 – Schéma récapitulatif de la dynamique de *D. sukuii* – Summary diagram of the dynamics of *D. sukuii*

A droite sont représentées les variables principales au temps t qui sont le stockage du modèle. Au centre on trouve les variables intermédiaires et les lois qui lient variables principales avec variables secondaires. A gauche on trouve les variables secondaires au temps d'après $t + 1$.

$$E(t) \sim \mathcal{P}(F_P(t) \times \varphi) \quad (1)$$

On suppose que toutes les femelles ont la même probabilité quotidienne p_p (fixée au départ) d'avoir accès au site de ponte et de pondre. On peut donc simuler d'une manière simple le nombre de femelles qui pondent par une loi Binomiale.

$$F_P(t+1) \sim \mathcal{B}(F_A(t), p_p) \quad (2)$$

On pose t_e le temps de développement d'un œuf. On considère qu'un œuf vieux de t_e jours est soit mort soit éclos en larve. Si l'on considère s_e le taux moyen d'éclosion des œufs sains. On peut simuler la survie des œufs par une loi Binomiale. La probabilité de survie d'un œuf est considérée fixe et vaut donc s_e .

$$L(t) \sim \mathcal{B}(E(t - t_e), s_e) \quad (3)$$

De la même manière on simule la survie des larves par une loi Binomiale. Dans un premier temps on fixe la probabilité de survie des larves s_l (fixée au départ) et le temps de développement larvaire t_l jours. Ainsi le nombre d'adultes émergents vaut :

$$A_N(t) \sim \mathcal{B}(L(t - t_l), s_l) \quad (4)$$

On considère r_f , le sex-ratio naturel de *D. sukii*. Ainsi on peut dire que r_f est la probabilité que l'œuf porte un mâle ou une femelle. Puisque nous ne distinguons pas le sexe des juvéniles, on considère que ce sex-ratio se conserve jusqu'à l'émergence.

$$\begin{cases} V_N(t) \sim \mathcal{B}(A_N(t), r_f) \\ M_N(t) = A_N(t) - V_N(t) \end{cases} \quad (5)$$

On considère que chaque pas de temps peut être séparé en 2 phases. La première phase, de survie des adultes, à $t + 0.5$. La seconde, d'accouplement à temps $t + 1$. Si l'on considère la probabilité de survie **quotidienne** d'un individu adulte on a alors :

$$\begin{cases} V_A(t + 0.5) \sim \mathcal{B}(V_A(t), s_a) \\ F_A(t + 0.5) \sim \mathcal{B}(F_A(t), s_a) \\ M_A(t + 0.5) \sim \mathcal{B}(M_A(t), s_a) \end{cases} \quad (6)$$

Parmi les femelles vierges ayant survécu, certaines s'accouplent avec une probabilité de p_a (fixée au départ). On a donc :

$$F_N(t+1) \sim \mathcal{B}(V_A(t+0.5), p_a) \quad (7)$$

Ainsi pour chaque catégorie d'adultes on peut écrire le stock d'individus au temps $t + 1$ comme ceci :

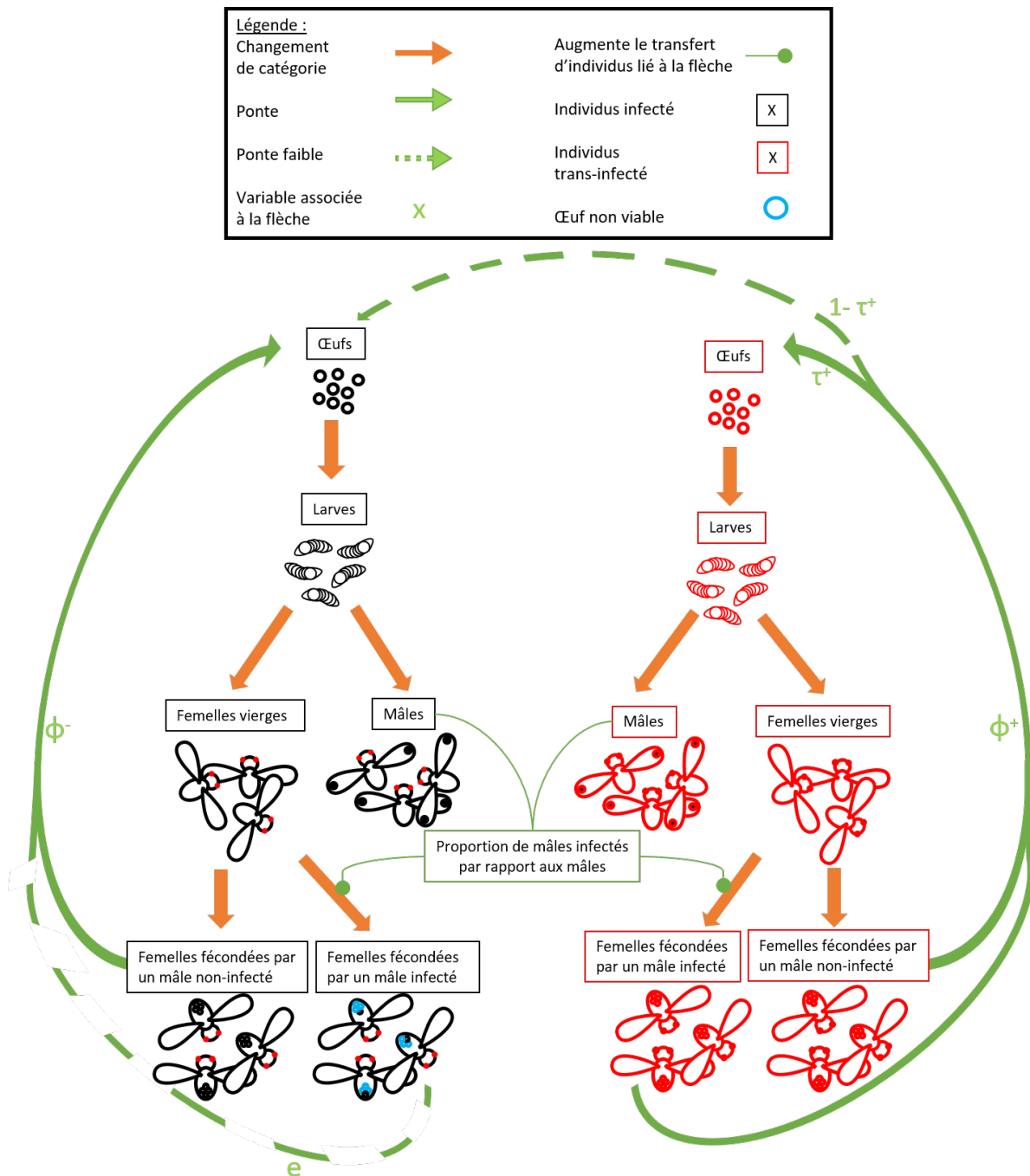


FIGURE 5 – Schéma simplifié du modèle \mathcal{M}_1 , des différentes catégories de population de *D. sukii* présents dans le modèle et des flux qui circulent entre eux – Simplified diagram of the \mathcal{M}_1 model, the different compartments of a population of *D. sukii* present in the model and the flows between them

Les individus en **rouges**, sont trans-infectés par *w. Tei*, ou issus de ces individus et portant *w. Tei*. Les individus en **noir** sont infectés par *w. suz*

$$\begin{cases} V_A(t+1) = V_A(t+0.5) + V_N(t+1) - F_N(t+1) \\ F_A(t+1) = F_A(t+0.5) + F_N(t+1) \\ M_A(t+1) = M_A(t+0.5) + M_N(t+1) \end{cases} \quad (8)$$

Les équations et systèmes (1) à (8) forment la composante dynamique de *D. sukuzii*. C'est le squelette du modèle. Il indique en effet les liens entre toutes les catégories de la population lors du passage du temps t au temps $t+1$ (Fig. 4).

2.2 La dynamique de *w. Tei*

L'introduction d'individus transinfectés par *w. Tei* change uniquement l'issue des accouplements (on sépare les quatre cas d'accouplements possibles voir figure 5), et les taux d'éclosions. La fécondité peut être diminuée par certaines souches de *Wolbachia*. Des accouplements incompatibles peuvent avoir lieu entre mâles transinfectés et femelles sauvages. Enfin les femelles transinfectées ne transmettent pas systématiquement leur infection (Fig. 5). Nous considérons que l'accouplement n'a lieu qu'une seule fois au cours de la vie d'une femelle.

Nous calculons le nombre moyen d'œufs produits en fonction du statut d'infection. Seules les femelles transinfectées ($F_{P\bullet}^+(t)$: Le symbole \bullet signifie à la fois + et -) peuvent pondre, des œufs transinfectés ($E^+(t)$). Ces femelles pondent en moyenne φ^+ œufs **quotidiennement** et une proportion (τ^+) de ces œufs sont trans-infectés. Ainsi le nombre d'œufs trans-infectés suit la loi :

$$E^+(t) \sim \mathcal{P}((F_{P+}^+(t) + F_{P-}^+(t)) \times \varphi^+ \times \tau^+) \quad (9)$$

Femelles transinfectées ($F_{P\bullet}^+(t)$) et sauvages ($F_{P\bullet}^-(t)$) peuvent pondre des œufs sauvages. Premièrement pour les transinfectées, une part ($1 - \tau^+$) de ces œufs est sauvage. Quant aux femelles infectées, elles pondent φ^- œufs par jour en moyenne. Mais une proportion $1 - e$ des œufs des femelles issus d'un croisement générant des incompatibilités cytoplasmiques ($F_{P+}^-(t)$), sont non-viables. Le nombre d'œufs infectés suit donc la loi :

$$E^-(t) \sim \mathcal{P}((F_{P+}^+(t) + F_{P-}^+(t)) \times \varphi^+ \times (1 - \tau^+) + (F_{P+}^-(t) \times e + F_{P-}^-(t)) \times \varphi^-) \quad (10)$$

La proportion de mâles trans-infectés s'écrit :

$$R_M^+(t) = \frac{M_A^+(t)}{M_A^\bullet(t)} \quad (11)$$

On départage les femelles accouplées avec des mâles trans-infectés ou non. En utilisant une loi Binomiale de paramètres : $F_{N\bullet}^*(t+1)$ le nombre de femelles s'accouplant entre t et $t+1$ et le ratio de mâles trans-infectés :

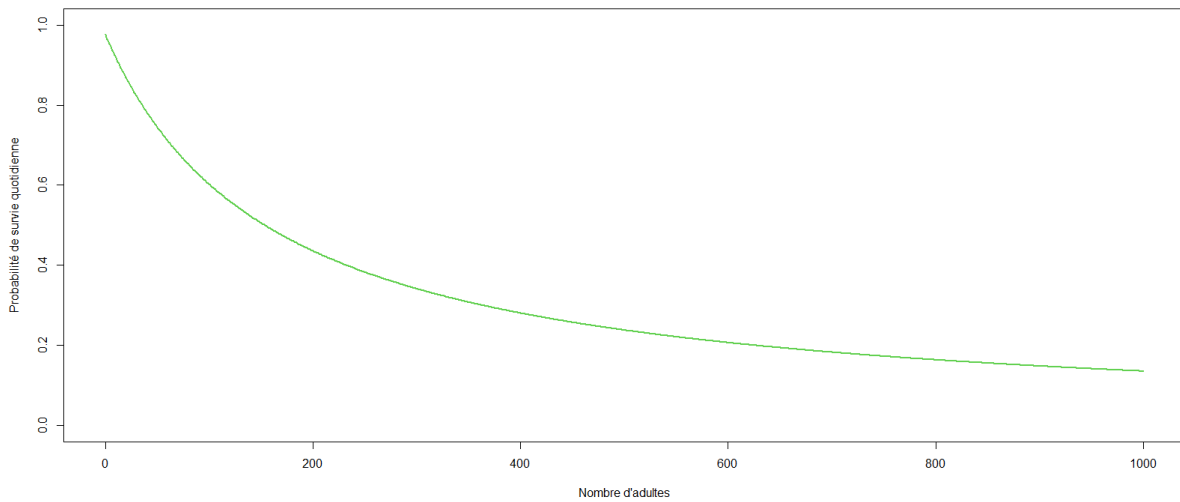


FIGURE 6 – Probabilité quotidienne de survie des adultes en fonction du nombre d'adultes – Daily probability of survival of adults as a function of the number of adults
Graphique tracé à partir de la fonction s_a de l'équation (13) avec $s_0 = 0.976$ & $\alpha = 0.0062$

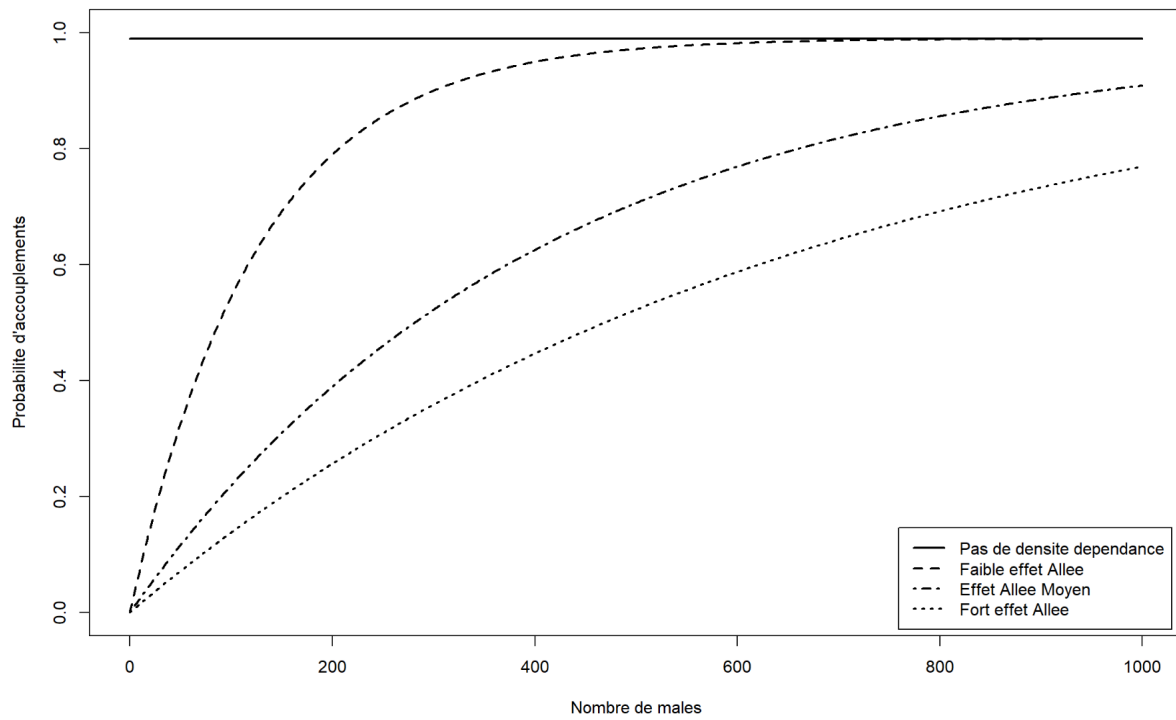


FIGURE 7 – Probabilité quotidienne de l'accouplement d'une femelle vierge en fonction du nombre de mâles – Daily probability of mating a virgin female according to the number of males
Graphique tracé à partir la fonction p_a de l'équation (14). Du trait grand pointillé au petit pointillé, on a fixé $\theta = \{0.008, 0.0025, 0.0015\}$. Le trait plein plafonne à 0.99

$$\begin{cases} F_{N+}^*(t) \sim \mathcal{B}(F_{N\bullet}^*(t), R_M^+(t-1)) \\ F_{N-}^*(t) = F_{N\bullet}^*(t) - F_{N+}^*(t) \end{cases} \quad (12)$$

Les équations et systèmes (2) à (12) constituent, la composante de dynamique de w . *Tei* dans une population de *D. sukuii*.

2.3 La densité dépendance

Nous avons imposé une forme de densité dépendance sur la survie des adultes (Blackwood et al., 2018; Slatkin and Smith, 1979), de manière à se rapprocher des conditions expérimentales des suivis de populations menés en parallèle (Fig. 6).

$$s_a(N_A) = \frac{s_0}{1 + (\alpha \times N_A)} \quad (13)$$

α est représentatif de la capacité de charge, et s_0 est la probabilité de survie en l'absence de compétition. N_A est le nombre d'adultes vivants avec ($N_A(t) = \sum M_A^\bullet(t) + V_A^\bullet(t) + F_{A\bullet}^\bullet(t)$). La valeur de α a été obtenue de manière empirique, afin de converger vers un équilibre proche de 500 individus.

Nous avons fait 5 hypothèses différentes concernant la densité dépendance : il s'agit de 3 effets Allee élémentaires différents et deux formes de compétitions (Tab. 1). On combine les compétitions et effets Allee concernant la même étape du cycle de vie (accouplement, survie larvaire et accès au site de ponte). Ainsi, nous avons construit trois fonctions qui traduisent les effets positifs et/ou négatifs de la densité d'individus sur ces étapes du cycle de vie.

2.3.1 Effet Allee sur l'accouplement

Pour l'effet Allee sur l'accouplement nous avons décidé de modéliser la probabilité d'accouplement moyenne en fonction du nombre de mâles dans la cage, que l'on peut représenter par (Dennis, 1989; McCarthy, 1997; Hopper and Roush, 1993) :

$$p_a(M_A^\bullet) = 1 - e^{-\theta \times M_A^\bullet} \quad (14)$$

Sans mâle ($M_A^\bullet = 0$), la probabilité d'accouplement est nulle. Plus il y a de mâles, plus la probabilité d'accouplement augmente. Le paramètre θ régule cette augmentation : plus θ est proche de 0, plus l'augmentation est faible, plus l'effet Allee est dit fort (Fig. 7).

2.3.2 Effet Allee et compétition sur la survie des larves

La densité dépendance sur la survie des larves, possède deux composantes : la **compétition** (Slatkin and Smith, 1979; Blackwood et al., 2018) et l'**effet Allee** (Boukal and Berec, 2009; Blackwood et al., 2018) :

$$s_l(N_L) = \frac{N_L}{(1 + \beta_l \times N_L) \times (\Gamma_l + N_L)} \quad (15)$$

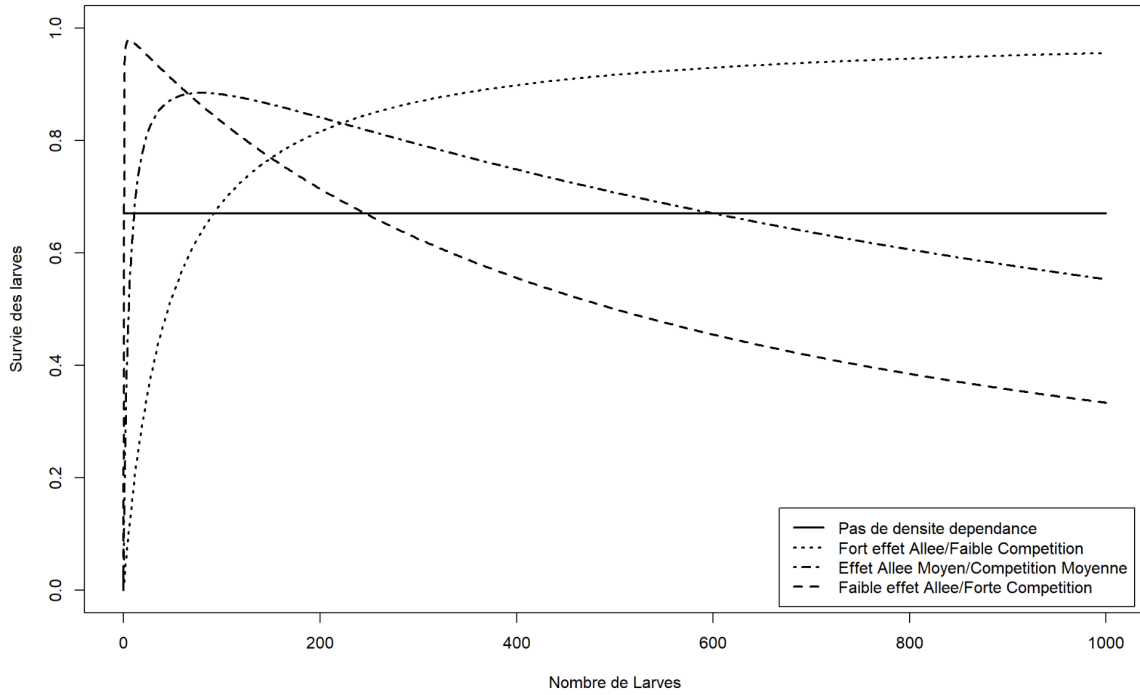


FIGURE 8 – Probabilité de survie d’une larve en fonction du nombre de vivantes – Probability of survival of a larva as a function of the number of live larvae

Graphique tracé à partir la fonction s_l de l’équation (15). Du trait en grands pointillés au petits pointillés, on a fixé $\beta_l = \{1.5 \times 10^{-6}; 8 \times 10^{-4}; 2 \times 10^{-3}\}$ et $\Gamma_l = \{45; 5; 0.06\}$. Le trait plein est fixe à 0.67.

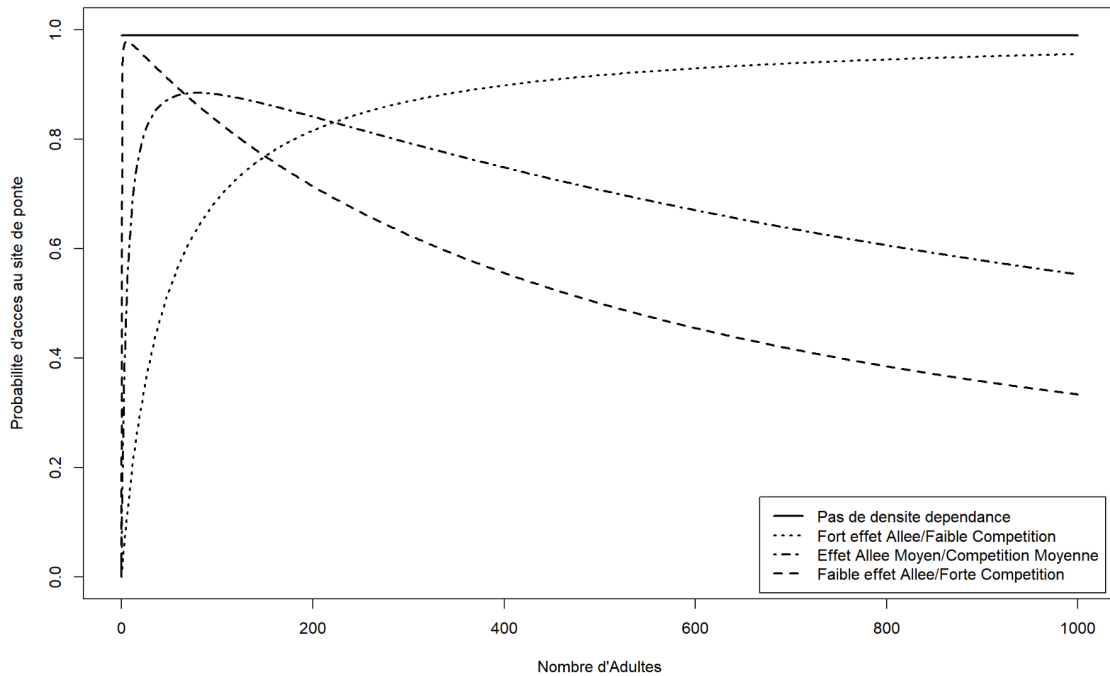


FIGURE 9 – Probabilité quotidienne d’une femelle d’accéder au site de ponte en fonction du nombre d’adultes dans la cage – Daily probability of a female to access the laying site based on the number of adults in the cage

Graphique tracé à partir la fonction p_p de l’équation (16). Du trait grand pointillé au petit pointillé, on a fixé $\beta = \{2 \times 10^{-3}; 8 \times 10^{-4}; 1.5 \times 10^{-6}\}$ et $\Gamma = \{0.06; 5; 45\}$. Le trait plein est fixe à 0.99.

Où N_L est le nombre de larves vivantes ($N_L(t) = \sum_{i=t-t_l+1}^t L^\bullet(t)$); lorsqu'il est nul ($N_L = 0$), le taux de survie est nul. Quand le nombre de larves est très élevé ($N_L \rightarrow +\infty$), le taux de survie se rapproche de 0. Pour un nombre faible de larves ($N_L \leq \sqrt{\frac{\Gamma_l}{\beta_l}}$), la probabilité de survie croît en fonction du nombre de larves : plus Γ_l est élevé, plus l'augmentation est faible et plus l'effet Allee est considéré comme fort. Pour un nombre plus élevé de larves ($N_L \geq \sqrt{\frac{\Gamma_l}{\beta_l}}$), le taux de survie des larves diminue en fonction de leur nombre : plus β_l est fort, plus la courbe décroît vite donc plus la capacité de charge est faible (Fig. 8).

2.3.3 Effet Allee et compétition sur l'accès au site de ponte

Pour cette dernière partie sur la densité dépendance nous voulions, comme dans la partie précédente, associer un effet Allee et une compétition (ici une interférence mutuelle). C'est p_p la probabilité d'accès au site de ponte qui varie suivant le nombre d'adultes (Fig. 9). Nous avons choisi la même fonction que dans la partie précédente, on a donc :

$$p_p(N_A) = \frac{N_A}{(1 + \beta_a \times N_A) \times (\Gamma_a + N_A)} \quad (16)$$

Les équations (2) à (16) forment le modèle final. C'est avec ce modèle que les résultats sont obtenus.

2.4 Méthodes d'analyses

Chaque simulation démarre avec une population de 50 femelles vierges et 50 mâles. On effectuera toutes les introductions d'individus transinfectés le 200 ième jour (après atteinte de l'équilibre). Dans toutes nos analyses, nous avons parcouru l'axe du pourcentage d'individus transinfectés (post-introduction) au minimum 200 points (de 0 à 99.5%). En chacun de ces points a été effectuée 1 simulation pour le modèle déterministe, et 15 simulations pour le modèle stochastique.

Par la suite on définit le statut d'invasion du modèle déterministe comme valant 1 si la simulation montre une invasion par les transinfectés et 0 si les transinfectés disparaissent. Pour le modèle stochastique, grâce aux proportions de populations envahies (pour un seuil d'introduction donné), on estime la probabilité d'invasion du modèle stochastique en fonction du seuil introduit, par régression logistique (Modèles linéaires généralisés). Sous réserve d'existence, on définit les seuils d'invasion du modèle déterministe comme les pourcentages d'introduction au-dessus desquels on obtient invasion. De la même manière on définit les seuils d'invasion du modèle stochastique, comme les valeurs à partir desquelles la probabilité d'invasion est supérieure à 85% (par défaut).

On appelle temps d'invasion, le temps entre l'introduction et la stabilisation de la population. Lorsque l'on observe l'effet de la densité dépendance sur la dynamique de *D. sukuzii* et sur les temps d'invasions, on effectue des introductions à probabilité d'invasion égale à 85%. Par exemple, si la densité dépendance augmente le seuil d'invasion à 10% au lieu de 6% sans densité dépendance, on introduira les infectés aux seuils prédits c'est-à-dire soit 10% et 6% .

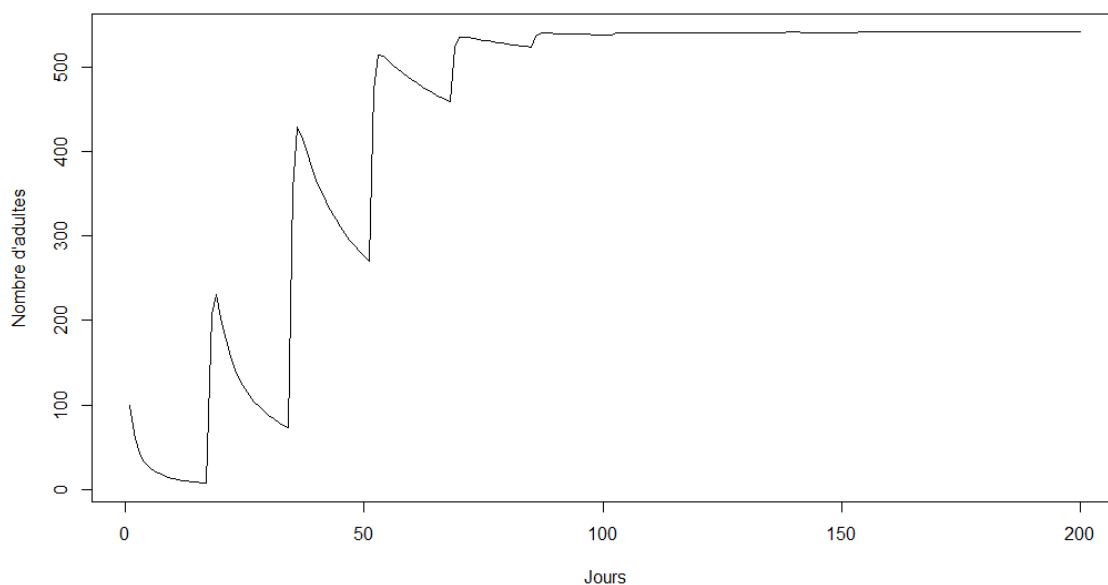


FIGURE 10 – Suivi du nombre d’adultes pendant 200 jours et atteinte de l’équilibre – Number of adults during the firsts 200 days of simulation and attainment of equilibrium
 Graphique tracé à partir du modèle déterministe avec les paramètres de références.

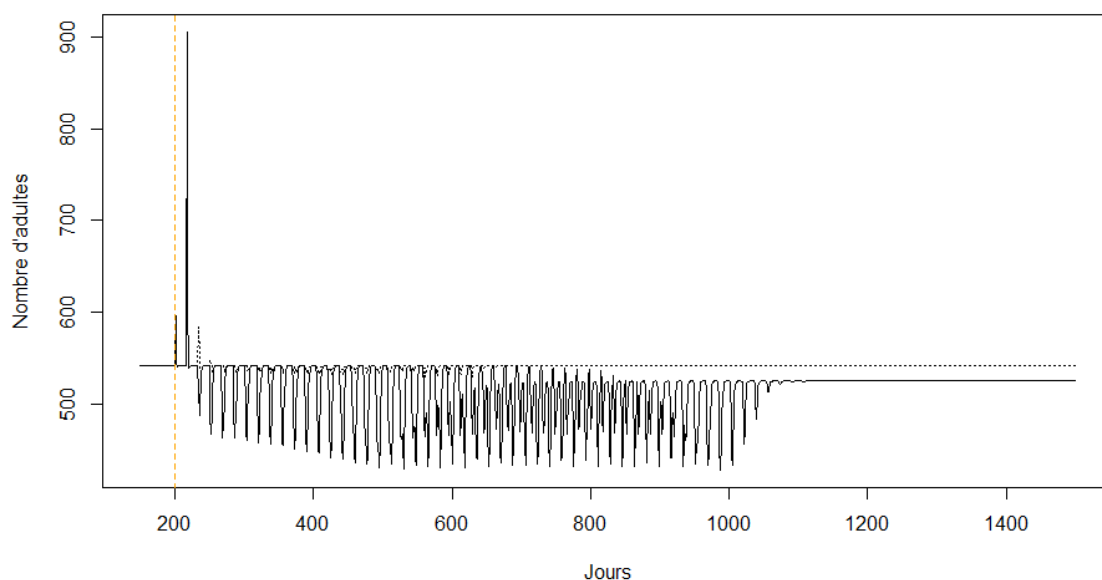


FIGURE 11 – Dynamique déterministe d’une population de mouches après une introduction de 10% d’individus sauvages ou transfectés le 200 ième jour – Deterministic dynamics of a fly population after an introduction of 10% of wild or transinfected individuals on day 200
 Graphique tracé à partir du modèle déterministe. La ligne en pointillés orange verticale indique le jours d’introduction (200 ième jours). Le trait noir pointillé représente la population après introduction d’individus sauvages ($\varphi^+ = \varphi^-$, $\tau^+ = 1$ et $e = 0$). Le trait plein noir représente cette même population initiale après introduction d’individus transfectés ($\varphi^+ = \varphi^-$, $\tau^+ = 0.97$ et $e = 0.80$), on peut voir (Fig. 12), la proportion d’individus transfectés dans cette simulation.

3 Résultats

3.1 Stochasticité

On observe d'abord la croissance de la population qui s'équilibre avant le 200 ième jour (Fig. 10). L'équilibre obtenu est à 541 individus que l'on soit dans le modèle stochastique ou déterministe. Dans les deux modèles, la croissance de la population se fait en dent de scie avec une période de 17 jours, cela est sûrement dû au temps de développement fixe pour tous les individus (Fig. 10).

Lorsque l'on simule l'introduction d'individus sauvages : fécondité identique ($\varphi^+ = \varphi^-$), transmissibilité de 100% ($\tau^+ = 1$), aucune IC ($e = 0$). On remarque qu'une forte augmentation du nombre d'individus survient 17 jours plus tard (due à une augmentation du nombre de femelles fécondées) (Fig. 11). Dans le cas de l'introduction de sauvages, la population se stabilise très vite autour du même équilibre. Dans le cas de l'introduction d'adultes transinfectés, on remarque deux régimes oscillations différentes (en opposition de phase). Ces deux oscillations ont une période de 17 jours. La population se rééquilibre à la fin de cet état transitoire. Une fois l'équilibre atteint, la population envahie par des transinfectés, a un effectif diminué de 3% par rapport à une population saine (Fig. 11). À la suite de l'état transitoire, la population se stabilise, on a alors 96% des individus transinfectés (Fig. 12).

Dans le cas du modèle déterministe dans la situation de référence (densité dépendance uniquement sur la survie des adultes) pour une introduction inférieure à 6.27% d'individus, aucune population n'est envahie alors qu'avec une introduction supérieure, toutes les populations sont envahies. La dynamique de l'invasion est aussi découpée par une période 17 jours (Fig. 12). On remarque que les valeurs de seuils prédites par le modèle déterministe, entraînent dans $85 \pm 6.5\%$ des cas une invasion pour le modèle stochastique (Fig. 13). En effet, au-dessus de ce seuil les résultats entre modèles déterministes et stochastique sont similaires (on trouve quasiment-toujours une invasion). En revanche lorsque l'on applique des introductions inférieures aux seuils, les modèles peuvent diverger un peu plus. En effet, les invasions dans le modèle stochastique peuvent être assez probables même pour des valeurs bien inférieures. On notera en moyenne que si l'on introduit deux fois moins d'individus que le seuil prédit par le modèle déterministe, on a tout de même $\sim 50\%$ de chance d'entraîner une invasion (Fig. 13).

Les invasions (du modèle déterministe) ont lieu à droite des pics de chaque courbe rouge (Fig. 14). Lorsque l'on compare les temps d'invasions, on trouve qu'en moyenne les temps sont similaires pour chacun des modèles (toutes conditions égales). Cependant, on remarque une forte variation des temps d'invasion dans le modèle stochastique, notamment pour des introductions proches des seuils d'invasion (Fig. 14) On note une amplitude de ces variations d'environ 900 jours.

Nous avons également testé la sensibilité au sexage, en traçant une courbe d'invasion en fonction du sex-ratio (Fig. 15). Pour un sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles (autour de 0%) il y a peu ou pas d'effet. Pour 100% le seuil d'invasion est estimé à 6.27% tandis que pour 80% de femelles il est estimé à 7.5% (Fig. 15). Un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles a par contre un fort effet sur ce seuil. On trouve pour 90% de mâles un seuil d'introduction à 38%, tandis qu'à 80% de mâles on trouve un seuil à 22% (Fig. 15). Enfin, l'effet de la stochasticité

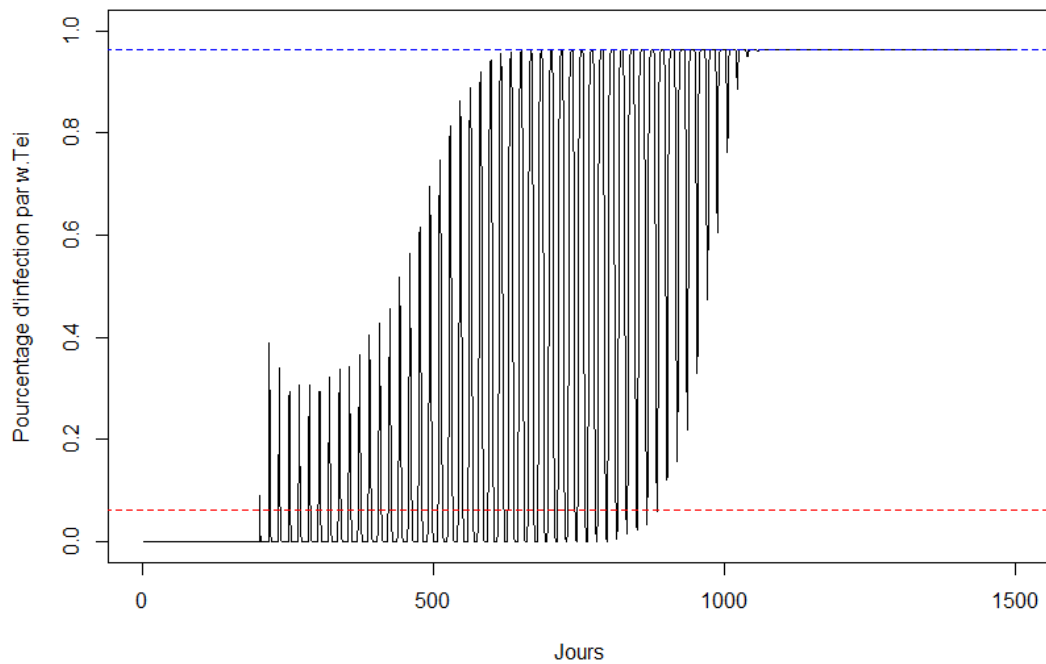


FIGURE 12 – Proportion d’individus transinfectés au cours du temps – Proportion of individuals transinfected over time

Ce graphique est dessiné à partir de la simulation correspondant au trait plein de la Figure 11. Le trait rouge indique le seuil d’invasion prédit par le modèle déterministe. Le trait bleu indique la proportion d’individus transinfectés à l’équilibre en cas d’invasion.

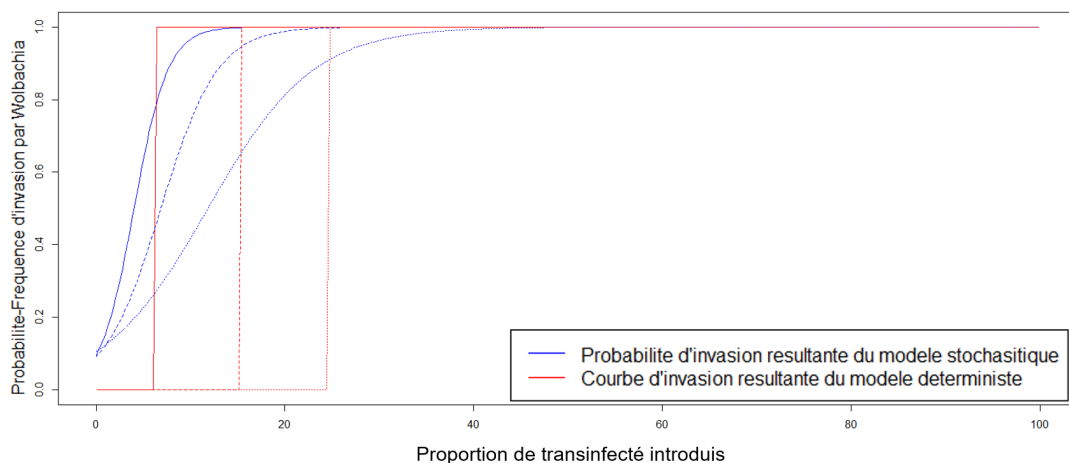


FIGURE 13 – Comparaison entre probabilité d’invasion en fonction du pourcentage d’individus introduits et seuils prédits par le modèle déterministe – Comparison between invasion probability as a function of the percentage of individuals introduced and thresholds predicted by the deterministic model

Courbes rouges : statuts d’invasion obtenus par le modèle déterministe. Courbes bleues : estimations de la probabilité d’invasion en fonction du pourcentage d’individus introduits. On trouve sur ce graphique trois situations de densité dépendance différentes sur la survie des larves, la courbe pleine correspond à un effet Allee fort. La courbe en petits pointillés correspond à une compétition forte. La courbe en grands pointillés correspond à la situation intermédiaire effet Allee moyen et Compétition moyenne.

est très faible notamment pour un sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles.

3.2 Effet de la densité-dépendance

Dans cette partie, nous comparons les effets différentes formes de densité-dépendance sur la démographie de *D. sukii*, sur la probabilité, le seuil et le temps d'invasion. On observe dans un premier temps qu'aucune forme de densité dépendance, ne modifie la dynamique d'invasion de *w. Tei* (Fig. 16b–18b). Elles vont par contre avoir un effet sur la densité à l'équilibre, et le temps d'invasion.

3.2.1 Probabilité d'accouplement

L'effet Allee sur l'accouplement (Fig. 16a) ne semble avoir aucun effet qualitatif sur les paramètres observés : en effet les courbes de suivis de populations (Fig. 16b), de probabilité d'invasions (Fig. 16c) et les temps d'invasions (Fig. 16d) semblent toutes se superposer. Les seuils d'invasions sont ici quasiment identiques.

3.2.2 Accès au site de ponte

La densité dépendance sur l'accès au site de ponte (Fig. 17a) affecte les paramètres observés. L'effet de ces formes de densité dépendance sur la probabilité d'invasion est modéré (Fig. 17c) : le seuil à 85% d'invasion est prédit respectivement à 6,2% (effet Allee), 10% (Effet Allee et compétition) et 12% (Compétition). Pour un même seuil de 10% introduit, on trouve 60% de chance d'invasion en présence de compétition uniquement et 98% de chance d'invasion en présence d'effet Allee uniquement. De même, on peut voir que la densité à l'équilibre (Fig. 17b) et le temps d'invasion (Fig. 17d), diminuent à l'équilibre en présence de compétition. L'effet Allee n'a donc pas d'effet ici. La compétition quant à elle, semble écourter le temps d'invasion, mais rendre celle-ci plus difficile en augmentant le seuil d'invasion.

3.2.3 Survie larvaire

La densité dépendance sur la survie des larves (Fig. 18a) affecte les paramètres observés. L'effet de la compétition sur la probabilité d'invasion est remarquable (Fig. 18c) : le seuil à 85% d'invasion est prédit respectivement à 5% (effet Allee), 12% (Effet Allee et compétition) et 22% (Compétition). Pour un même seuil de 10% introduit on trouve 40% de chance d'invasion en présence de compétition uniquement et 99% de chance d'invasion en présence d'effet Allee uniquement. De même on peut voir que la densité à l'équilibre (Fig. 18b) et le temps d'invasion (Fig. 18d), diminuent à l'équilibre en présence de compétition. Ici la compétition pour la survie larvaire joue un rôle majeur sur l'invasion par *Wolbachia*. L'effet Allee montre ici un effet, mais qui encore une fois demeure très faible.

3.2.4 Interaction des densité dépendance sur la survie larvaire et accès au site de ponte

En appliquant de la densité-dépendances combinée sur la survie des larves et la probabilité d'accès au site de ponte en synchronisation (Effet Allee sur la survie larvaire et l'accès au site

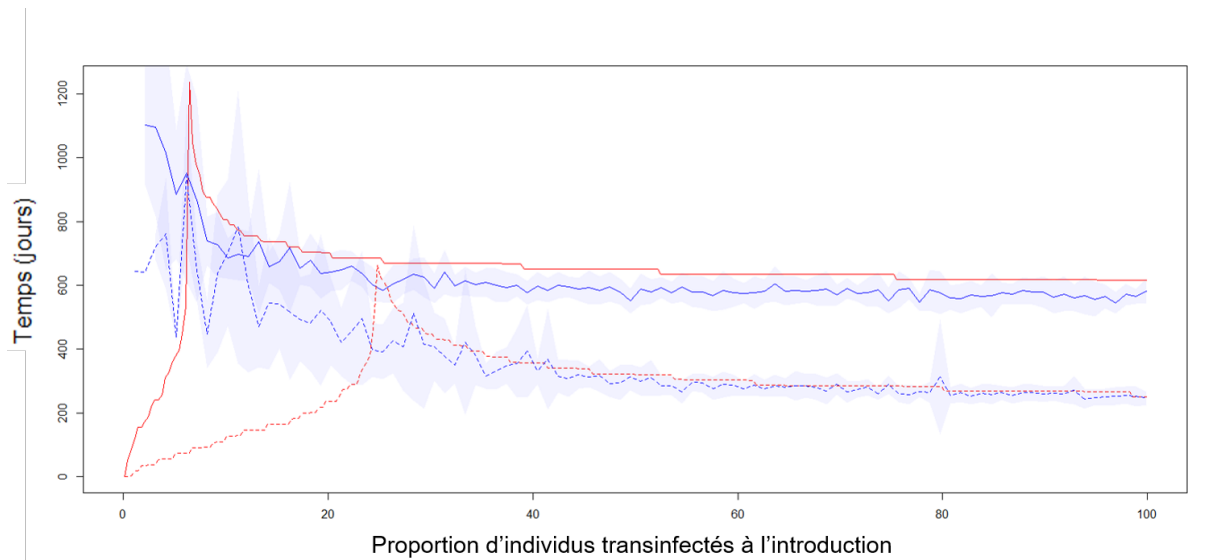


FIGURE 14 – Temps d’atteinte de l’équilibre en fonction de la proportion d’individus introduis – Time to reach equilibrium as a function of the proportion of individuals introduced
 Sur les courbes rouges apparaissent les temps d’équilibrage du modèle déterministe. Les courbes bleues représentent la moyenne des résultats du modèle stochastique, l’aire bleue représente l’écart-type de ces mêmes résultats. Les courbes pleines correspondent à un effet Allee fort et une compétition faible sur la survie des larves. La courbe en pointillés correspond à une compétition forte et un effet Allee faible.

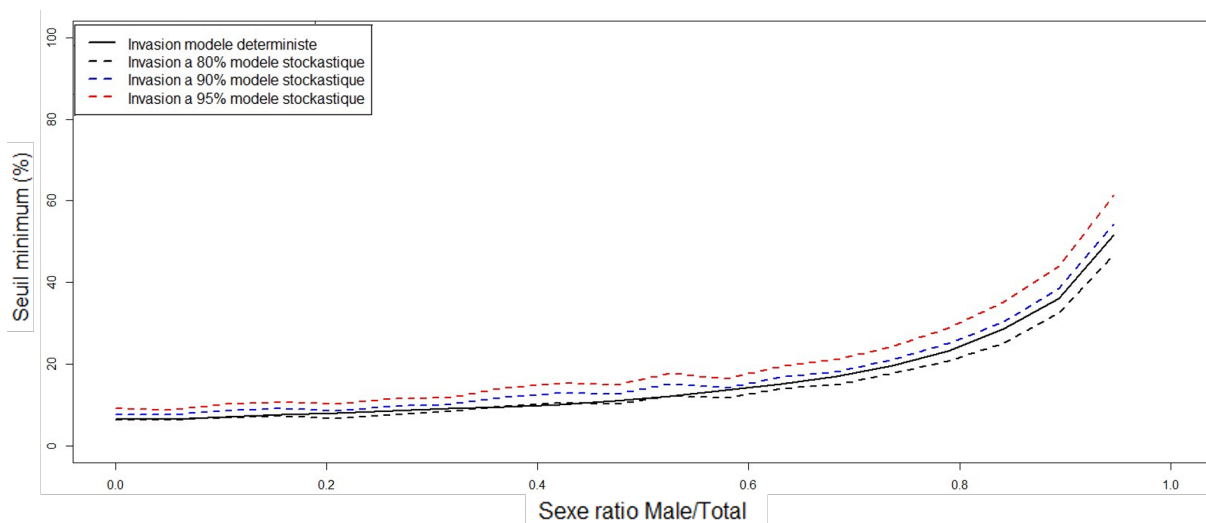


FIGURE 15 – Prédiction des seuils d’introduction par rapport au sexe-ratio – Prediction of introduction thresholds in relation to the sex-ratio
 Le sexe-ratio est défini ici comme Mâles / (Femelles + Mâles). Le trait plein noir indique les seuils prédits par le modèle déterministe. Les traits pointillés indiquent les seuils donnés par le modèle stochastique. On a respectivement les seuils à 80% en noir, à 90% en bleu et à 95% en rouge.

de ponte comparé à la compétition sur les deux : figures 19 a.1–a.2) ou en opposition (Effet Allee sur la survie larvaire et compétition sur l'accès au site de ponte comparé à l'inverse : figures 20 a.1–a.2). Les résultats obtenus (Fig. 19 & 20 b à d) ne montrent pas que les effets entrent en synergie i.e on obtient dans l'ensemble des cas des résultats très similaires à ceux obtenus lorsque l'on appliquait uniquement de la densité-dépendance sur les larves (Fig. 8).

4 Discussion

L'objectif de ces travaux était de comprendre l'effet de la densité dépendance sur la capacité d'invasion d'une souche de *Wolbachia* induisant des incompatibilités cytoplasmiques, dans une population de mouches *Drosophila suzukii*. Cette étude est mise en place pour pouvoir à terme évaluer la faisabilité du contrôle de *D. suzukii* par la technique de gestion par incompatibilité cytoplasmique. Le choix de rapprocher le modèle de conditions expérimentales précises, apporte du réalisme et permet de comparer résultats pratiques aux résultats théoriques. Nous avons choisi d'effectuer un modèle en temps discret à pas de temps journalier aux vues des contraintes biologiques auxquelles nous étions soumis (générations chevauchantes, délai entre ponte et émergences, densité dépendance sur la fécondation, la survie des larves et l'accès au site de ponte) et au vu de l'utilisation prévue du modèle. Ces choix ont été inspirés des travaux de Granjeon (2017).

En termes de dynamique pour *D. suzukii* le modèle se rapproche donc du modèle de Granjeon (2017) pour l'évaluation de stratégie en technique de l'insecte incompatible, ce qui nous a permis d'y intégrer facilement la gestion par incompatibilité cytoplasmique (car ces deux principes sont basés sur des mécanismes biologiques similaires). Notre modèle est cependant plus détaillé au niveau des traits d'histoires de vie, ce qui nous a, par la suite, permis d'ajouter de la densité-dépendance sur trois traits d'histoire de vie de la mouche. À cette dynamique a été ajoutée de la stochasticité démographique. La croissance des populations simulée est découpée en dents de scie jusqu'à atteinte de l'équilibre. Ce découpage (ou cette oscillation) va s'étendre sur l'ensemble des courbes dynamiques (Valeur/Temps) où l'on retrouvera toujours un pattern de 17 jours de période. Avec ces dynamiques, on ne retrouve donc pas de diminution monotone de la densité pendant l'invasion, comme l'ont prédit précédemment Dobson et al. (2002) et Blackwood et al. (2018), mais des pics réguliers jusqu'au rééquilibrage du système. Ce résultat, s'il est appuyé par l'expérimentation, risque de poser un problème pour le contrôle par gestion par incompatibilité cytoplasmique de *D. suzukii*. Ce découpage est probablement dû à un temps de développement pré-imaginal fixe. Cette hypothèse étant très forte, il serait intéressant de la relâcher dans les prochains travaux. En effet, ajouter de la variabilité sur les paramètres t_l et t_e pourrait permettre d'augmenter le réalisme du modèle.

Avec le modèle sans stochasticité, de la même manière que dans la bibliographie, aucune invasion par *Wolbachia* n'est observée en dessous d'un certain seuil par ailleurs au-dessus de ce même seuil, les populations sont envahies (Hoffmann et al., 1990; Hancock et al., 2016; Blackwood et al., 2018). On peut apparenter l'équilibre instable prédit dans ces travaux au seuil d'invasion défini dans notre étude, c'est à dire le pourcentage d'individus infectés à partir duquel l'introduction entraîne une invasion de *Wolbachia*. Ce résultat va varier lorsque l'on

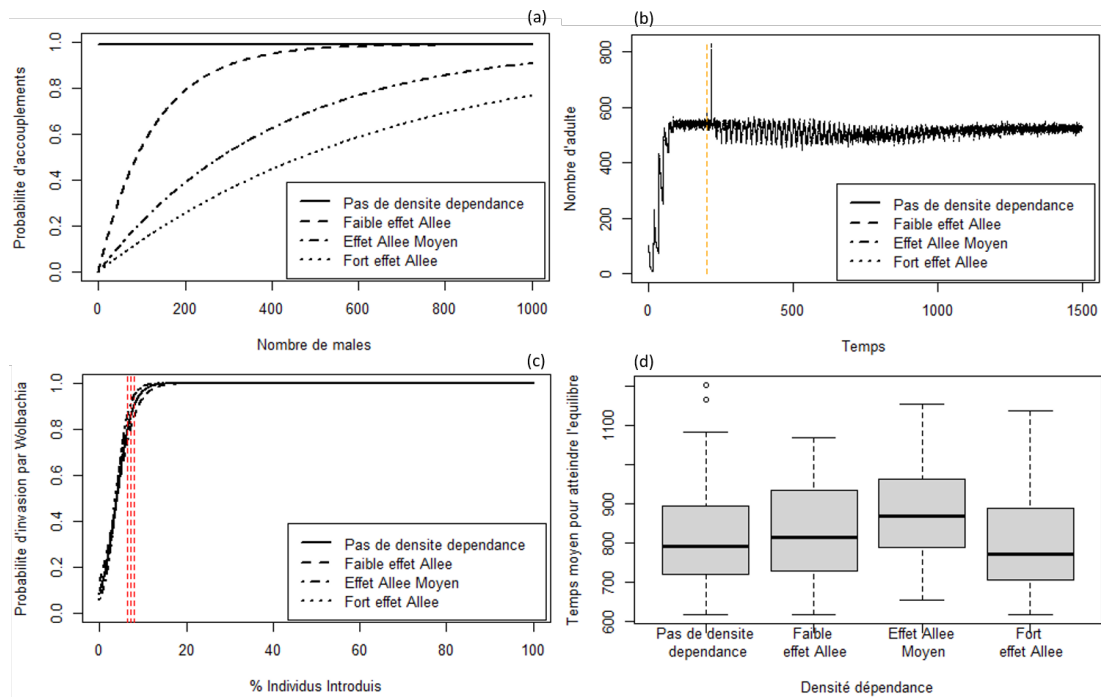


FIGURE 16 – Effet de la densité dépendance sur la probabilité d'accouplement, sur différents paramètres – Effect of density-dependence on mating probability, on different parameters. L'ensemble de ces figures ont été tracées avec le modèle stochastique. (a), (b) & (c) on observe un contexte sans densité dépendance sur l'accouplement (trait plein), pour le reste plus la courbe est en petit pointillés plus l'effet Allee est fort. (b) Le trait pointillé orange représente l'introduction de *w. Tei*. Les introductions sont effectuées avec les seuils à 85% estimés (Fig. 16c). (c) les traits pointillés rouges indiquent les seuils à 85% de chance d'envahir la population. (d) Temps d'invasions suivants les différents effets de densité dépendance.

implémente la stochasticité. En effet les invasions, bien que peu probables, sont possibles en dessous des seuils prédits. En revanche au-delà de ces seuils elles ont quasiment toujours lieu (85% du temps en moyenne). L'hypothèse expliquant l'absence d'invasion de *Wolbachia* par la stochasticité, notamment dans de petites populations, n'est donc pas validée par ce modèle. Au contraire, on trouve même que des introductions d'effectifs inférieurs aux seuils prédits pourraient entraîner des invasions. Enfin les petites variations ($\sim 20\%$) du sex-ratio lorsqu'il est déséquilibré en faveur des femelles ont peu d'effet sur le seuil d'invasion. Ce qui signifie que des erreurs lors de la sélection des femelles (pré-introduction), ne nuiraient pas ou très peu à l'efficacité de ces introductions.

Les temps d'invasions estimés par les deux modèles sont en moyenne très longs (en moyenne 800 jours). Cela peut aussi représenter un handicap sur la mise en place de gestion par incompatibilité cytoplasmique. En moyenne les temps sont approximativement les mêmes avec ou sans variabilité, mais il semble que la stochasticité joue un rôle fort sur la variabilité des temps d'invasion. Ainsi, l'implémentation d'une stochasticité démographique forte, dans les prochains travaux sur la dynamique d'invasion, permettra de juger de la répétabilité des résultats observés.

Les effets Allee ont montré leur utilité dans la lutte contre les ravageurs (Tobin et al., 2011), et ils paraissent aussi un processus indispensable dans la lutte par incompatibilité cytoplasmique (Blackwood et al., 2018). Cependant, ils ne semblent pas interagir (ou très peu) avec la dynamique d'invasion de *Wolbachia*. Les effets de compétitions semblent eux affecter le processus d'invasion par *Wolbachia*. En effet on note un impact qui semble assez fort sur la probabilité d'invasion. Ils peuvent jusqu'à doubler les seuils d'invasion par *Wolbachia*. Et vont jusqu'à diviser la probabilité d'invasion de *Wolbachia* par 2.5 pour un effectif fixe d'individus infectés introduits. La compétition semble aussi diminuer le temps d'invasion, mais imposer une forme de compétition supplémentaire sur une population, diminue aussi l'effectif de cette population. Il est donc probable que la diminution du temps d'invasion soit corrélée à la taille de la population, plus qu'à l'intensité de la compétition. Ainsi dans de grandes populations, notamment sur le terrain, il est possible que l'invasion par une souche de *Wolbachia* soit plus longue, voir trop longue, pour mettre en place une technique de GIC malgré une quasi-absence de compétition. En effet *D. suzukii* se reproduit sur une grande diversité de plantes sauvages toute l'année (Poyet et al., 2015), cette variabilité des ressources risque de diminuer la compétition intraspécifique.

Parmi les hypothèses de densité dépendances mises en cause, nous avons montré que certaines étaient sans conséquence. L'effet Allee d'accouplement ne semble pas interagir avec les paramètres observés. La confusion-sexuelle basée sur la diminution de cette probabilité d'accouplement ne semble donc pas faire synergie avec la gestion de *D. suzukii* par incompatibilité cytoplasmique. Les effets de compétitions, notamment la survie des larves, semblent avoir un effet négatif marqué sur la capacité d'invasion par une souche de *Wolbachia*. De plus, le milieu de ponte, lors des suivis de populations effectués dans le laboratoire, est relativement peu disponible (car il petit pour un grand nombre de mouche). Cela peut avoir pour conséquence à forte densité, d'augmenter la compétition autour du site de ponte, que ce soit par la compétition larvaire ou par la compétition pour l'accès au site. Puisque ces compétitions semblent

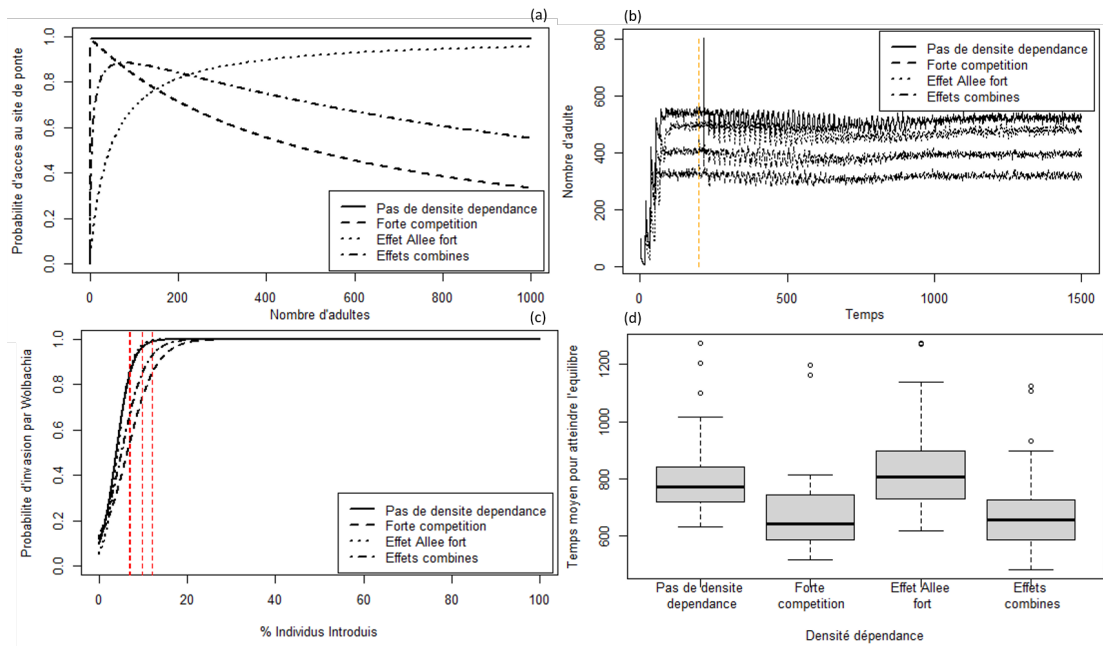


FIGURE 17 – Effet de la densité dépendance sur l'accès au site de ponte sur différents paramètres – Effect of density-dependence on access to the laying site on different parameters
L'ensemble de ces figures ont été tracées avec le modèle stochastique. (a), (b) & (c) on observe un contexte sans densité dépendance sur l'accouplement (trait plein), avec une compétition forte (grand pointillés), avec un effet Allee relativement fort (petits pointillés), avec un effet Allee et une compétition (petits et grands pointillés). (a) on retrouve la Figure 9. Les figures (b), (c) & (d) sont tracées de la même manière qu'en Figure 17.

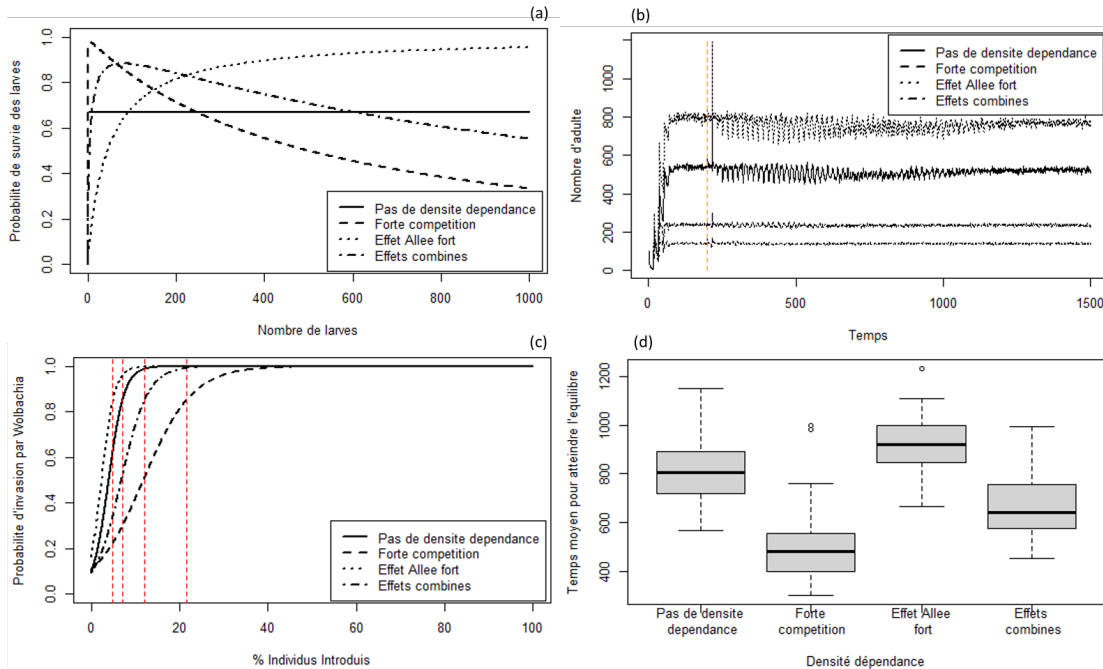


FIGURE 18 – Effet de la densité dépendance sur la survie larvaire sur différents paramètres – Effect of density-dependence on larval survival on different parameters
L'ensemble de ces figures ont été tracées avec le modèle stochastique. (a), (b) & (c) on observe un contexte sans densité dépendance sur la survie des larves (trait plein), avec une compétition forte (grands pointillés), avec un effet Allee relativement fort (petits pointillés), avec un effet Allee et une compétition (petits et grands pointillés). (a) on retrouve la Figure 8. Les figures (b), (c) & (d) sont tracées de la même manière qu'en Figure 17.

augmenter la valeur des seuils d'invasion, nous pouvons penser que ces effets, jouent un rôle dans la difficulté à envahir des populations avec *Wolbachia*.

Nous n'avons pas montré de synergie entre les différents effets de densité-dépendance. En effet, il semble que certains effets peuvent être prépondérants et donc couvrir l'efficacité d'autres effets. La gestion par incompatibilité cytoplasmique pouvant se baser sur l'exploitation cumulée de différents effets Allee. Il est donc nécessaire de comprendre la nature de ces effets et de leurs interactions pour la mise en place d'un contrôle par ces techniques. En effet le panel d'interactions possibles entre effets Allee est très large et peut avoir un impact positif comme négatif (Berec et al., 2007).

Finalement, cette étude ne montre pas d'opportunité pour la mise en place de gestion par incompatibilité cytoplasmique sur *Drosophila suzukii*, cependant elle montre une interaction entre compétition et invasion du symbiote. Ce qui, d'une part peut orienter les expérimentations en cours et à venir sur le sujet et d'autre part, indique comment une compétition trop forte peut nuire à l'efficacité de cette stratégie de gestion. L'avantage de la gestion par incompatibilité cytoplasmique réside dans le fait que l'on n'introduise aucune espèce nouvelle dans l'écosystème, et que les lâchers du ravageur restent limités à de petites échelles, comparés à ceux pratiqués en technique d'insectes incompatibles et technique d'insectes stériles. Cependant il est indispensable de chercher à comprendre quel est l'effet de lâchers d'individus transinfectés artificiellement dans la nature. Notamment dans notre cas, car on vise une invasion des populations sauvages par une souche initialement absente chez *Drosophila suzukii*.

5 Conclusion

L'objectif de cette étude était de répondre aux questions suivantes : (i) la stochasticité démographique dans une petite population de *Drosophila suzukii* peut-elle expliquer un écart entre résultats expérimentaux et prédiction déterministe sur l'invasion par *Wolbachia* dans un contexte de gestion par incompatibilité cytoplasmique ? (ii) dans le même contexte, la densité-dépendance affecte-t-elle le processus d'invasion par *Wolbachia* ? Pour répondre à ces questions, nous avons donné un modèle intégrant dynamique de l'hôte *Drosophila suzukii* avec différentes formes de densité-dépendance et dynamique du symbiote *Wolbachia pipientis*. (i) Dans nos travaux, la stochasticité n'influe pas ou très peu sur la capacité de *Wolbachia* à envahir une population. Mais elle semble cependant jouer un rôle sur la dynamique d'invasion. On observe en sa présence une grande variation des temps d'invasion. (ii) La densité-dépendance interagit avec le processus d'invasion. En effet, si la densité-dépendance positive ne semble pas avoir d'effet, la densité-dépendance négative semble rendre plus difficile l'invasion par *Wolbachia*. On dénote cependant trois faiblesses conséquentes dans la méthodologie. Premièrement, les temps de simulations ayant été très long, le nombre de répétitions c'est trouvé limité. Une étude couvrant une moindre étendue des valeurs observées pourrait cerner plus de détails dans les zones d'intérêt. Deuxièmement, bien que les fonctions de densité-dépendances soient tirées ou inspirées de la bibliographie, les paramètres choisis pour chacune d'elles ont été choisis de manière empirique, une estimation plus adéquate de ces paramètres par l'expérimentation pourrait donner des fonctions plus réalistes ou bien plus adaptées aux questions

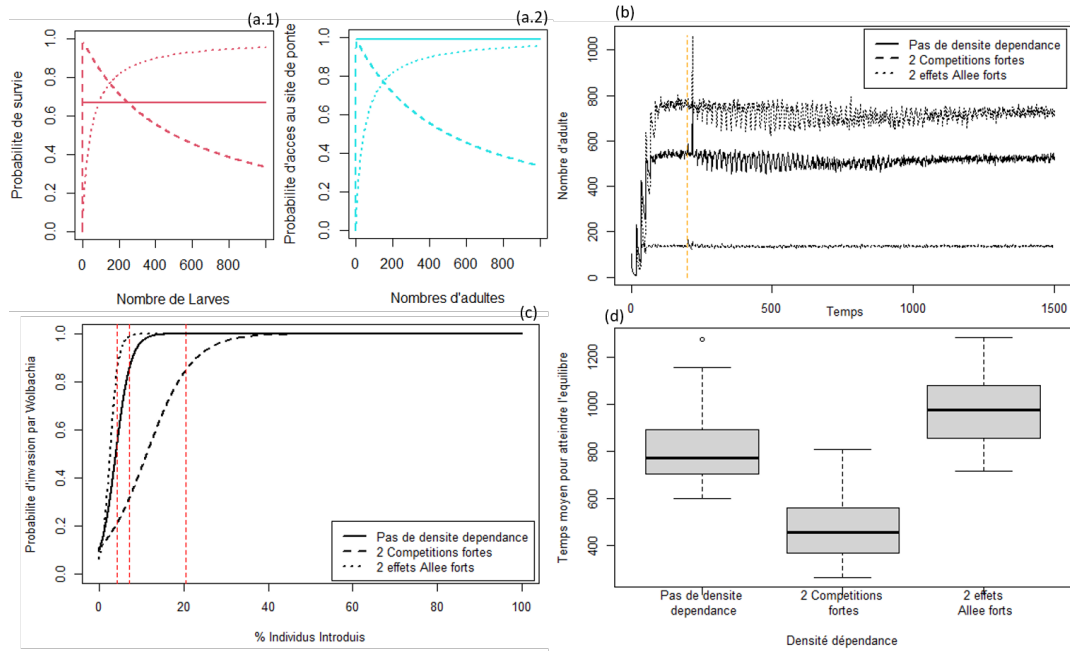


FIGURE 19 – Effets de différentes formes de densité dépendance synchronisés sur différents paramètres – Effects of different forms of density dependencies synchronized on different parameters

L'ensemble de ces figures ont été tracées avec le modèle stochastique. (a), (b) & (c) on observe un contexte sans densité dépendance ajoutée (trait plein), avec deux compétition combinées (survie larvaire et accès au site de ponte) (grand pointillés), avec deux effet Allee combinés (petits pointillés). (a.1 & a.2) on retrouve les formes de densité dépendance présentés précédemment. Les figures (b), (c) & (d) sont tracées de la même manière qu'en Figure 17.

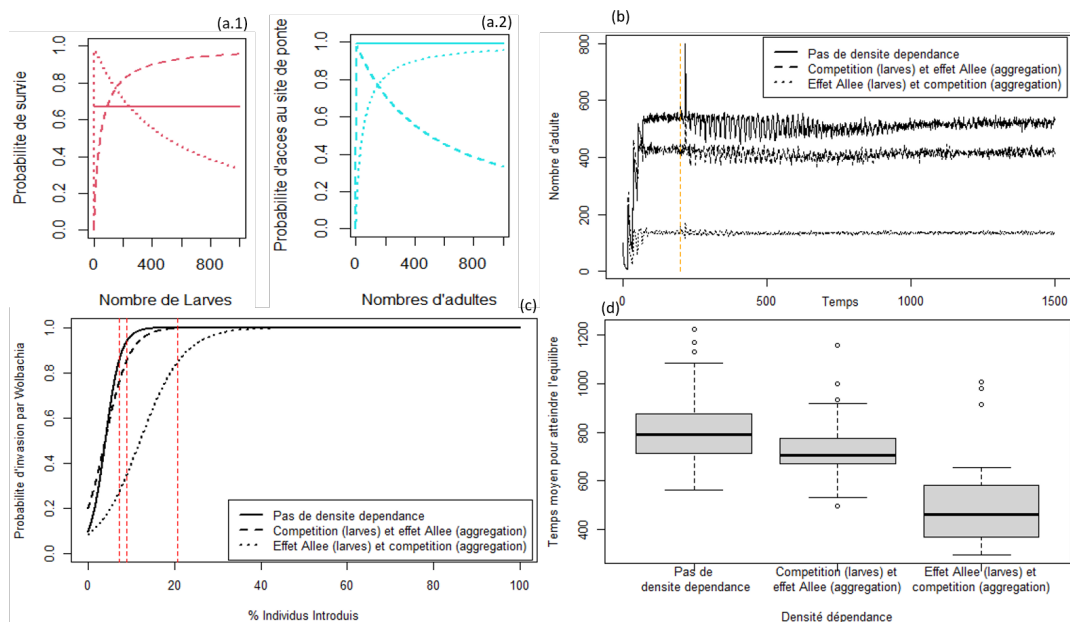


FIGURE 20 – Effets de différentes formes de densité dépendance opposées sur différents paramètres – Effects of different forms of density dependencies on different parameters

L'ensemble de ces figures ont été tracées avec le modèle stochastique. (a), (b) & (c) on observe un contexte sans densité dépendance ajoutée (trait plein), avec effet Allee sur la survie larvaire et compétition sur l'accès au site de ponte (grand pointillés), avec compétition sur la survie larvaire et effet Allee sur l'accès au site de ponte (petits pointillés). (a.1 & a.2) on retrouve les formes de densité dépendance présentés précédemment. Les figures (b), (c) & (d) sont tracées de la même manière qu'en Figure 17.

posées. Et troisièmement l'absence de variabilité sur les paramètres du modèle (notamment les temps de développements) semble induire un comportement particulier lors des simulations. En effet la non-monotonie des courbes d'invasion ne permet pas la démonstration du fonctionnement de la gestion par incompatibilité cytoplasmique sur *D. sukii*. Enfin il serait intéressant d'étudier l'impact du moment d'introduction. Si dans notre études les introductions ont été faites à l'équilibre, il est cependant probable que dans la nature les populations de drosophiles soient plus proches d'une dynamique cyclique d'invasion-extinction que d'un équilibre maintenu. Ainsi étudier l'effet de l'introduction, par exemple lors de l'invasion, pourrait apporter des informations utiles.

Annexes 0 : Estimation des paramètres

Tableau 3 – Valeur estimée des paramètres du modèle \mathcal{M}_0 – Estimated value of model parameters \mathcal{M}_0

Nom	Valeur	Unité	Source
s_e	0.88 ± 0.06	-	Granjeon (2017) estimé à partir de Cattell (2016)
t_e	$15 - 6 = 9$	<i>jours</i>	Estimées avec A. Auguste à partir de Emiljanowicz et al. (2014) et de ses observations
t_l	6	<i>jours</i>	Estimées avec A. Auguste à partir de Emiljanowicz et al. (2014) et de ses observations
r_f	0.52 ± 0.02	-	Granjeon (2017) estimé à partir de Cattell (2016)
φ^-	11.5 ± 1.3	<i>jours⁻¹</i>	Granjeon (2017) estimé à partir de Cattell (2016)
τ^+	0.97	-	Données expérimentales non-publiées
e	0.20	-	Données expérimentales non-publiées
$\frac{\varphi^-}{\varphi^+}$	1	-	Données expérimentales non-publiées
s_l	0.67 ± 0.03	-	Granjeon (2017) estimé à partir de Cattell (2016)
s_a	0.976 ± 0.001	<i>jours⁻¹</i>	Granjeon (2017)

Annexes I : Densité dépendance sur les Adultes

La valeur du coefficient de la fonction s_a a été estimée de manière empirique. En effet, nous avons projeté différentes courbes de croissances et choisi la valeur $\alpha = 0.0062$ pour laquelle l'équilibre est proche de 500 (Fig.21).

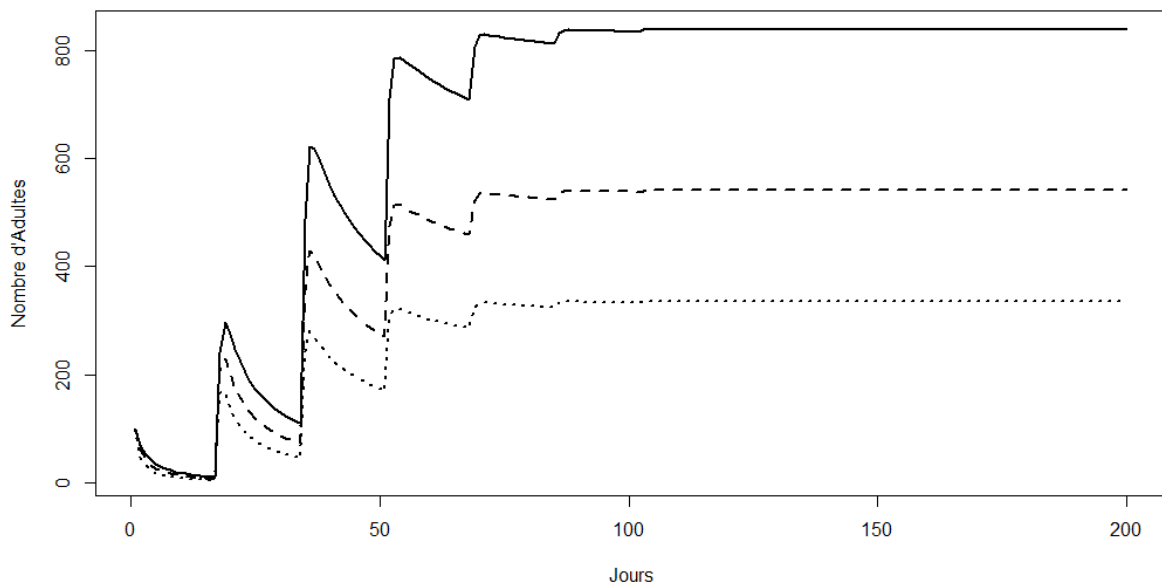


FIGURE 21 – Suivi du nombre d'adultes pour différentes valeurs de capacité de charge – Number of adults for different load capacity values

Graphique tracé à partir du modèle déterministe en faisant varier la fonction s_a de l'équation (13). Avec $s_0 = 0.976$. Pour le trait plein $\alpha = 0.004$. Pour le trait en grands pointillés $\alpha = 0.0062$. Pour le trait en petits pointillés $\alpha = 0.01$.

Annexes II : Calcul d'asymptote

Pour le calcul du temps à l'équilibre (Fig. 22), nous avons d'abord trouvé le temps à partir duquel la proportion d'individus transinfectés ne descend plus en dessous de 80% (trait vertical en pointillés verts). On observe la disparition des pics, deux cycles de vie plus tard (2×17 jours). On suppose que l'équilibre est donc atteint à ce moment. Pour la valeur de cet équilibre, on effectue une moyenne harmonique sur la proportion post-équilibre (moins sensible aux valeurs extrêmes et donc aux oscillations que la moyenne arithmétique), cette moyenne sera considérée comme la proportion à l'équilibre.

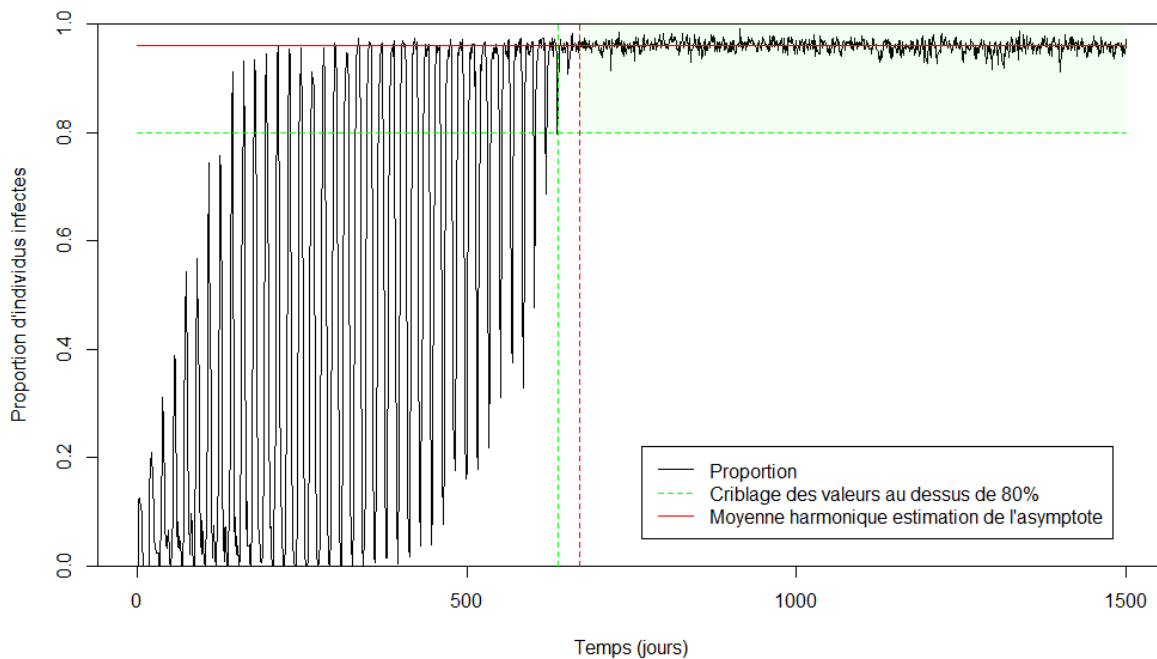


FIGURE 22 – Calcul du temps d'arrivée à l'équilibre suite à l'invasion et de la proportion d'individus transinfectés pour le modèle stochastique – Calculation of the time to equilibrium following the invasion and the proportion of transinfected individuals for the stochastic model

Graphique de la proportion d'individus transinfecté obtenus à partir du modèle stochastique. Trait vertical en pointillés verts : moment à partir duquel les valeurs de proportion ne descendent plus en dessous de 80%. Trait en pointillés rouges : Deuxième cycle (34 jours) suivant le trait vert, on considère cet instant comme le passage à l'équilibre. Trait rouge plein : valeur de l'équilibre, moyenne harmonique sur la proportion post-équilibre.

Annexes III : Report Summary

Context

The intensification of trade and the simplification of agro-ecosystems has led to rapid pest development. At the same time, the development of techniques to control pests, particularly using chemical inputs, is greatly reducing biodiversity, and increasing the risk of biological invasion. Today, it is known that these inputs have non-negligible negative long-term effects on the environment (Pimentel and Edwards, 1982) and on human health (Hernández et al., 2013) notably through its impact on soils, waters (Hallberg, 1989) and living species. Moreover, the systematic use of phytosanitary products leads to the selection of resistances in pests, which hinders their effectiveness (Melander, 1914).

Therefore, the European Framework Directive 2009/128/EC aims at a transition from traditional fighting methods to alternatives with more moderate side effects. Integrated Pest Management (IPM) is now emerging as one of the main alternatives to treatment in the fight against insect pests. In this work we study a technique that is anchored in integrated pest management combining manipulative symbionts (*Wolbachia pipientis*) and density-dependence against a pest (*Drosophila suzukii*).

The IPM component of interest here is biological control. This fight based on natural mechanisms can take several forms, we will focus here on one of these forms the autocidal control. This control consists of using the pest against itself by reducing the average fertility of the population. There are currently 3 categories of self-control : Sterile Insect Technique (SIT), Incompatible Insect Technique (IIT), and Cytoplasmic Incompatibility Management (CIM). SIT consists of releases of sterile male clumps (chemically or radiation sterilised). Sexual competition between healthy males and sterile males, will generate many sterile mating, and thus reduce the pest density. IIT is integrated into SIT-type methods and consists of releases of incompatible male insects infected with *Wolbachia pipientis*, a manipulative symbiont. This symbiont has the particularity of generating cytoplasmic incompatibility (CI), a phenomenon of infertility in certain couplings. SIT and IIT have the disadvantage of requiring abundant and repetitive releases resulting in heavy blows. The CIM concept is based on the operation of CIs in interaction with Allee effects, which are effects leading to a decrease in the growth rate of the host positively correlated to the decrease in its density. It is shown that when a strain of *Wolbachia* invades a population the density of this host decreases (Dobson et al., 2002; Blackwood et al., 2018). The objective of CIM is to take advantage of this decrease during a *Wolbachia* invasion to cause a population decline. Contrary to IIT, small introductions of infected females (and possibly males) are made so that the *Wolbachia* strain invades the population.

The fly *Drosophila suzukii* Matsumura, is a pest of fruit crops. Originally from Asia, it has spread to many European countries including France. Its causing severe damage in many fruit crops (Poyet et al., 2015) through the action of larvae. This fly is therefore a pest with a wide ecological niche combined with an explosive demography. *D. suzukii* has a spermatheca enabling her to fertilise her eggs long after mating. The fight against *D. suzukii* is considered as one of the major problems of fruit farms. It is mainly carried out by applying pesticides,

although one of the problems with this method is the impossibility of treating during the seven days before harvest. Other control methods are currently tested, yet with no results. Still with the objective of developing integrated pest management, the investigation of leads such as SIT, IIT and ICM has been growing for several years.

The *Wolbachia pipientis* bacterium is an intracellular bacterium, maintaining various symbiotic relationships. This bacterium is the most widespread symbiont in the animal world (Hilgenboecker et al., 2008). It is transmitted only via the cytoplasm of the female oocyte. Males do not transmit their infections. Mainly known for its sexual manipulations, *Wolbachia* is able in some cases to increase the proportion of females in the population or to increase the phenotypic aptitude of infected females compared to uninfected females. Among these manipulations we can count cytoplasmic incompatibilities. ICs function as a modification/rescue system. *Wolbachia* causes a modification of the male genome during spermatogenesis. This modification can either be restored by the same strain present in the female gametes or by another strain capable of restoring it, or it can lead to the non-viability of the egg (Fig. 2). We currently know two *Wolbachia* strains (*w. Tei* & *w. Ha*) that can be transinfected on *D. sukukii*, they are not naturally present in the pest (Cattel, 2016). The fly *D. sukukii* can be naturally infected with another strain of *Wolbachia*, *w. Suz*, this strain cannot save the changes generated by the two previous strains (Cattel, 2016).

Objectives

If the association between Allee effect and invasion by *Wolbachia* could help eradicate populations. The compatibility of a *Wolbachia* invasion in the presence of a density-dependence effect is controversial (Hancock et al., 2016; Blackwood et al., 2018). There are several models works on *D. sukukii*, such as Wiman et al. (2016). Only one model focuses on the use of IC for IIT, it operates in discrete time and overlapping generation, however it does not consider density-dependence effects (Granjeon, 2017). With a view to understanding more about this interaction, we are therefore seeking to create a dynamic model on an experimental scale. We consider overlapping generations and discrete time. The population cages being small, 30 x 30 x 30 cm³, for a high density (about 500 individuals), we will also test some forms of competition. Preliminary results from population monitoring studies shown a surprisingly low invasion rate. We are seeking to understand by means of a model the cause of the discrepancies between prediction and experimental results. This paper questions the effects of demographic stochasticity and density-dependence on the capacity and modalities of invasion by a strain of *Wolbachia*. We implement in our model different density-dependence functions. Hypotheses from which these functions come are resumed in Table 1.

Methodology

The designed model is discrete time (with a daily time step). The generations are overlapping. The models and their simulations were implemented on R version 4.0.0 (R Core Team, 2017). We will first modelize a wild *D. sukukii* population infected by *w. Suz* in which we will introduce flies transinfected with *w. Tei*. We will call transinfected by *w. Tei* and wild the ones with

w. Suz. The set of variables, parameters and functions constituting the model is summarised in Table 2. The equations (2) to (16) form the final model.

The model has been built in three steps :

- First step, we choose to implement *D. sukuzii* dynamics. Figures 3 and 4 are resuming the way we modelled this dynamic. We choose to simplify the life cycle of *D. sukuzii* by resuming all juvenile forms as eggs and larvae stages.
- Second step, we implement *Wolbachia* dynamic in the model. Figure 5 is showing the model mechanisms with transinfected individuals. Mainly this input will change female managing. They will be truncated in 4 different categories depending on *Wolbachia* strains of the female and the mating male.
- Third step, we implement density-dependence for adults survival first (Fig. 6) and then for the different hypotheses, gathering Allee effects and competition on the same life traits. So that figure 7 is showing mate finding Allee effect, figure 9 is representing both Allee effect and competition for the access to the egg laying site, and figure 8 is also showing the two different density-dependence on larval survival.

With this model we then estimate, invasions probabilities for different introductions values, deterministic as stochastic invasion thresholds and invasion durations. We want to investigate (i) the differences between deterministic and stochastic results and (ii) the effects of density-dependences on the parameters we list before.

Results

With or without stochasticity, population growth is sawtooth shaped with a period of 17 days, which is surely due to the fixed development time for all individuals (Fig. 10). We note that a strong increase in the number of individuals occurs 17 days after the introduction (day 200) (Fig. 11). In the case of wild introductions, the population stabilises very quickly around the same equilibrium. In the case of the introduction of transinfected adults the population rebalances at the end of a transitional state. Once equilibrium has been reached, the population invaded by transinfected adults is 3% smaller than a healthy population (Fig. 11). Following the transitional state, the population stabilises, with 96% of the individuals being transinfected (Fig. 12).

In the case of the deterministic model in the reference situation (density dependent only on adult survival) for an introduction of less than 6.27% of individuals, no population is invaded whereas with a higher introduction all populations are invaded. We can see that the threshold values predicted by the deterministic model result in an invasion in $85 \pm 6.5\%$ of cases for the stochastic model (Fig. 13). Above this threshold, the results between deterministic and stochastic models are similar (almost always an invasion). On the other hand, when introductions below the thresholds are applied invasions in the stochastic model can be quite probable even for much lower values (Fig. 13).

Except the fact that there is a strong variation in invasion times in the stochastic model, especially for introductions close to the invasion thresholds (Fig. 14). Stochasticity have no specific effect on invasion time. We also tested sexing sensitivity by plotting an invasion curve as a function of sex ratio (Fig. 15). For a sex ratio unbalanced in favour of females (around 0%)

there is little or no effect (Fig. 15). Finally, the effect of stochasticity is very weak, especially for a sex ratio unbalanced in favour of females.

The Allee effect on mating (Fig. 16a) does not seem to have any qualitative effect on the parameters observed : in fact all curves (Fig. 16b to d) seem to overlap.

The density dependence on access to the laying site (Fig. 17a) affects the parameters observed. The effect of these forms of density dependence on the probability of invasion is moderate (Fig. 17c) : the invasion threshold is predicted to be 6.2% (Allee effect), 10% (Allee and competition effect) and 12% (Competition effect) respectively. Competition decrease the density at equilibrium (Fig. 17b) and seems to shorten the invasion time (Fig. 17d), but makes it more difficult by increasing the invasion threshold (Fig. 17c).

The density dependence on larval survival (Fig. 18a) affects the parameters observed. The effect of competition on the probability of invasion is remarkable (Fig. 18c) : the 85% invasion threshold is predicted at 5% (Allee effect), 12% (Allee and competition effect) and 22% (Competition) respectively. In the same way we can see that the density at equilibrium (Fig. 18b) and the invasion time (Fig. 18d) decrease at equilibrium in the presence of competition. Here the competition for larval survival plays a major role in the invasion by *Wolbachia*. The Allee effect seems shows an effect but again remains very weak.

By applying combined density dependence on larval survival and probability of access to the laying site in synchrony or in opposition we realized that the results are close to the one on larval survival. So that it seems that the strongest effect is hiding the weakest one.

Discussion

The aim of this work was to understand the effect of density dependence on the invasion capacity of a strain of *Wolbachia* inducing cytoplasmic incompatibilities in a *Drosophila suzukii* fly population. This study is being set up to evaluate the feasibility of controlling *D. suzukii* by the cytoplasmic incompatibility management technique. The choice of bringing the model closer to precise experimental conditions brings realism and allows practical results to be compared with theoretical results. The choices of modelling were inspired by the work of Granjeon (2017) on incompatible insect technic for *D. suzukii*. These choices allow us to easily integrate management by cytoplasmic incompatibility (because these two principles are based on similar biological mechanisms). However, our model is more detailed at the level of life history traits, which subsequently allowed us to add density dependence on three life history traits of the fly *Drosophila suzukii*. To this dynamic was added demographic stochasticity. The simulated population growth is jagged until equilibrium is reached. This cutting (or oscillation) will extend over the whole dynamic curves (Value/Time) where a pattern of 17 days of period will always be found. With these dynamics, we will not find a monotonous decrease in density during the invasion, as previously predicted by Dobson et al. (2002) and Blackwood et al. (2018), but regular peaks until the system is rebalanced. This result, if supported by experimentation, may pose a problem for control by management by cytoplasmic incompatibility of *D. suzukii*. Those cuts are probably due to fixed pre-imaginal development time. As this hypothesis is very strong, it would be interesting to relax it in future work. In fact, adding variability to the parameters t_i and t_e could increase the realism of the model.

With the model without stochasticity, in the same way as in the bibliography, no invasion by *Wolbachia* is observed below a certain threshold ; moreover, above this same threshold, populations are invaded (Hoffmann et al., 1990; Hancock et al., 2016; Blackwood et al., 2018). The unstable equilibrium predicted in this work can be related to the invasion threshold defined in our study. I.e. the percentage of infected individuals from which the introduction leads to an invasion of *Wolbachia*. This result will vary when stochasticity is implemented. Indeed invasions, although unlikely, are possible below the predicted thresholds. On the other hand, above these thresholds they almost always occur (85% of the time on average). The hypothesis explaining the absence of invasion of *Wolbachia* by stochasticity, particularly in small populations, is therefore not validated by this model. On the contrary, it is even found that introductions of numbers below the predicted thresholds could lead to invasions. Finally, we show that errors in the selection of females (pre-introduction) would have little or no effect on the effectiveness of these introductions.

The invasion times estimated by the two models are on average very long (800 days on average). This can also represent a handicap for the implementation of management by cytoplasmic incompatibility. Stochasticity plays a strong role on the variability of invasion times. Thus, the implementation of strong demographic stochasticity in future work on invasion dynamics will make it possible to judge the repeatability of the results observed.

Allee effects have shown their usefulness in the fight against pests (Tobin et al., 2011), and they also appear to be an indispensable process in the fight against cytoplasmic incompatibility (Blackwood et al., 2018). However, they do not seem to interact (or very little) with the invasion dynamics of *Wolbachia*. Competition effects seem to affect the process of *Wolbachia* invasion. Indeed, there is an impact which seems to be quite strong on the probability of invasion. Competition also seems to reduce the time of invasion but imposing an additional form of competition on a population also reduces the size of that population. It is therefore likely that the decrease in invasion time correlates more with the size of the population than with the intensity of the competition. Thus, in large populations, particularly in the field, it is possible that the invasion by a strain of *Wolbachia* may be longer, or even too long, to implement an CIM technique despite the virtual absence of competition.

If the Allee effects, we implement in our model seems to have no consequences on *Wolbachia* invasions. The effects of competition, especially larval survival, appear to have a marked negative effect on the invasiveness of a strain of *Wolbachia*. Moreover, the high densities in the population monitoring in this project can result in increased competition around the egg-laying site, either through larval competition or competition for access to the site. Since these competitions seem to increase the value of the invasion thresholds, we can think that these effects play a role in the difficulty of invading populations with *Wolbachia*.

We have not shown any synergy between the different density-dependence effects. Indeed, it seems that some effects may be preponderant and thus cover the effectiveness of other effects.

Finally, this study does not show any opportunity for the implementation of cytoplasmic incompatibility management on *Drosophila suzukii*, however it shows an interaction between competition and invasion of the symbiont. This on the one hand may guide current and future

experiments on the subject. And on the other hand, it indicates how too strong competition can harm the efficiency of this management strategy. The advantage of management by cytoplasmic incompatibility lies in the fact that no new species are introduced into the ecosystem, and that releases of the pest remain limited to small scales compared to those practiced in incompatible insect technique and sterile insect technique. However, it is essential to try to understand the effect of releases of artificially transinfected individuals into the wild. Especially in our case, because we are aiming at an invasion of wild populations by a strain initially absent in *Drosophila suzukii*.

Références



- Joel Atallah, Lisa Teixeira, Raul Salazar, George Zaragoza, and Artyom Kopp. 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(1781) :20132840, April 2014. doi : 10.1098/rspb.2013.2840. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2013.2840>. Publisher : Royal Society.
- Luděk Berec, Elena Angulo, and Franck Courchamp. Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4) :185–191, April 2007. ISSN 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2006.12.002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534706003818>.
- Julie C. Blackwood, Roger Vargas, and Xavier Fauvergue. A cascade of destabilizations : Combining *Wolbachia* and Allee effects to eradicate insect pests. *Journal of Animal Ecology*, 87(1) :59–72, January 2018. doi : 10.1111/1365-2656.12756. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.12756>.
- David S. Boukal and Luděk Berec. Modelling mate-finding Allee effects and populations dynamics, with applications in pest control. *Population Ecology*, 51(3) :445–458, July 2009. doi : 10.1007/s10144-009-0154-4. URL <https://esj-journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1007/s10144-009-0154-4>. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Julien Cattel. *Utilisation des bactéries Wolbachia pour lutter contre une espèce invasive et ravageur de cultures, Drosophila suzukii*. phdthesis, Université de Lyon, December 2016. URL <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01673801>.
- Stan Chabert, Roland Allemand, Mathilde Poyet, Patrice Eslin, and Patricia Gibert. Ability of european parasitoids (hymenoptera) to control a new invasive asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 63(1), 2012. ISSN 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2012.05.005. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964412001090>.
- Brian Dennis. ALLEE EFFECTS : POPULATION GROWTH, CRITICAL DENSITY, AND THE CHANCE OF EXTINCTION. *Natural Resource Modeling*, 3(4) :481–538, September 1989. doi : 10.1111/j.1939-7445.1989.tb00119.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1939-7445.1989.tb00119.x>.
- Stephen L. Dobson, Charles W. Fox, and Francis M. Jiggins. The effect of *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility on host population size in natural and manipulated systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 269(1490) :437–445, March 2002. doi : 10.1098/rspb.2001.1876. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2001.1876>.
- Lisa M. Emiljanowicz, Geraldine D. Ryan, Aaron Langille, and Jonathan Newman. Development, reproductive output and population growth of the fruit fly pest, *Drosophila suzukii* (diptera : Drosophilidae) on artificial diet. *Journal of Economic Entomology*, 107(4) :

- 1392–1398, August 2014. doi : 10.1603/EC13504. URL <https://academic.oup.com/jee/article-lookup/doi/10.1603/EC13504>.
- SudArbo. *Drosophila suzukii*, 2015. URL https://occitanie.chambre-agriculture.fr/fileadmin/user_upload/National/FAL_commun/publications/Occitanie/Productions_techniques/SudArbo15_Drosophila_suzukii_CRA0_0218.pdf.
- Xavier Fauvergue. A review of mate-finding Allee effects in insects : from individual behavior to population management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146(1) :79–92, 2013. doi : 10.1111/eea.12021. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eea.12021>.
- Xavier Fauvergue, Adrien Rusch, Matthieu Barret, Marc Bardin, and Emmanuelle Jacquin-Joly. *Biocontrôle : Éléments pour une protection agroécologique des cultures*. Quae, February 2020. ISBN 978-2-7592-3077-8. Google-Books-ID : o3nRDwAAQBAJ.
- Sophia Granjeon. Modélisation de stratégies optimales de lutte par utilisation de la bactérie *Wolbachia* contre une espèce invasive ravageur de cultures, *Drosophila suzukii*. Rapport de Stage, Département de BioInformatique et Modélisation, Villeurbanne, July 2017.
- George R. Hallberg. Pesticides pollution of groundwater in the humid united states. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 26(3) :299–367, October 1989. ISSN 0167-8809. doi : 10.1016/0167-8809(89)90017-0. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0167880989900170>.
- Penelope A. Hancock, Vanessa L. White, Ashley G. Callahan, Charles H. J. Godfray, Ary A. Hoffmann, and Scott A. Ritchie. Density-dependent population dynamics in *Aedes aegypti* slow the spread of *wMel* *Wolbachia*. *Journal of Applied Ecology*, 53(3) :785–793, 2016. doi : 10.1111/1365-2664.12620. URL <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12620>.
- Jesse A. Hardin, Dylan A. Kraus, and Hannah J. Burrack. Diet quality mitigates intraspecific larval competition in *Drosophila suzukii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(1) : 59–65, 2015. doi : 10.1111/eea.12311. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eea.12311>.
- Antonio F. Hernández, Tesifón Parrón, Aristidis M. Tsatsakis, Mar Requena, Raquel Alarcón, and Olga López-Guarnido. Toxic effects of pesticide mixtures at a molecular level : Their relevance to human health. *Toxicology*, 307 :136–145, May 2013. ISSN 0300-483X. doi : 10.1016/j.tox.2012.06.009. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0300483X12002260>.
- Kirsten Hilgenboecker, Peter Hammerstein, Peter Schlattmann, Arndt Telschow, and John H. Werren. How many species are infected with *Wolbachia*? – a statistical analysis of current data. *FEMS Microbiology Letters*, 281(2) :215–220, April 2008. ISSN 0378-1097. doi : 10.1111/j.1574-6968.2008.01110.x. URL <https://academic.oup.com/femsle/article/281/2/215/475300>. Publisher : Oxford Academic.

- A. A. Hoffmann, M. Turelli, and L. G. Harshman. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*. *Genetics*, 126(4) :933–948, 1990. ISSN 0016-6731, 1943-2631. URL <https://www.genetics.org/content/126/4/933>.
- Keith R. Hopper and Richard T. Roush. Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology*, 18(4) :321–331, November 1993. doi : 10.1111/j.1365-2311.1993.tb01108.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01108.x>.
- A. B. Idris and E. Grafius. Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera : Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera : Yponomeutidae). *Environmental Entomology*, 24(6) :1726–1735, December 1995. ISSN 1938-2936, 0046-225X. doi : 10.1093/ee/24.6.1726. URL <https://academic.oup.com/ee/article-lookup/doi/10.1093/ee/24.6.1726>.
- C. Ioriatti, V. Walton, D. Dalton, G. Anfora, A. Grassi, S. Maistri, and V. Mazzoni. *Drosophila suzukii* (diptera : Drosophilidae) and its potential impact to wine grapes during harvest in two cool climate wine grape production regions. *Journal of Economic Entomology*, 108(3) :1148–1155, June 2015. ISSN 0022-0493. doi : 10.1093/jee/tov042. URL <https://academic.oup.com/jee/article/108/3/1148/2379690>.
- Thomas P. Kuhar, Mark G. Wright, Michael P. Hoffmann, and Sylvie A. Chenus. Life Table Studies of European Corn Borer (Lepidoptera : Crambidae) with and without Inoculative Releases of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 31(3) :482–489, June 2002. ISSN 0046-225X. doi : 10.1603/0046-225X-31.3.482. URL <https://academic.oup.com/ee/article/31/3/482/428087>. Publisher : Oxford Academic.
- Jana C. Lee, Denny J. Bruck, Amy J. Dreves, Claudio Ioriatti, Heidrun Vogt, and Peter Baufeld. In focus : Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Management Science*, 67(11) :1349–1351, 2011. ISSN 1526-4998. doi : 10.1002/ps.2271. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.2271>. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ps.2271>.
- V. Martel and G. Boivin. Impact of competition on sex allocation by trichogramma. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 111(1) :29–35, 2004. ISSN 1570-7458. doi : 10.1111/j.0013-8703.2004.00146.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0013-8703.2004.00146.x>.
- M.A McCarthy. The Allee effect, finding mates and theoretical models. *Ecological Modelling*, 103(1) :99–102, November 1997. doi : 10.1016/S0304-3800(97)00104-X. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S030438009700104X>.
- Shane McEvey. High resolution diagnostic images of *Drosophila suzukii* (diptera : Drosophilidae), February 2017. URL https://figshare.com/articles/figure/High_resolution_diagnostic_images_of_Drosophila_suzukii_Diptera_Drosophilidae_/4644793.

- A. L. Melander. Can insects become resistant to sprays? *Journal of Economic Entomology*, 7(2) :167–173, April 1914. ISSN 0022-0493. doi : 10.1093/jee/7.2.167. URL <https://academic.oup.com/jee/article/7/2/167/2212207>. Publisher : Oxford Academic.
- Brett A. Melbourne and Alan Hastings. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature*, 454(7200) :100–103, July 2008. doi : 10.1038/nature06922. URL <https://www.nature.com/articles/nature06922>.
- Ministère de la Transition écologique et solidaire. Directive 91/414/CEE du 15/07/91 concernant la mise sur le marché des produits phytopharmaceutiques, 1991. URL https://aida.ineris.fr/consultation_document/1057.
- David Pimentel and Clive A. Edwards. Pesticides and ecosystems. *BioScience*, 32(7) :595–600, August 1982. ISSN 1525-3244, 0006-3568. doi : 10.2307/1308603. URL <http://academic.oup.com/bioscience/article/32/7/595/397478/Pesticides-and-Ecosystems>.
- David Pimentel, Rodolfo Pimentel, and Doug Morrison. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the united states. *Ecological Economics*, 52(3) :273–288, February 2005. ISSN 0921-8009. doi : 10.1016/j.ecolecon.2004.10.002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0921800904003027>.
- Mathilde Poyet, Vincent Le Roux, Patricia Gibert, Antoine Meirland, Geneviève Prévost, Patrice Eslin, and Olivier Chabrerie. 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, November 2015. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0142785. URL <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0142785>.
- R Core Team. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017. URL <https://www.R-project.org/>.
- Marko Rohlf, Bjorn Obmann, and Ralf Petersen. Competition with filamentous fungi and its implication for a gregarious lifestyle in insects living on ephemeral resources. *Ecological Entomology*, 30(5) :556–563, October 2005. doi : 10.1111/j.0307-6946.2005.00722.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.0307-6946.2005.00722.x>.
- Montgomery Slatkin and John Maynard Smith. Models of coevolution. *The Quarterly Review of Biology*, 54(3) :233–263, September 1979. ISSN 0033-5770, 1539-7718. doi : 10.1086/411294. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/411294>.
- M.V. Rossi Stacconi, A. Grassi, D.T. Dalton, B. Miller, M. Ouantar, A. Loni, C. Ioriatti, V.M. Walton, and G. Anfora. First field records of *Pachycrepoideus vindemiae* as a parasitoid of *Drosophila suzukii* in european and oregon small fruit production areas. *Entomologia*, 1(1) : e3, 2013. ISSN 2281-9584. doi : 10.4081/entomologia.e3. URL <http://sei.pagepress.org/entomologia/article/view/126>.
- Gabriella Tait, Kyoo Park, Rachele Nieri, M Cristina Crava, Serhan Mermer, Elena Clappa, Gabriella Boyer, Daniel T Dalton, Silvia Carlin, Linda Brewer, Vaughn M Walton, Gianfranco

- Anfora, and M Valerio Rossi-Stacconi. Reproductive site selection : Evidence of an oviposition cue in a highly adaptive dipteran, *Drosophila suzukii* (diptera : Drosophilidae). *Environmental Entomology*, 49(2) :355–363, May 2020. ISSN 0046-225X, 1938-2936. doi : 10.1093/ee/nvaa005. URL <https://academic.oup.com/ee/article/49/2/355/5715688>.
- Patrick C. Tobin, Luděk Berec, and Andrew M. Liebhold. Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecology Letters*, 14(6) :615–624, 2011. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01614.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2011.01614.x>.
- Roy van Driesche, Mark Hoddle, and Ted Center. *Control of Pests and Weeds by Natural Enemies : An Introduction to Biological Control*. John Wiley & Sons, January 2009. ISBN 978-1-4443-0041-3. Google-Books-ID : 0sLTMbNswecC.
- Bregje Wertheim, Julien Marchais, Louise E. M Vet, and Marcel Dicke. Allee effect in larval resource exploitation in *Drosophila* : an interaction among density of adults, larvae, and micro-organisms. *Ecological Entomology*, 27(5) :608–617, October 2002. doi : 10.1046/j.1365-2311.2002.00449.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2311.2002.00449.x>.
- Nik G. Wiman, Daniel T. Dalton, Gianfranco Anfora, Antonio Biondi, Joanna C. Chiu, Kent M. Daane, Beverly Gerdeman, Angela Gottardello, Kelly A. Hamby, Rufus Isaacs, Alberto Grassi, Claudio Ioriatti, Jana C. Lee, Betsey Miller, M. Valerio Rossi Stacconi, Peter W. Shearer, Lynell Tanigoshi, Xingeng Wang, and Vaughn M. Walton. *Drosophila suzukii* population response to environment and management strategies. *Journal of Pest Science*, 89(3) :653–665, July 2016. ISSN 1612-4766. doi : 10.1007/s10340-016-0757-4. URL <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0757-4>.
- John H. Wyss. Screwworm Eradication in the Americas. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 916(1) :186–193, 2000. ISSN 1749-6632. doi : 10.1111/j.1749-6632.2000.tb05289.x. URL <https://nyaspubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1749-6632.2000.tb05289.x>.

 	Diplôme : Diplôme d'ingénieur Agronome Spécialité : Agroecology Enseignant référent : Edith Le Cadre
Auteur(s) : Théodore Vanreenterghem	Organisme d'accueil : INRAE
Date de naissance* : 03/09/1997	Adresse : 400, route des Chappes 06903
Nb pages : 22	Sophia - Antipolis Cedex
Annexe(s) : 9	Maître de stage : Xavier Fauvergue
Année de soutenance : 2020	
Titre : Modélisation théorique de la dynamique de population d'un insecte ravageur (<i>Drosophila suzukii</i>) combinant densité - dépendance et transmission de symbiotes manipulateurs	
Title: Theoretical modelling of the population dynamics of an insect pest (<i>Drosophila suzukii</i>) combining density - dependence and transmission of manipulative symbionts	
Résumé : 1 – La mouche <i>Drosophila suzukii</i> , originaire d'Asie est une mouche ravageant de nombreuses cultures fruitières (notamment les petits fruits). Cette mouche du fruit à récemment envahi l'Europe et est actuellement au cœur de projets visant à développer contre elle une lutte intégrative. La technique de gestion par incompatibilité cytoplasmique (GIC), est une technique de lutte autocide. Elle fonctionne par lâchés d'individus de l'espèce cible, infectés par la bactérie <i>Wolbachia</i> , un symbiote perturbateur générant des incompatibilités cytoplasmique, phénomène pouvant entraîner la ponte d'œufs non viables. Combinés avec des effets de densité dépendance positive (effets Allee) l'invasion par <i>Wolbachia</i> peut entraîner la disparition de la population hôte. Nous avons pour objectifs dans ce stage de comprendre l'interaction entre (i) stochasticité démographiques (ii) densité - dépendance et l'invasion par <i>Wolbachia</i> .	
2 – (i) La stochasticité affecte peu le processus d'invasion, dans des conditions propices à l'invasion. (ii) Le processus d'invasion est peu affecté par la densité dépendance sous forme d'effet Allee, tandis que sous forme de compétition, elle semble avoir un effet négatif. Durant l'étude les temps d'invasions obtenus sont très longs. Enfin nous n'avons pas observé de diminution monotone des populations hôtes lors de l'invasion, résultats qui diverge avec les résultats des précédents modèles généralistes.	
Abstract : 1 - The <i>Drosophila suzukii</i> fly, native to Asia, is a fly that devastates many fruit crops (especially berries). This fruit fly has recently invaded Europe and is currently at the heart of projects aimed at developing an integrative fight against it. The technique of management by cytoplasmic incompatibility (ICM) is a self-control technique. It works by releasing individuals of the target species infected by the <i>Wolbachia</i> bacterium, a disruptive symbiote that generates cytoplasmic incompatibilities, a phenomenon that can lead to the laying of non-viable eggs. Combined with positive density dependence effects (Allee effects), invasion by <i>Wolbachia</i> can lead to the disappearance of the host population. Our objectives in this course are to understand the interaction between (i) demographic stochasticity (ii) density dependence and <i>Wolbachia</i> invasion.	
2 - (i) Stochasticity has little effect on the invasion process under conditions that are conducive to invasion. (ii) The invasion process is little affected by density dependence in the form of the Allee effect, whereas in the form of competition it seems to have a negative effect. During the study the invasion times obtained are very long. Finally, we did not observe a monotonous decrease in host populations during the invasion, a result which diverges from the results of previous generalist models.	
Mots-clés : <i>Drosophila Suzukii</i> , <i>Wolbachia</i> , Incompatibilité Cytoplasmique, Densité-Dépendance, Biocontrôle.	
Key Words: <i>Drosophila Suzukii</i> , <i>Wolbachia</i> , Cytoplasmic Incompatibility, Density-Dependence, Biocontrol.	