



## Moment optimisé de la libération des parasitoïdes : un modèle mathématique pour le contrôle biologique des *Drosophila suzukii*

Ferdinand Pfab<sup>1,2</sup> · Marco Valerio Rossi Stacconi<sup>3,6</sup> · Gianfranco Anfora<sup>4,5</sup> · Alberto Grassi<sup>3</sup> · Vaughn Walton<sup>6</sup> · Andréa Pugliese<sup>1</sup>

Reçu : 31 octobre 2017 / Accepté : 24 mai 2018

©Springer Science+Business Media BV, membre de Springer Nature 2018

### Abstract

Nous présentons un modèle de dynamique de population de la mouche des fruits envahissante *Drosophila suzukii* et son parasitoïde nymphal *Trichopria drosophila*. La saisonnalité de l'environnement est capturée par un système d'équations différentielles de retard avec des retards variables. Le modèle est utilisé pour explorer le moment optimal de libération des parasitoïdes dans les programmes de lutte biologique. Selon les résultats, la libération de parasitoïdes est plus efficace entre la fin du printemps et le début de l'été, lorsque la population d'hôtes commence à augmenter. Un seul événement de libération de parasitoïdes peut être plus efficace que plusieurs versions sur une période prolongée, mais plusieurs versions sont plus robustes aux choix de synchronisation sous-optimaux. Les résultats peuvent être utiles pour optimiser la libération de parasitoïdes et devraient être transférables pour des systèmes similaires. Plus généralement, le modèle est un exemple de dynamique de consommation de ressources structurée en étapes dans un environnement variable.

**Mots clés** Moment de libération des parasitoïdes · Optimiser la lutte biologique · Dynamique parasitoïde-hôte · Lutte intégrée contre les nuisibles · *Drosophila* à ailes tachetées · *Drosophila suzukii* · *Trichopria drosophila*

### Introduction

La mouche des fruits *Drosophila suzukii* Matsumura est arrivé en 2008 en Europe et en Amérique continentale depuis sa région d'origine en Asie de l'Est (Hauser 2011; Calabre et al. 2012; Cini et al. 2012, 2014; Depra et al. 2014; Asplen et al. 2015; Fraimout et al. 2017). *D. suzukii* les larves se développent

dans les fruits mûrs, mais contrairement à la plupart de ses parents, il est capable de pondre dans des fruits à peau douce non endommagés. Les plantes hôtes comprennent le cerisier, le bleuet, le framboisier, le fraisier et diverses plantes non cultivées (Lee et al. 2011a; Atallah et al. 2014; Asplen et al. 2015; Kenis et al. 2016; Karageorgi et al. 2017; Elsensohn et Loeb 2018). La capacité d'infester les fruits non endommagés en fait un problème sérieux dans certaines zones agricoles (Bolda et al. 2010; Lee et al. 2011b; De Ros et al. 2013; Asplen et al. 2015). Les programmes de contrôle conventionnels dépendent fortement des pesticides, qui

**Matériel supplémentaire électronique** La version en ligne de cet article (<https://doi.org/10.1007/s12080-018-0382-3>) contient des éléments supplémentaires, qui sont mis à la disposition des utilisateurs autorisés.

- Ferdinand Pfab  
ferdinand.pfab@gmail.com  
Marco Valerio Rossi Stacconi  
marco.stacconi@oregonstate.edu  
Gianfranco Anfora  
gianfranco.anfora@fmach.it  
Alberto Grassi  
alberto.grassi@fmach.it  
Vaughn Walton  
vaughn.walton@oregonstate.edu  
Andréa Pugliese  
andrea.pugliese@unitn.it

2 Earth Research Institute, Université de Santa Barbara, Santa Barbara, CA 93106, États-Unis

3 Centre de transfert de technologie, Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige, Italie

4 Centre de recherche et d'innovation, Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige, Italie

5 Centre Agriculture Alimentation Environnement, Université de Trente, San Michele all'Adige, Italie

6 Département d'horticulture, Oregon State University, Corvallis, OR USA

<sup>1</sup> Département de mathématiques, Université de Trente, Povo, Italie

sont appliqués plusieurs fois par saison (Van Timmeren et Isaacs 2013). Cette stratégie de contrôle est considérée comme efficace mais est associée à de nombreux problèmes. Certains de ces problèmes incluent l'inefficacité des pesticides contre les larves à l'intérieur des fruits, les effets néfastes sur les ennemis naturels (Roubos et al. 2014), résurgence secondaire de ravageurs (Klick et al. 2016), le développement de la résistance aux insecticides, l'immigration continue depuis les réservoirs de population (Klick et al. 2016), et des résidus de pesticides à des niveaux inacceptables (Asplen et al. 2015). De façon intéressante, *D. suzuki* semble pas être un problème majeur dans sa région d'origine, où il n'atteint vraisemblablement pas des densités de population extrêmement élevées (Asplen et al. 2015). Une raison pourrait être la présence d'ennemis naturels adaptés, y compris les guêpes parasitoïdes les plus diverses qui se développent à l'intérieur des stades juvéniles de *D. suzukii* (Mitsui et al. 2007).

Compte tenu du potentiel des espèces parasitoïdes à réduire leur population d'hôtes, elles sont envisagées pour les programmes de lutte biologique de *D. suzukii* (Haye et al. 2016). La lutte biologique classique par introduction des espèces parasitoïdes de la région d'origine est envisagée en Europe et en Amérique (Daane et al. 2016; Haye et al. 2016), même si leur sortie n'a pas encore été autorisée. De plus, plusieurs parasitoïdes indigènes de *D. suzuki* dans les zones envahies sont envisagées pour des programmes de lutte biologique augmentative (Chabert et al. 2012; Rossi Stacconi et al. 2013; Gabarra et al. 2015; Miller et al. 2015; Mazetto et al. 2016; Wang et al. 2016; Knoll et al. 2017). Parmi les parasitoïdes larvaires, *Hétérotome leptopilina* Thomson a été observé pour se développer avec succès sur *D. suzukii*, même si son efficacité est fortement limitée par l'immunoréaction de l'hôte (Rossi Stacconi et al. 2015). Parmi les parasitoïdes pupes, *Pachycrepoideus vindemiae* Rondani et *Trichopria drosophila* Les Perkins sont les espèces les plus courantes qui attaquent le ravageur. En ce moment, le cosmopolite *T. drosophila* semble être l'espèce la plus adaptée à la mise en place de programmes de biocontrôle (Zhu et al. 2017; Rossi Stacconi et al. 2017). La libération augmentée de cette espèce a été récemment testée dans des conditions de terrain (Rossi Stacconi et al. 2018). La libération a considérablement augmenté la proportion de *D. suzuki* juvéniles étant parasités, mais il reste à déterminer si de tels lâchers peuvent être une mesure efficace contre *D. suzuki* infestation. Différents aspects concernant la libération peuvent devoir être optimisés pour une intervention réussie. En plus de choisir les bonnes espèces de parasitoïdes, il est important de cibler la période écologique et l'habitat les plus appropriés (Crowder 2007). Les modèles mathématiques pour la dynamique des populations nous permettent d'aider à déterminer le moment le plus optimal pour les lâchers inondatifs de parasitoïdes (Shea et Possingham 2000; Foule 2007; Garai et al. 2015; Hamby et al. 2016). Dans ce travail, nous présentons un tel modèle de libération augmentative du parasitoïde *T. drosophila* contre *D. suzukii*.

Avec ce modèle, nous essayons de répondre à deux questions : (a) quand les parasitoïdes doivent-ils être libérés pour supprimer le plus efficacement possible la *D. suzuki* infestation et (b) s'il est plus efficace de les relâcher lors d'un seul événement ou lors de plusieurs événements répartis dans le temps. Notez que nous étudions comment réaliser un tel parasitoïde le plus efficacement, mais nous ne répondons pas à la question de savoir si de tels lâchers seront généralement faisables et rentables - cette question ne semble pouvoir être résolue que par des expériences sur le terrain, qui peuvent cependant être soutenues par notre analyse.

Notre modèle tient compte de la structure par stade des populations et nous recueillons des paramètres pour les espèces et l'environnement saisonnier à partir de diverses sources. Une brève introduction au modèle et les résultats des simulations sont donnés dans "Théorie et calculs" et "Résultats." Dans "Discussion", nous discutons enfin de nos résultats et des implications pour les interactions générales entre les consommateurs et les ressources et le contrôle biologique dans différents contextes. Les détails du modèle se trouvent dans le matériel complémentaire.

## Théorie et calculs

La dynamique démographique de *D. suzuki* et *T. drosophila* sont modélisés par un système d'équations différentielles à retard analogues à des modèles similaires (Nisbet et Gurney 1983; Nelson et al. 2013; McCauley et al. 2008; Ewing et al. 2016). Les équations sont écrites dans le matériel complémentaire.

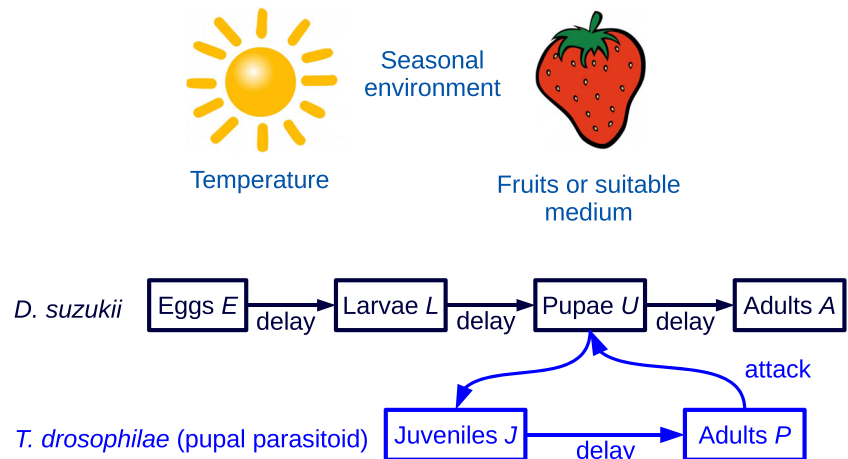
*D. suzuki* structure se compose d'œufs ( $E$ ), les larves ( $L$ ), nymphes ( $tu$ ) et adultes ( $UM$ ), et celle de *T. drosophila* des mineurs ( $J$ ) et adultes ( $P$ ). Les transitions à travers les étapes de la vie sont présentées dans un organigramme simple du système de contrôle biologique de la Fig. 1.

Les fécondités, les mortalités et les retards de développement sont supposés dépendre de l'environnement. Notre modèle tient compte de deux facteurs environnementaux dépendant du temps : la température  $C(t)$  et la disponibilité de fruits (ou d'un autre milieu hôte approprié)  $F(t)$ .

Les données de température ont été mesurées à une altitude de 228 m à S. Michele all'Adige, Province de Trente, Italie du Nord (fournies par la Fondazione Edmund Mach). A partir de ces données, on trace une courbe de température continue  $C(t)$  par deux méthodes différentes pour tester si elles aboutissent à des conclusions différentes. La première méthode consistait à obtenir une espérance générique pour le profil de température en ajustant une courbe sinusoïdale au cours d'une année. La deuxième méthode consistait à obtenir des courbes réalistes pour les différentes années en ajustant des fonctions linéaires par morceaux à la température moyenne quotidienne ; voir fig. 2.

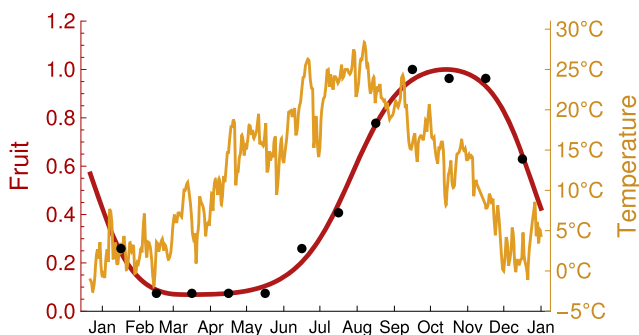
La fonction pour la disponibilité des fruits de saison  $F(t)$  a été créé avec les données de Poyet et al. (2015), qui rapportent pour chaque mois le nombre d'espèces végétales porteuses

**Fig. 1** Organigramme du modèle structuré par étapes



fruits adaptés à *D. sukuzii* dans une région du nord de la France. Nous supposons que le nombre d'espèces fructifères reflète également la disponibilité totale d'hôtes appropriés et crée une fonction continue en ajustant une courbe sinusoïdale étirée aux données ; voir fig. 2. Pour étudier l'impact des différents temps de maturation des fruits, nous décalons cette fonction vers l'avant et vers l'arrière dans le temps.

Pour les deux espèces, le temps passé dans les stades juvéniles dépend de la température  $C$ . Suivant l'approche de Nisbet et Gurney (1983), nous modélisons un taux de maturation dépendant de la température, qui est pour chaque étape défini comme l'inverse de la durée du temps passé dans cette étape. Il s'avère que les taux de maturation des différentes étapes évoluent de manière très similaire avec la température. Nous utilisons donc une seule fonction (gaussienne)  $g(C)$  pour le taux de maturation de tous les stades et supposons que les insectes au stade  $je$  (où  $je = E, L, U$ , ou alors  $P$ ) passer à l'étape suivante lorsque leur niveau de maturation atteint la valeur  $je$ . Nous normalisons le taux de maturation  $g(C)$  de sorte qu'il a une valeur maximale de 1, et donc  $je$  représentent les durées minimales des paliers (à température optimale). Chiffre 3 montre l'ajustement de ce modèle aux délais mesurés en laboratoire (Tochen et al. 2014; Amiresmaeili 2017).



**Figure 2** Nombre d'espèces hôtes adaptées à *D. sukuzii* développement dans le nord de la France et température moyenne quotidienne à S. Michele all'Adige, Italie (2014)

Fécondité de l'adulte *D. sukuzii* dépend de la température  $C$  et disponibilité des fruits  $F$  par une formule multiplicative. La dépendance de la fécondité maximale à la température  $\eta_{UN}(C)$  est ajusté aux données disponibles (Tochen et al. 2014), et la dépendance à la disponibilité des fruits passe par une fonction de type Holling 2. La formule résultante pour la fécondité réalisée est

$$\beta_{UN} = \lambda_{UN} \frac{\eta_{UN}(C) a_{UN} F}{1 + a_{UN} F} \quad (1)$$

où  $\lambda_{UN} = 0,5$  est le sex-ratio (Emiljanowicz et al. 2014) et  $a_{UN}$  est un paramètre (le "taux d'attaque" de *D. sukuzii* vers les fruits disponibles) à ajuster. Chiffre 4a montre la dépendance de la fécondité à la température pour différents niveaux de disponibilité des fruits ainsi que des données de laboratoire considérées comme des estimations valables pour une disponibilité illimitée des ressources.

De même, la fécondité maximale des parasitoïdes  $\eta_P(C)$  est ajusté aux données disponibles à différentes températures (Rossi Stacconi et al. 2017), et la fécondité réalisée  $\beta_P$  est supposé dépendre en plus de la densité de l'hôte  $tu$ , donnant

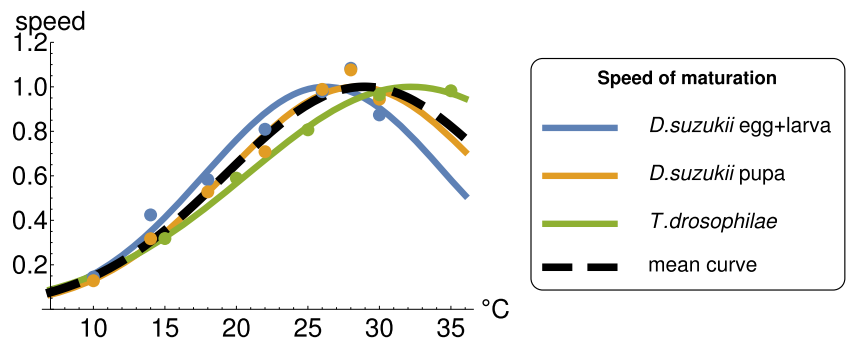
$$\beta_P = \lambda_P \frac{\eta_P(C) a_P tu}{1 + a_P tu} \quad (2)$$

où  $a_P$  doit être ajusté (le "taux d'attaque" de *T. drosophiles* vers disponible *T. drosophiles* pupes), et le sex-ratio est  $\lambda_P = 0,53$ . Les courbes résultantes sont représentées sur la Fig. 4 b avec les données de laboratoire.

La mortalité des deux espèces dépend de la température, et pour *D. sukuzii* larve, cela dépend en outre de la disponibilité des fruits et du nombre de larves concurrentes. Pour les deux espèces, la survie moyenne des adultes peut être modélisée avec une fonction gaussienne asymétrique. Les ajustements aux données de Shearer et al. (2016) et Amiresmaeili (2017) sont représentés sur la Fig. 5. Pour *D. sukuzii*, la plasticité phénotypique entre la forme estivale et hivernale est prise en compte en supposant qu'à toutes les températures, les mouches présentent le phénotype le mieux adapté.

De plus amples détails à ce sujet et sur d'autres hypothèses du modèle peuvent être trouvés dans le matériel complémentaire. Le modèle

**Figure 3** Vitesse de maturation des différents stades de vie des *D. sukuzii* et son parasitoïde nymphal *T. drosophiles*



est mis en œuvre avec *Wolfram Mathematica* (Recherche Wolfram I 2016) et le code est disponible gratuitement sur demande.

## Résultats

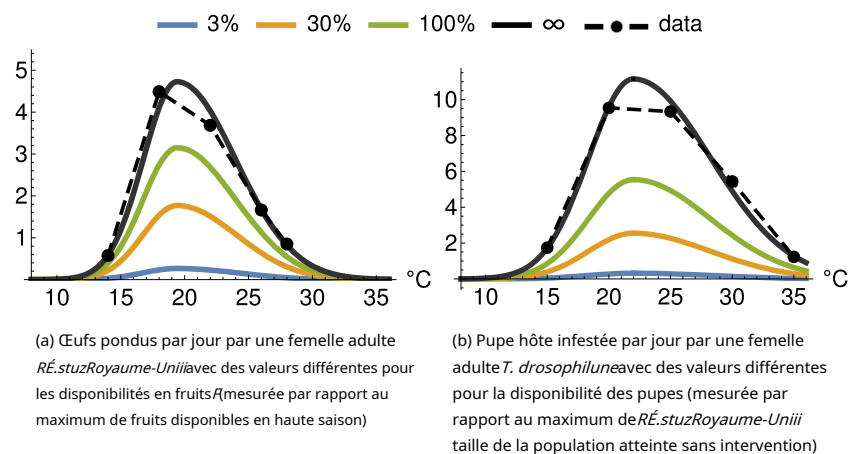
Chiffre 6 montre une simulation de *D. sukuzii* dynamique de la population adulte pour les années 2014-2016, superposée aux captures moyennes hebdomadaires de *D. sukuzii* adultes de 22 pièges de la province de Trento (obtenus auprès de la Fondazione Edmund Mach, S. Michele all'Adige, Italie). Précisément, les casiers sont ceux entretenus pendant les trois années qui se situent à une altitude inférieure à 500 m (leurs altitudes varient entre 77 et 489 m). L'un des emplacements est S. Michele all'Adige, où les données de température que nous utilisons ont également été mesurées. Une carte des différents emplacements de pièges est illustrée à la Fig. 7. Les simulations et les données de capture présentent certaines différences, en particulier pour les captures plus faibles en été et les pics importants en automne, à un moment où les densités simulées diminuent ; les raisons possibles de ces divergences sont examinées dans la discussion. Cependant, les schémas pluriannuels globaux des simulations et des données de capture concordent à peu près ; ainsi, nous jugeons le modèle suffisamment raisonnable pour être utilisé comme référence pour étudier l'impact potentiel des introductions de parasitoïdes.

Chiffre 8 montre différents scénarios pour une simulation d'un an, avec et sans introduction de parasitoïdes. La courbe de température correspond à la météo à S. Michele all'Adige en 2014, approximée par une courbe sinusoïdale (panneaux de gauche) ou interpolée à partir des températures moyennes quotidiennes (panneaux de droite). Les graphiques du haut montrent les densités des différents stades de *D. sukuzii* dans les simulations sans introduction de parasitoïde. Dans les autres parcelles, les parasitoïdes adultes sont lâchés le 1er avril (rangée centrale) ou le 1er juin (rangée inférieure).

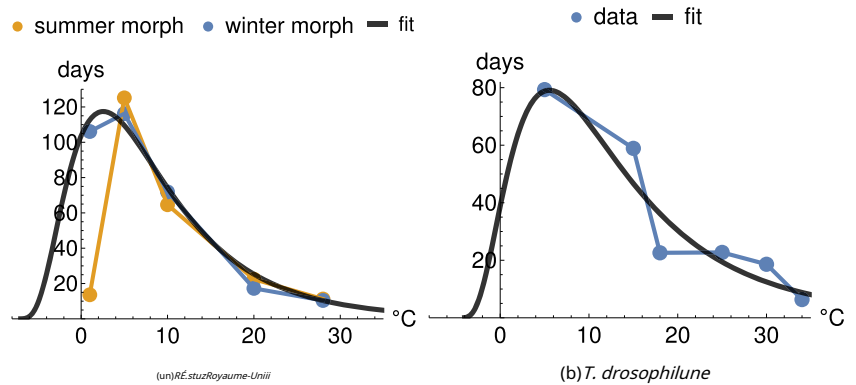
Les simulations correspondantes sur les panneaux de gauche et de droite diffèrent quelque peu : avec la température réellement observée (côté droit), *T. drosophiles* atteint des densités plus faibles et a un effet moindre sur la *D. sukuzii* population. Néanmoins, les schémas de déplacement de haut en bas sont extrêmement similaires entre les deux colonnes : la libération de parasitoïdes le 1er avril a un effet moindre sur la population hôte que la libération de parasitoïdes le 1er juin, cette dernière réduisant le pic des adultes *D. sukuzii* densité d'environ 30 à 50 % et raccourcissant le temps *D. sukuzii* est à haute densité. Les densités de juvéniles parasitoïdes culminent dans tous les scénarios de lâcher entre août et septembre.

Les mêmes tracés sont répétés sur la Fig. 9 en échelle logarithmique pour montrer la dynamique de la population au début de l'année. Dans ce chiffre, *D. sukuzii* les juvéniles apparaissent en avril, et *T. drosophiles* les juvéniles apparaissent entre mai et juin, avec une différence relativement faible entre le début et la fin

**Figure 4** Fécondités quotidiennes



**Figure 5** Durée moyenne de la vie adulte de *D. suzukii* et *T. drosophilae*



scénarios de sortie. La figure offre et explique pourquoi les premiers lâchers de parasitoïdes étaient moins efficaces que les derniers : au moment des premiers lâchers en avril, il n'y avait pas *D. suzukii* pupes présentes dans la population simulée ; ainsi, les populations de parasitoïdes adultes ont décliné sans se reproduire car ils n'avaient pas d'hôtes. Au moment des lâchers tardifs en juin, les pupes hôtes étaient présentes et les adultes ont donc pu initier avec succès une population croissante de parasitoïdes.

Afin de comparer différents scénarios de libération de parasitoïdes, nous mesurons le succès d'une intervention à travers le *D. suzukii* « indice d'infestation », qui est proportionnel à la *D. suzukii* œufs pondus au cours de l'année. Un faible indice d'infestation est supposé indiquer une intervention réussie. Nous avons également expérimenté une mesure alternative d'infestation, visant à évaluer les dommages causés aux fruits mûrissants, et les résultats obtenus avec l'une ou l'autre mesure sont très similaires.

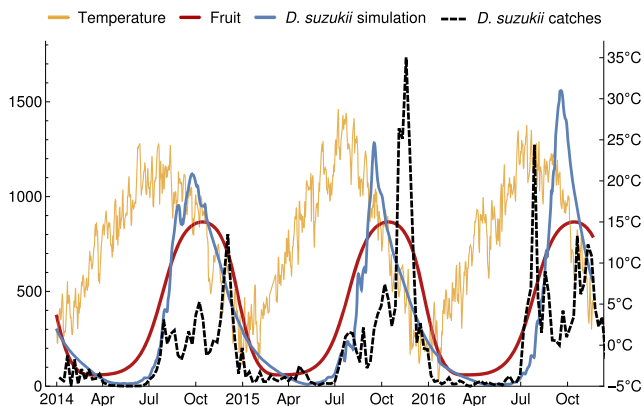
Chiffre dix montre les effets de différents scénarios de libération de parasitoïdes en termes de "toute l'année *D. suzukii* indice d'infestation » par rapport au scénario sans intervention. Les scénarios diffèrent par la quantité de parasitoïdes libérés et par la durée pendant laquelle le lâcher est effectué. La quantité totale de parasitoïdes libérés correspond à

0,05, 0,2 et 1 % de la densité maximale *D. suzukii* adultes atteints sans intervention parasitoïde. La durée de l'introduction varie d'un événement unique à 120 jours. Afin d'obtenir des résultats plus généraux, nous considérons le cas d'une courbe de température sinusoïdale.

L'indice d'infestation le plus bas a été obtenu en lâchant les parasitoïdes début juin, correspondant au moment où la *D. suzukii* population commence à croître. Le moment optimal ne dépend pas de la quantité de parasitoïdes libérés, ce qui affecte cependant fortement l'impact de l'intervention. Une seule libération de parasitoïdes au moment optimal est légèrement plus efficace que la libération continue de la même quantité de parasitoïdes sur une période prolongée centrée autour de cette date ; cependant, seule une très longue période de libération (plusieurs mois) diminue considérablement le succès. D'autre part, une libération continue augmente la tolérance envers un timing sous-optimal.

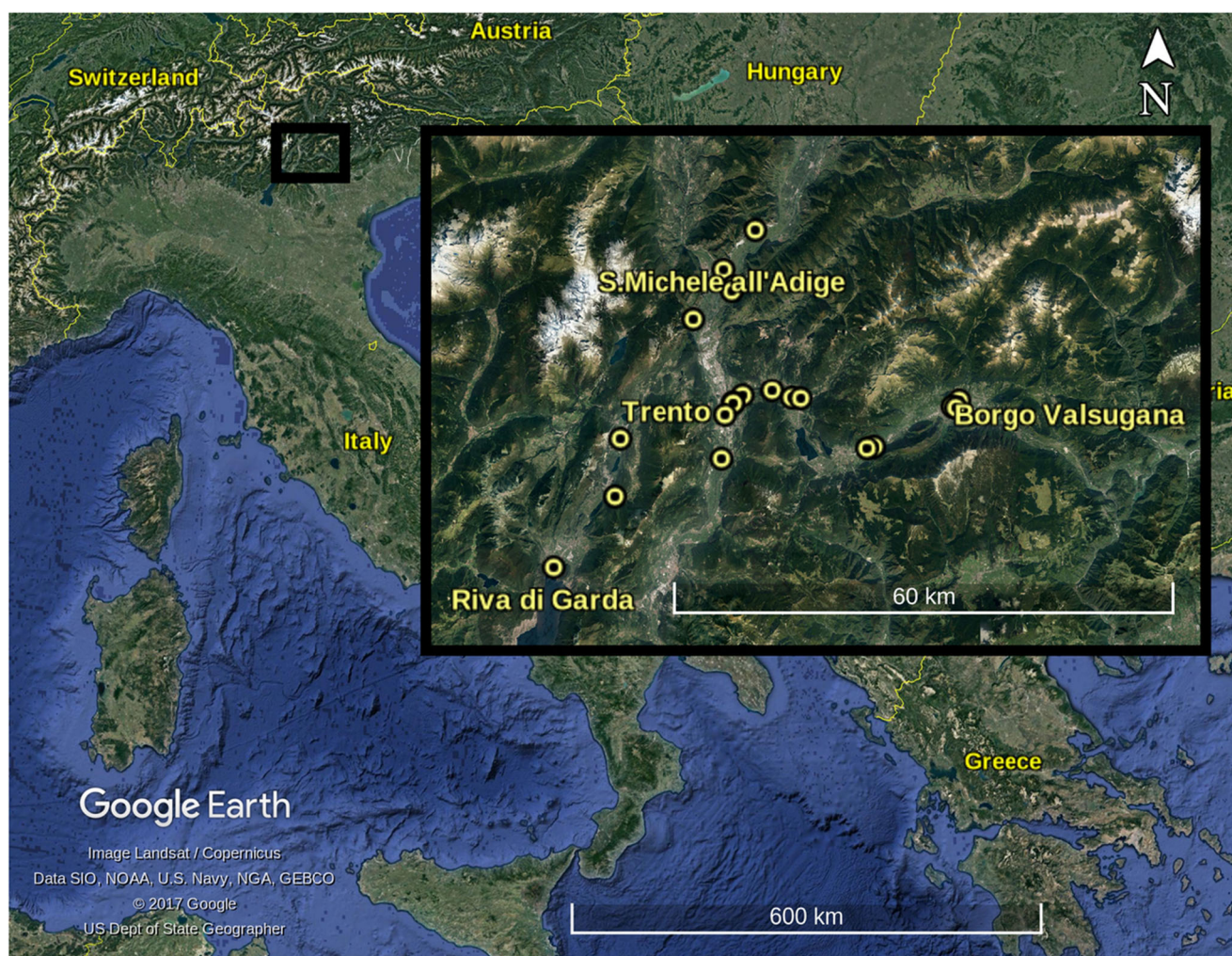
En figure 11, nous examinons le moment optimal de libération des parasitoïdes avec des courbes de température réalistes, qui sont créées en interpolant la température moyenne quotidienne à S. Michele all'Adige de 2014 à 2016. En plus de tester à quel point le moment optimal de libération des parasitoïdes change entre les années, nous testons si le moment optimal est influencé par nos hypothèses sur la survie hivernale de *D. suzukii*.

Le côté gauche de la figure montre des simulations de *D. suzukii* sans introduire le parasitoïde. Les parcelles correspondent à trois scénarios différents concernant l'hivernage : survie hivernale élevée, moyenne et faible. Pour la haute survie hivernale, les densités de population en début d'année sont celles de la fin de l'année précédente. Cela correspond à l'hypothèse d'hivernage dans les autres figures. Cependant, on sait peu de choses sur le nombre *D. suzukii* adultes survivent à l'hiver, et la survie pourrait être inférieure à celle prévue par notre modèle (pour plus de détails, voir le « Discussion »). Ainsi, nous essayons des scénarios avec une survie hivernale moyenne et faible, où nous réduisons la *D. suzukii* densité d'adultes en début d'année à 25 et 5% de la densité de l'année précédente. Pour que toutes les simulations correspondent à l'apparition annuelle de la *D. suzukii* croissance démographique, nous



**Figure 6** Simulé *D. suzukii* taille de la population adulte, moyenne *D. suzukii* captures de pièges et température quotidienne moyenne de S. Michele all'Adige, province de Trente, Italie, de 2014 à 2016





**Figure 7D.** *suzuki* placement de pièges dans la province de Trente de 2014 à 2016

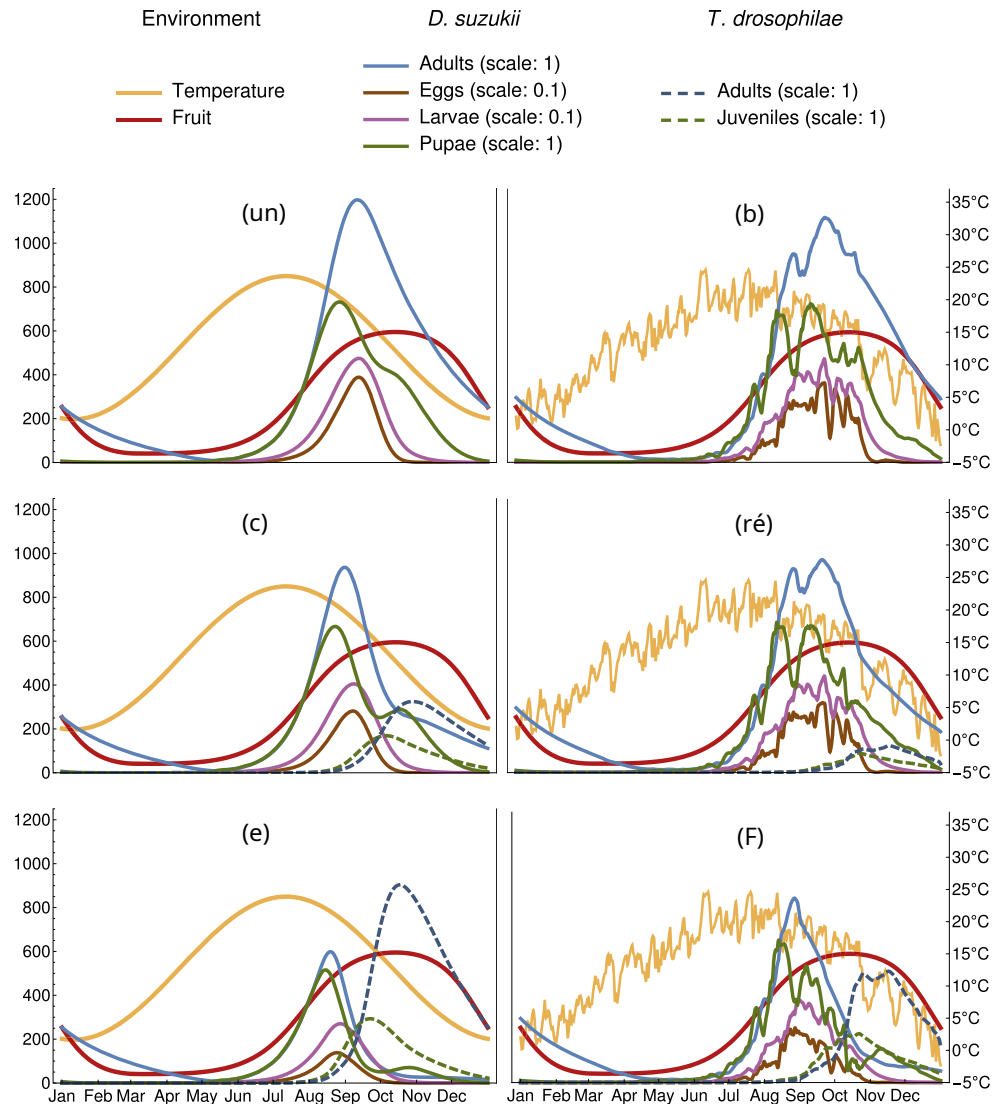
Ajuste le *D. suzukii* taux d'attaque séparément pour chaque scénario ( $a_{UN}=2, 4$  et  $10$  pour la survie hivernale élevée, moyenne et faible, respectivement).

Sur le côté droit de la figure, nous étudions comment le moment de la libération d'un seul parasitoïde affecte le succès de l'intervention dans les différentes années et scénarios. Le nombre de parasitoïdes introduits équivaut à  $0,2\%$  du maximum *D. suzukii* densité d'adultes obtenue pour 2014 avec une survie hivernale élevée. La date de sortie optimale se situe autour de début juin, et il y a peu de différence entre les différentes années. De plus, l'hypothèse sur la survie hivernale n'a pas d'effet clair sur le moment optimal de lâcher; par la présente, il est important de noter que la survie hivernale et *D. suzukii* taux d'attaque ont été équilibrés pour correspondre aux données de capture observées. Sans ajustement du modèle, l'un ou l'autre facteur pourrait bien sûr entraîner des réponses différentes.

En figure.12, nous étudions l'influence du temps de maturation des fruits dans notre modèle. A cet effet, la fonction fruit utilisée pour les autres simulations est décalée de  $+30, 0, -30$ ,

$-60$ , et  $-90$  jours. Pour la courbe de température, nous utilisons l'ajustement sinusoïdal générique décrit précédemment. L'intrigue montre des adultes *D. suzukii* densités sans lâcher de parasitoïdes, et l'impact d'une seule intervention de parasitoïde en fonction de la date de lâcher. La quantité de parasitoïdes libérés correspond à  $0,2\%$  de la dose maximale *D. suzukii* densité d'adultes atteinte sans intervention (et fonction du fruit non décalée). Les simulations montrent que la disponibilité précoce des fruits peut déclencher plus tôt *D. suzukii* croissance et des densités de population maximales plus élevées. Cependant, à un moment donné, la disponibilité précoce des fruits n'anticipe pas davantage *D. suzukii* croissance, suggérant que la basse température devient le facteur limitant. La date optimale de libération des parasitoïdes n'est anticipée que légèrement avec une disponibilité des fruits plus précoce. Cela suggère qu'au début de l'année, les performances du parasitoïde lui-même sont limitées par la basse température. Pour le dernier scénario, la disponibilité des fruits est décalée vers la fin de saison. Comme prévu, cela retarde *D. suzukii* croissance et le moment optimal de libération des parasitoïdes. Outre

**Figure 8** Simulé *D. suzukii* taille de la population sans (un, b) et avec des parasitoïdes introduits le 1er avril (c, ré) et 1 juin (e, F). Les figures un, c, et e (à gauche) ont été créées à l'aide de la courbe de température sinusoïdale et b, ré, et F (à droite) en interpolant les températures moyennes quotidiennes. Les courbes ont été créées à partir des données météorologiques initialement collectées en 2014 à S. Michele all'Adige à 228 m d'altitude, province de Trente, Italie. Le nombre de parasitoïdes relâchés correspond à 0,1% de la valeur maximale *D. suzukii* taille de la population adulte atteinte dans les simulations sans intervention



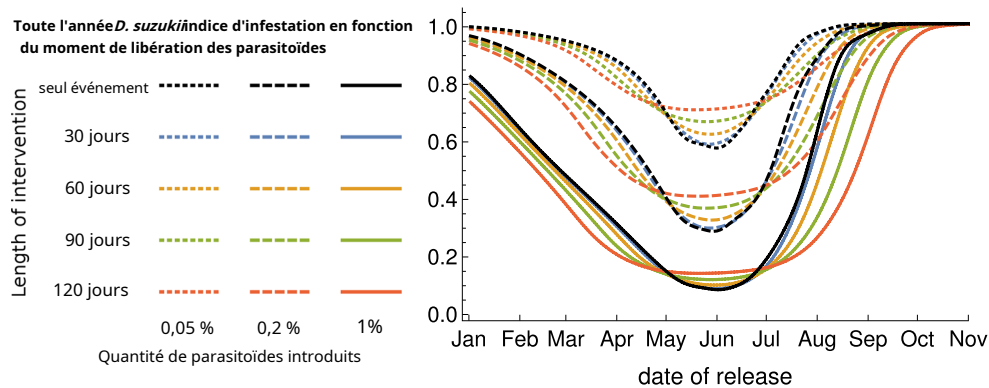
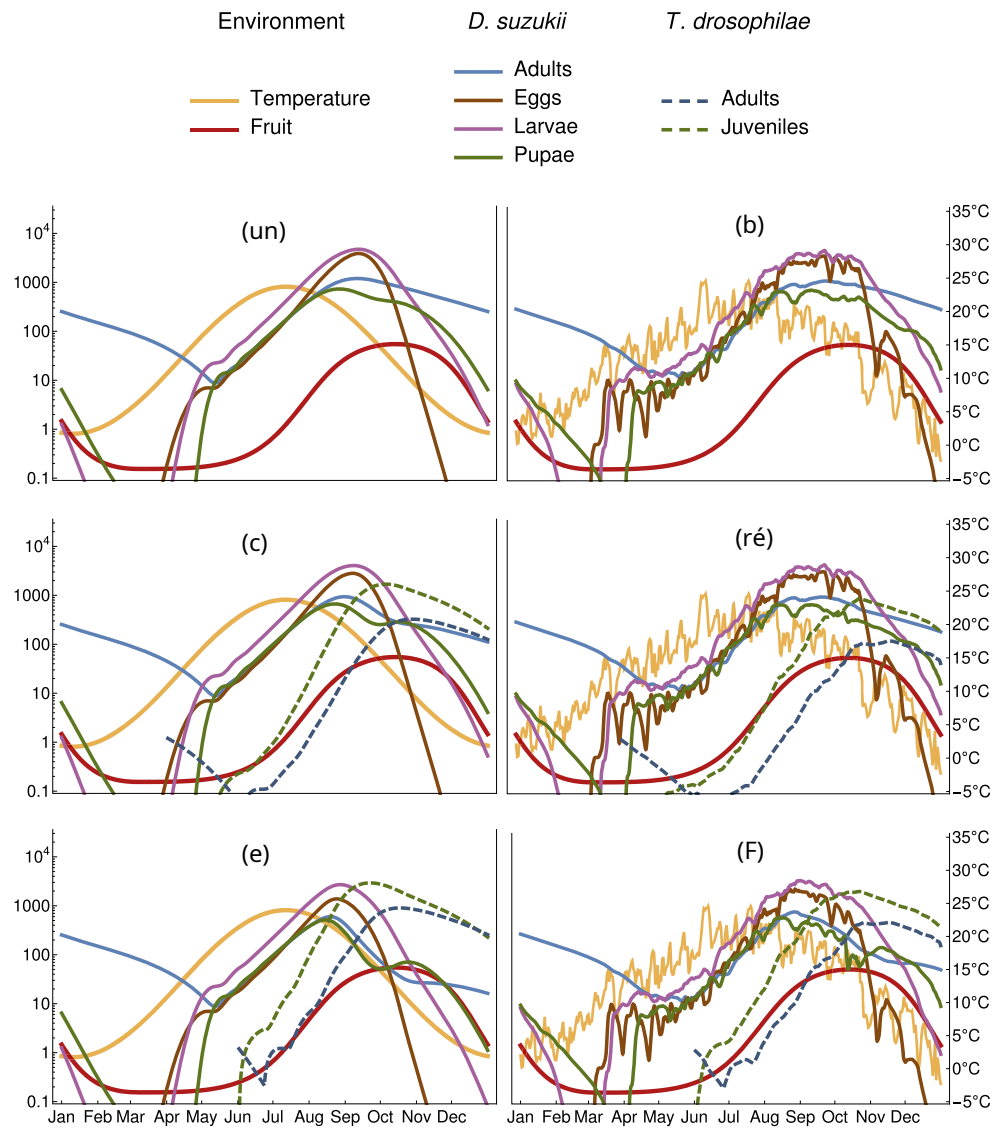
que, maximale *D. suzukii* les niveaux de population sont plus faibles et le parasitoïde est moins efficace parce que les deux espèces ne peuvent pas accumuler de fortes densités aussi tard dans l'année.

## Discussion

Nos résultats suggèrent que le succès d'une stratégie de lutte biologique de *D. suzukii* au moyen du parasitoïde nymphal *T. drosophila* dépend fortement du moment où les parasitoïdes sont relâchés. Avec nos hypothèses sur la disponibilité des fruits et le climat de la province de Trente (nord de l'Italie), le moment optimal de libération est estimé entre la fin du printemps et le début de l'été, lorsque le *D. suzukii* la population commence à croître selon le modèle. Des simulations de la dynamique des populations et les principaux résultats sur le moment des interventions parasitoïdes peuvent être vus dans les Figs. 6, 7, 8, 9, dix, 11, et 12.

Généralement, choisir le bon moment pour une intervention parasitoïde consiste à trouver un équilibre entre une libération précoce et une libération tardive. D'une part, l'intervention doit être suffisamment tardive dans la saison pour que *D. suzukii* a commencé à se reproduire puisque seul le stade nymphal est attaqué par le parasitoïde. En revanche, l'intervention doit être suffisamment précoce pour augmenter la densité de parasitoïdes et décimer *D. suzukii* population avant que les cultures ne deviennent sensibles. Une intervention précoce pourrait éventuellement bénéficier d'un effet de « goulot d'étranglement » en intervenant lorsque la population de ravageurs a une faible densité. Pour d'autres méthodes de contrôle basées sur les pesticides, une telle intervention précoce a été suggérée comme étant efficace déjà de la fin de l'hiver au début du printemps (Rossi Stacconi et al. 2016). Cependant, nos simulations ne confirment pas que des interventions précoces peuvent être efficaces pour le contrôle biologique avec des parasitoïdes. L'explication est que les parasitoïdes, contrairement aux pesticides, ont besoin de conditions suffisamment chaudes et ne ciblent qu'un juvénile.

**Figure 9** Simulations de différents scénarios de libération de parasitoïdes. Les tracés sont les mêmes que sur la Fig. 8, mais les densités de population sont présentées sur une échelle logarithmique

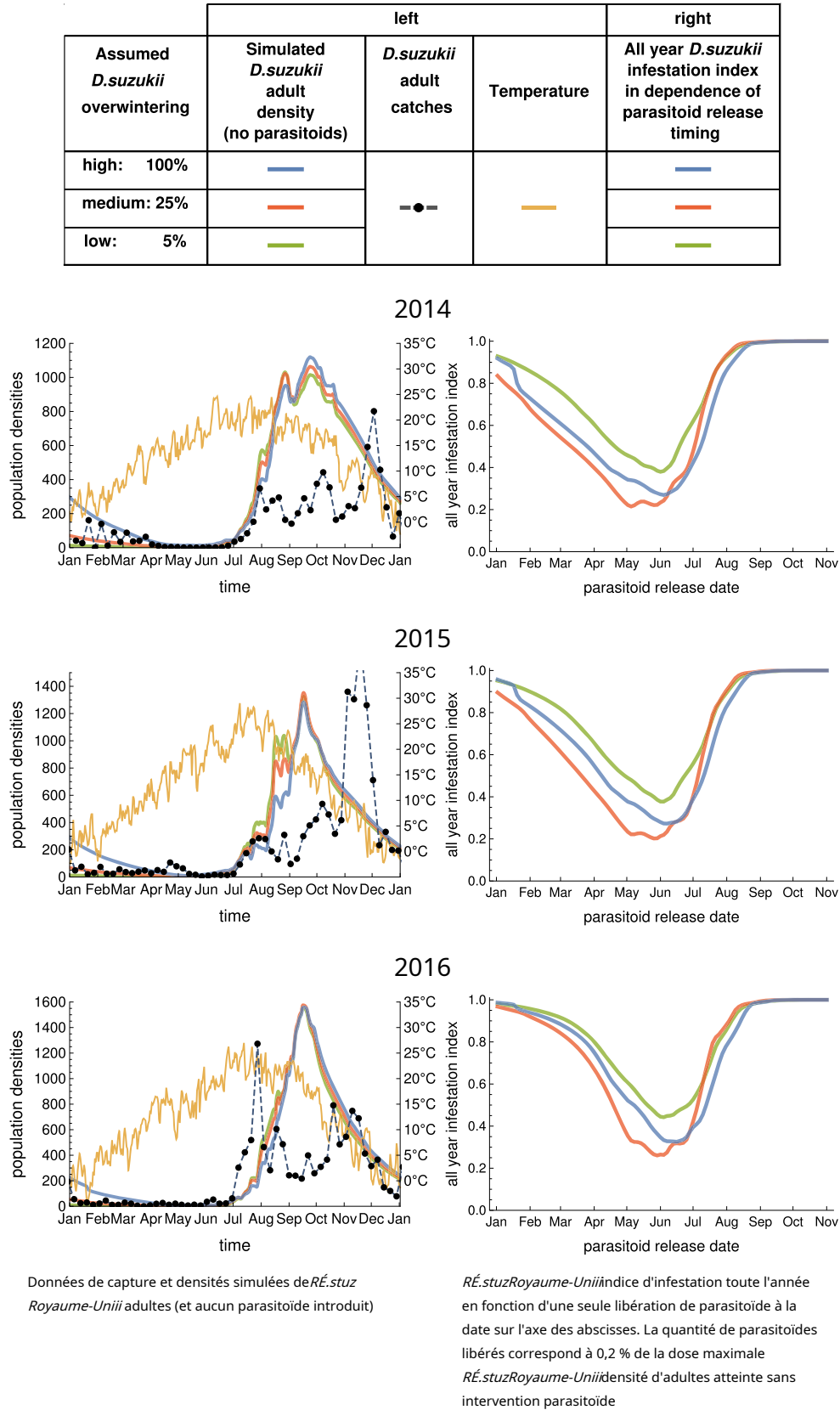


**Figure 10** Effet du moment de l'introduction des parasitoïdes et de la quantité de parasitoïdes introduits sur toute l'année *D. suzukii* indice d'infestation (qui est proportionnel à la quantité totale de *D. suzukii* œufs pondus au cours de l'année). Les lignes pointillées, pointillées et droites correspondent à une introduction globale de 0,05, 0,2 et 1 % de parasitoïdes par rapport au maximum annuel de *D. suzukii* adultes atteints sans intervention parasitoïde.

Les lignes noires correspondent à un scénario où tous les parasitoïdes sont lâchés lors d'un seul événement à la date indiquée sur l'axe. Les autres lignes correspondent à une libération de parasitoïdes également répartie autour de la date du X-axe pendant 30, 60, 90 et 120 jours. La courbe de température sous-jacente est l'ajustement sinusoidal générique utilisé avant

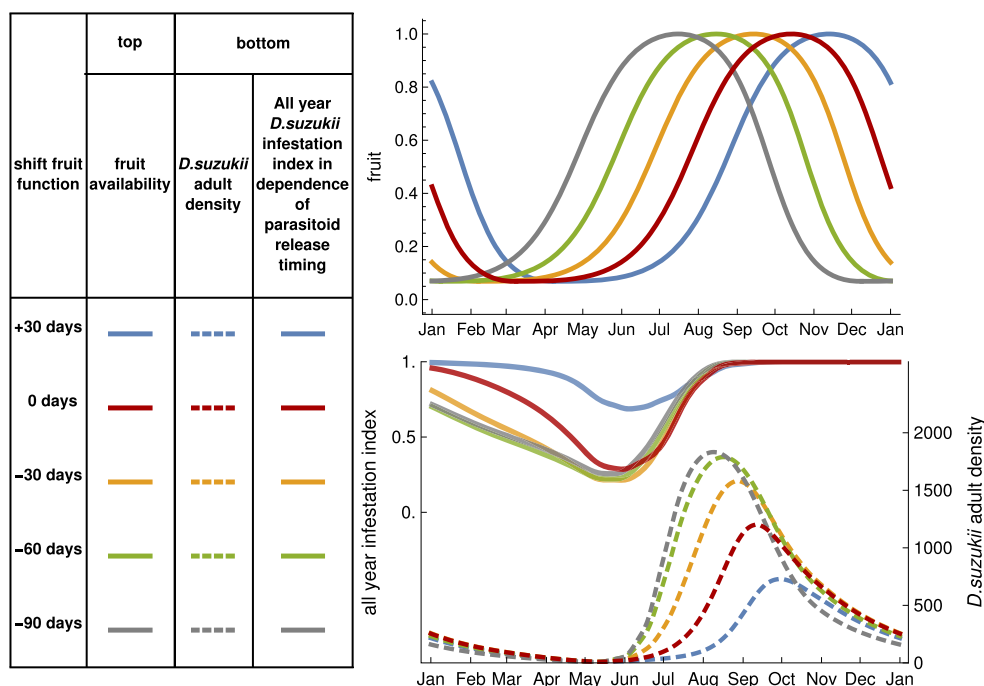


**Figure 11** Simulations avec des données de température moyenne quotidienne des années 2014-2016. La gauche: simulé *D. suzukii* densités d'adultes et données de capture. A droite : succès d'un parasitoïde intervention en fonction de son timing. Trois scénarios de survie hivernale sont simulés : une survie élevée, moyenne et faible correspond à un début d'année avec 100, 25 et 5 % de la *D. suzukii* adultes à la fin de l'année précédente (sans intervention parasitoïde). Pour chaque scénario de survie, le *D. suzukii* taux d'attaque *aumest* ajusté de manière à ce que les simulations correspondent approximativement au début des données de capture



**Figure 12** Simulations avec différents temps de maturation des fruits (obtenus en décalant la fonction du fruit vers l'avant et vers l'arrière dans le temps). Parcelle supérieure : disponibilité des fruits. Parcelle inférieure : adulte *D. suzukii* densité de population sans intervention, et toute l'année *D. suzukii* indice d'infestation en fonction du moment de la libération d'un seul parasitoïde (sur le X-axe). La quantité de parasitoïdes libérés correspond à 0,2 % de la dose maximale *D. suzukii* densité d'adultes atteinte sans intervention parasitoïde et le fruit non décalé

une fonction. La courbe de température sous-jacente est l'ajustement sinusoïdal générique utilisé avant



stade de l'espèce nuisible, qui n'est présent qu'après le début de la reproduction de la population (Wiman et al. 2016). Pourtant, la libération précoce de parasitoïdes a été testée sur le terrain (Rossi Stacconi et al. 2018) et il a entraîné une augmentation de la proportion de parasités *D. suzukii* juvéniles tout au long de la saison. Une version ultérieure, comme le suggère notre modèle, n'a pas encore été testée sur le terrain à notre connaissance. Une telle expérience serait essentielle pour valider ou rejeter nos attentes, puisque le modèle ne peut être qu'une image simplifiée de la réalité et qu'il repose sur une série d'hypothèses — qui dépendent aussi de facteurs locaux. Dans ce qui suit, nous discuterons de certaines hypothèses clés et de leurs implications possibles.

Notre modèle a été ajusté avec *D. suzukii* données de capture du nord de l'Italie, où le ravageur cause de graves dommages à la production fruitière locale. En comparant les données de capture et la simulation du modèle dans la Fig. 6, nous voyons que les schémas temporels globaux coïncident mais que les captures sont inférieures aux simulations en été et supérieures en automne. Cela pourrait indiquer certains problèmes avec notre modèle, mais nous pensons que l'une des raisons importantes de cette différence est simplement que les données de capture ne représentent pas les densités de population de manière égale sur toute l'année, c'est-à-dire que les pièges appâtés au vinaigre peuvent être moins attractifs en été lorsque l'abondance des fruits est élevée. En effet, l'analyse des captures hebdomadaires dans les vergers montre généralement un nombre plus élevé d'adultes après la récolte (Rossi Stacconi et al. 2016). Nous jugeons globalement le modèle assez réaliste, puisqu'il reproduit bien le début de l'année *RE*.

*Suzuki* épidémie - qui semble être l'événement le plus important pour chronométrer l'intervention parasitoïde.

*D. suzukii* est un ravageur fortement saisonnier en raison de la saisonnalité de son environnement. Notre modèle tient compte de deux facteurs environnementaux : la température et la disponibilité de fruits adaptés. Nous avons choisi ces facteurs parce qu'ils sont des influences clés et parce qu'ils suivent des tendances saisonnières claires. D'autres facteurs encore peuvent influencer les populations, par exemple le vent, la pluie et l'humidité (Tochen et al. 2016). Des expériences supplémentaires pourraient aider à comprendre leur pertinence et à affiner les futurs modèles.

Pour la plupart des simulations, nous avons estimé la disponibilité des fruits par le nombre d'espèces végétales portant des fruits appropriés. Cela pourrait non seulement mal estimer le nombre total de fruits, mais cela ne représente également qu'un seul scénario possible. Nos simulations supplémentaires pour des cultures avec des temps de maturation différents montrent qu'une disponibilité plus précoce des fruits peut anticiper le moment optimal pour la libération du parasitoïde jusqu'à la mi-mai, lorsque les températures deviennent propices à la reproduction de *D. suzukii* et *T. drosophiles*; voir les courbes de tolérance de la Fig. 4. De même, la maturation tardive des fruits entraîne un moment de libération optimal plus tardif, mais également une diminution de la taille maximale de la population des deux espèces car les basses températures en automne limitent leur reproduction.

Pour toutes les simulations, nous avons utilisé la température mesurée à S. Michele all'Adige dans le nord de l'Italie à 228 m d'altitude. Cela représente une région fortement affectée par *D. suzukii*, mais le ravageur est connu pour prospérer dans une large gamme de climats

(Asplen et al. 2015). Ainsi, nos résultats doivent être interprétés avec prudence lors de l'examen d'un autre emplacement. Généralement, une bonne stratégie pourrait consister à relâcher les parasitoïdes lorsque la *D. suzukii* population commence à croître, mais des simulations personnalisées pourraient aider à comprendre des scénarios spécifiques.

Nous supposons également, par souci de simplicité, que l'environnement est homogène et affecte tous les individus de la même manière. Dans la nature cependant, l'environnement est hétérogène à de nombreuses échelles. Par exemple, les individus peuvent éviter les températures extrêmes en s'abritant sous des tas de feuilles ou en effectuant des migrations saisonnières entre différentes altitudes, ce qui est une autre explication possible du faible nombre inattendu de captures en été (Tait et al. 2016; Rossi Stacconi et al. 2016). De même, les ressources sont distribuées de manière hétérogène dans le temps et dans l'espace (c'est-à-dire, les fruits à travers différentes communautés végétales et leurs temps de maturation individuels comme discuté précédemment). Notez que les données de capture présentées à la Fig. 6 correspond aux captures moyennes des pièges à différents endroits, tandis que les pièges simples montreraient une variation beaucoup plus forte en raison de l'hétérogénéité spatiale des populations. De toute évidence, la présence locale du ravageur détermine le moment optimal de libération des parasitoïdes. Une question intéressante est de savoir si la propagation de *D. suzukii* peut être limité efficacement en début de saison en intervenant au niveau d'une population source, c'est-à-dire à proximité de l'habitat d'hivernage (Klick et al. 2016). Afin de répondre à ces questions, un modèle (stochastique) spatialement structuré pourrait être utile.

Comprendre le chemin *D. suzukii* hiverne est la clé du succès de son contrôle (Rossi Stacconi et al. 2016). Outre la migration saisonnière, les recherches actuelles ont révélé une forme hivernale spécialement adaptée avec une tolérance largement accrue aux basses températures au prix d'une fécondité réduite (Kaçar et al. 2015; Shearer et al. 2016; Grassi et al. 2017). La forme est induite par des températures froides pendant le développement des juvéniles en automne (Toxopeus et al. 2016), et les mouches de cette forme pourraient se reproduire au printemps, donnant naissance à la première nouvelle génération (Rossi Stacconi et al. 2016). Il existe des données sur la tolérance à la température des deux morphes (Shearer et al. 2016), mais aucune information quantitative n'est disponible sur la fécondité de la forme hivernale ou sur les signaux environnementaux pour passer d'une forme à l'autre. Afin de toujours saisir la large tolérance de température de *D. suzukii*, nous avons simplement supposé que l'ensemble de la population est toujours adapté à l'environnement actuel. Bien que cette méthode permette de simuler la dynamique sur plusieurs années, elle pourrait surestimer la survie hivernale puisque les individus s'adaptent au cours de leur stade larvaire et que les adultes inadaptés meurent lorsque les températures chutent. Pour tester l'influence de nos hypothèses, nous avons simulé des scénarios alternatifs avec une survie hivernale plus faible et une reproduction plus forte. Ces simulations ne suggèrent aucun effet clair sur les résultats, mais encore plus d'informations sur la survie, la fécondité et la transition des

les différentes morphes pourraient aider à comprendre la dynamique des populations de *D. suzukii* et les meilleurs moments pour les efforts de contrôle.

Les paramètres pour les deux espèces ont été tirés de diverses expériences rapportées dans la littérature. De telles expériences dépendent de différents facteurs dans leur configuration, et différentes souches d'insectes peuvent se comporter différemment. Un paramètre particulièrement critique est le « taux d'attaque des parasitoïdes », qui, contrairement à la fécondité journalière maximale, est difficile à estimer expérimentalement. Comme nous ne pouvions que deviner grossièrement ce paramètre, nous avons effectué une analyse de sensibilité sur son impact. Selon cette analyse, une valeur plus élevée pour ce paramètre pourrait justifier un lâcher de parasitoïdes un peu plus précoce (voir matériel complémentaire). L'effet est limité, mais des expériences supplémentaires pour déterminer ce paramètre et d'autres pourraient aider à affiner notre analyse.

Dans notre modèle, nous négligeons le réseau écologique complexe dans lequel les deux espèces sont intégrées. Ceux-ci comprennent divers prédateurs, parasitoïdes et autres drosophiles qui peuvent être infestés par *T. drosophiles*. Ces troisièmes espèces peuvent avoir un large éventail d'effets sur les populations et d'éventuels efforts de contrôle. Par exemple, des hôtes supplémentaires pour le parasitoïde peuvent être désavantageux lorsqu'ils diluent les attaques de parasitoïdes sur d'autres hôtes, ou bénéfiques en aidant à augmenter la densité de parasitoïdes. Si dans cet exemple, des hôtes supplémentaires se reproduisent plus tôt dans la saison que *D. suzukii*, ceux-ci pourraient justifier un lâcher plus précoce afin d'augmenter les densités de parasitoïdes au champ. Il semble difficile de tirer des conclusions générales sur l'impact d'autres espèces, mais des cas spécifiques pourraient être analysés à l'appui de simulations qui étendent notre approche à d'autres espèces.

Dans cette analyse, nous nous sommes concentrés sur le parasitoïde pupal *T. drosophiles*, qui n'est cependant pas la seule guêpe parasitoïde connue pour attaquer *D. suzukii*. D'autres parasitoïdes comprennent des espèces résidant dans la zone d'origine de *D. suzukii* (Mitsui et al. 2007), ainsi que des espèces résidant dans les zones nouvellement envahies (Rossi Stacconi et al. 2015). Il n'était pas dans le cadre de ce travail de comparer l'efficacité de différents parasitoïdes, ni d'examiner si une seule espèce ou plusieurs espèces devraient être introduites. Cependant, nous pensons que nos découvertes peuvent être largement transférées à d'autres guêpes parasitoïdes, car elles ont des besoins similaires sur l'environnement. Cela inclut également les parasitoïdes attaquant d'autres stades juvéniles que les pupes, puisque les différents stades juvéniles apparaissent sur le terrain pratiquement en même temps lorsque *D. suzukii* se reproduit.

Notre modèle est un exemple de dynamique consommateur-ressource de populations structurées par stades. De tels systèmes peuvent conduire à une variété de dynamiques, comme discuté dans la monographie de De Ros et al. (2013). Ce qui rend notre système particulier, c'est la saisonnalité de l'environnement. Nos résultats soulignent que pour comprendre les schémas saisonniers de ces systèmes, il faut être conscient des effets directs de l'environnement (par exemple, sur la fécondité, la mortalité et le développement), ainsi que

effets indirects via la structure par stade des populations (par exemple, la prévalence du stade juvénile vulnérable de *D. suzukii*).

En résumé, nous pensons que la présente analyse donne des informations utiles pour concevoir des stratégies optimales de libération de parasitoïdes. Cependant, seule l'expérience peut valider nos prédictions. Les premières expériences de terrain ont été obtenues par Rossi Stacconi et al. (2018) en Italie, et d'autres essais sont prévus aux États-Unis (VW—communication personnelle). Les outils développés dans nos travaux peuvent être utiles pour comprendre les résultats de telles expériences. Nous espérons que notre étude contribuera à améliorer la gestion intégrée des ravageurs des *D. suzukii*.

**Remerciements** Nous remercions l'éditeur et deux relecteurs anonymes qui ont contribué à l'amélioration de ce manuscrit. Nous remercions également Gabriella Tait pour avoir fourni des données inédites qui ont aidé à comprendre la dynamique de *Drosophila suzukii* population de la province de Trente.

**Les contributions de l'auteur** FP et AP ont formalisé le modèle mathématique ; MVRS, GA, AG et VW ont fourni le contexte biologique ; FP a exécuté toutes les simulations. Tous les auteurs ont contribué de manière critique aux ébauches et ont donné leur approbation finale pour la publication.

**Informations sur le financement** Ce travail a été financé par la Province autonome de Trente (Italie), Fonds de recherche pour Grandi Progetti, Projet LEXEM (Laboratoire d'excellence pour l'épidémiologie et la modélisation, <http://www.lexem.eu>).

## Références

- Amiresmaeli N (2017) Développer des cadres pour identifier les agents de lutte biologique contre *Drosophila suzukii* en Lombardie Italie. Thèse de doctorat, Università degli studi di Milano
- Asplen MK, Anfora G, Biondi A, Choi DS, Chu D, Daane KM, Gibert P, Gutierrez AP, Hoelmer KA, Hutchison WD et al (2015) Biologie de l'invasion de la drosophile à ailes tachetées (*Drosophila suzukii*): une perspective globale et les priorités futures. *J Pest Sci* 88(3):469–494
- Atallah J, Teixeira L, Salazar R, Zaragoza R, Kopp A (2014) fabrication d'un ravageur: l'évolution d'un ovipositeur pénétrant dans les fruits chez *Drosophila suzukii* et les espèces apparentées. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 281(1781):20132,840
- Bolda MP, Goodhue RE, Zalom FG (2010) *Drosophila* à ailes tachetées : l'impact économique potentiel d'un organisme nuisible nouvellement établi. *Mise à jour sur l'économie de l'agriculture et des ressources* 13(3):5–8
- Calabria G, Máca J, Bächli G, Serra L, Pascual M (2012) Première signalements de l'espèce potentiellement nuisible *Drosophila suzukii* (Diptera : Drosophilidae) en Europe. *J Appl Entomol* 136(1-2):139–147
- Chabert S, Allemand R, Poyet M, Eslin P, Gibert P (2012) de parasitoïdes européens (Hymenoptera) pour lutter contre un nouveau ravageur asiatique envahissant, *Drosophila suzukii*. *Contrôle biologique* 63(1):40–47
- Cini A, Ioriatti C, Anfora G et al (2012) Un examen de l'invasion de *Drosophila suzukii* en Europe et un projet de programme de recherche pour la lutte intégrée contre les ravageurs. *Bulletin d'Insectologie* 65(1):149–160
- Cini A, Anfora G, Escudero-Colomar L, Grassi A, Santosuoso U, Seljak G, Papini A (2014) Suivi de l'invasion du ravageur exotique des fruits *Drosophila suzukii* en Europe. *J Pest Sci* 87(4):559–566
- Crowder DW (2007) Impact des taux de libération sur l'efficacité des agents de lutte biologique augmentative. *J Insect Sci* 7(1):15
- Daane KM, Wang XG, Biondi A, Miller B, Miller JC, Riedl H, Shearer PW, Guerrieri E, Giorgini M, Buffington M et al (2016) Première exploration des parasitoïdes de *Drosophila suzukii* en Corée du Sud en tant qu'agents biologiques classiques potentiels. *J Pest Sci* 89(3):823–835
- De Ros G, Anfora G, Grassi A, Ioriatti C (2013) Le potentiel impact économique de *Drosophila suzukii* sur la production de petits fruits dans le Trentin (Italie). *OILB-WPRS Bull* 91:317–321
- Deprá M, Poppe JL, Schmitz HJ, De Toni DC, Valente VL (2014) premiers signalements du ravageur envahissant *Drosophila suzukii* sur le continent sud-américain. *J Pest Sci* 87(3):379–383
- Elsensohn JE, Loeb GM (2018) Rendements de l'échantillonnage des hôtes non cultivés aperçu de la dynamique des populations à petite échelle de drosophile *suzukii* (matsumura). *Insectes* 9(1):5
- Emiljanowicz LM, Ryan GD, Langille A, Newman J (2014) Développement, rendement reproducteur et croissance de la population de la mouche des fruits *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) sous régime artificiel. *J Econ Entomol* 107(4):1392–1398
- Ewing DA, Cobbold CA, Purse B, Nunn M, White SM (2016) Modélisation de l'effet de la température sur la dynamique saisonnière des populations de moustiques tempérés. *J Theor Biol* 400: 65–79
- Fraimout A, Debat V, Fellous S, Hufbauer RA, Foucaud J, Pudlo P, Marin JM, Price DK, Cattel J, Chen X et al (2017) Déchiffrer les voies d'invasion de la drosophile *suzukii* au moyen de la forêt aléatoire ABC. *Mol Biol Evol* 34(4):980
- Gabarra R, Riudavets J, Rodríguez GA, Pujade-Villar J, Arnó J (2015) Perspectives pour le contrôle biologique de *Drosophila suzukii*. *Lutte biologique* 60(3):331–339
- Garay J, Sebestyén Z, Varga Z, Gámez M, Torres A, Belda JE, Cabello T (2015) Un nouveau modèle dynamique à plusieurs étapes pour le contrôle biologique illustré par le système hôte-parasitoïde *Spodoptera exigua*-*Chelonus oculator*. *J Pest Sci* 88(2):343–358
- Grassi A, Gottardello A, Dalton DT, Tait G, Rendon D, Ioriatti C, Gibeau D, Rossi Stacconi MV, Walton VM (2017) Biologie reproductive saisonnière de la drosophile *suzukii* (Diptères : Drosophilidae) dans les climats tempérés. *Entomologie environnementale*
- Hamby KA, Bellamy DE, Chiu JC, Lee JC, Walton VM, Wiman NG, York RM, Biondi A (2016) Facteurs biotiques et abiotiques ayant un impact sur le développement, le comportement, la phénologie et la biologie reproductive de *Drosophila suzukii*. *J Pest Sci* 89(3):605–619
- Hauser M (2011) Un récit historique de l'invasion de la drosophile *suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) aux États-Unis continentaux, avec des remarques sur leur identification. *Lutte antiparasitaire Sci* 67(11):1352–1357
- Haye T, Girod P, Cuthbertson A, Wang X, Daane K, Hoelmer K, Baroffio C, Zhang J, Desneux N (2016) Tactiques IPM SWD actuelles et leur mise en œuvre pratique dans les cultures fruitières dans différentes régions du monde. *J Pest Sci* 89(3):643–651
- Kaçar G, Xg Wang, Stewart TJ, Daane KM (2015) Hivernage la survie de *Drosophila suzukii* (Diptera : Drosophilidae) et l'effet de la nourriture sur la survie des adultes dans la vallée de San Joaquin en Californie. *Environ Entomol* 45(4):763–771
- Karageorgi M, Bräcker LB, Lebreton S, Minervino C, Cavey M, Siju K, Kadow ICG, Gompel N, Prud'homme B (2017) L'évolution de plusieurs systèmes sensoriels entraîne un nouveau comportement de ponte chez le ravageur des fruits *Drosophila suzukii*. *Curr Biol* 27(6):847–853
- Kenis M, Tonina L, Eschen R, van der Sluis B, Sancassani M, Mori N, Haye T, Helsen H (2016) Plantes non cultivées utilisées comme hôtes par *Drosophila suzukii*. *J Pest Sci* 89(3):735–748
- Klick J, Yang W, Walton V, Dalton D, Hagler J, Dreves A, Lee J, Bruck D (2016) Distribution et activité de *Drosophila suzukii* dans le framboisier cultivé et la végétation environnante. *Chin J Appl Entomol* 140(1-2):37–46
- Knoll V, Ellenbroek T, Romeis J, Collatz J (2017) Saisonnier et présence régionale des parasitoïdes hyménoptères de *Drosophila* en Suisse et leur capacité à parasiter l'envahissante *Drosophila suzukii*. *Rapports scientifiques* 7:40 697



- Lee JC, Bruck DJ, Curry H, Edwards D, Haviland DR, Van Steenwyk RA, Yorgey BM (2011a) La sensibilité des petits fruits et des cerises à la drosophile à ailes tachetées, *Drosophila suzukii*. Lutte antiparasitaire Sci 67(11):1358–1367
- Lee JC, Bruck DJ, Dreves AJ, Ioriatti C, Vogt H, Baufeld P (2011b) Au point : drosophile à ailes tachetées, *Drosophila suzukii*, à travers les perspectives. Lutte antiparasitaire Sci 67(11):1349–1351
- Mazzetto F, Marchetti E, Amiresmaeili N, Sacco D, Francati S, Jucker C, Dindo ML, Lupi D, Tavella L (2016) Les parasitoïdes de la drosophile dans le nord de l'Italie et leur potentiel d'attaque du ravageur exotique *Drosophila suzukii*. J Pest Sci 89(3):837–850
- McCauley E, Nelson WA, Nisbet RM (2008) Petite amplitude les cycles émergent des interactions structurées par étapes dans les systèmes daphnies-algues. Nature 455(7217):1240–1243
- Miller B, Anfora G, Buffington M, Dalton DT, Miller JC, Wiman NG, Walton VM et al (2015) Présence saisonnière de parasitoïdes résidents associés à *Drosophila suzukii* dans deux petites régions de production fruitière d'Italie et des États-Unis. Bulletin d'Insectologie Mitsui H, Van Achterberg K, Nordlander G, Kimura MT (2007) Geo-distributions graphiques et associations d'hôtes de parasitoïdes larvaires de *Drosophilidae* frugivores au Japon. J Nat Hist 41(25-28):1731–1738
- Nelson WA, ON Bjørnstad, Yamanaka T (2013) Insecte récurrent épidémies causées par des changements de température dans la stabilité du système. Sciences 341(6147):796–799
- Nisbet R, Gurney W (1983) La formulation systématique de la population modèles pour les insectes dont la durée des stades varie dynamiquement. Theor Popul Biol 23(1):114–135
- Poyet M, Le Roux V, Gilbert P, Meirland A, Prévost G, Eslin P, Chabrierie O (2015) La niche trophique à large potentiel de la mouche asiatique des fruits *Drosophila suzukii* : la clé du succès de son invasion en Europe tempérée ? PloS One 10(11):e0142785
- Rossi Stacconi M, Grassi A, Dalton D, Miller B, Ouantar M, Loni A, Ioriatti C, Walton V, Anfora G (2013) Premiers enregistrements sur le terrain de *Pachycrepoideus vindemiae* en tant que parasitoïde de *Drosophila suzukii* dans les zones de production de petits fruits en Europe et en Oregon. Entomologie 1(1):3
- Rossi Stacconi MV, Buffington M, Daane KM, Dalton DT, Grassi A, Kaçar G, Miller B, Miller JC, Baser N, Ioriatti C et al (2015) Préférence du stade de l'hôte, efficacité et fécondité des parasitoïdes attaquant *Drosophila suzukii* dans les zones nouvellement envahies. Biol Control 84:28–35
- Rossi Stacconi MV, Kaur R, Mazzoni V, Ometto L, Grassi A, Gottardello A, Rota-Stabelli O, Anfora G (2016) Plusieurs sources de données sur la diapause hivernale reproductive chez le ravageur envahissant *Drosophila suzukii*. J Pest Sci 89(3):689–700
- Rossi Stacconi MV, Panneau A, Baser N, Ioriatti C, Pantezzi T, Anfora G (2017) Traits d'histoire de vie comparés d'autochtones Les parasitoïdes italiens de *Drosophila suzukii* et leur efficacité à différentes températures. Contrôle biologique
- Rossi Stacconi MV, Amiresmaeili N, Biondi A, Carli C, Caruso S, Dindo ML, Francati S, Gottardello A, Grassi A, Lupi D et al (2018) Emplacement de l'hôte et capacité de dispersion du parasitoïde cosmopolite *Trichoria drosophilae* libéré pour contrôler la drosophile envahissante à ailes tachetées. Contrôle biologique 117: 188–196
- Roubos CR, Rodriguez-Saona C, Holdcraft R, Mason KS, Isaacs R (2014) Toxicité relative et activité résiduelle des insecticides utilisés dans la lutte antiparasitaire du bleuete : mortalité des ennemis naturels. J Econ Entomol 107(1):277–285
- Shea K, Possingham HP (2000) Stratégies de libération optimales pour agents de lutte biologique : une application de la programmation dynamique stochastique à la gestion des populations. J Appl Ecol 37(1):77–86
- Shearer PW, West JD, Walton VM, Brown PH, Svetec N, Chiu JC (2016) Les signaux saisonniers induisent la plasticité phénotypique de *Drosophila suzukii* pour améliorer la survie hivernale. BMC Ecologie 16(1):1
- Tait G, Grassi A, Sassù F, Gottardello A, Ometto L, Mazzoni V, Antonini G, Omar RS, Anfora G (2016) Reconstruction de l'histoire de la colonisation et de la dynamique des populations de *Drosophila suzukii* en Italie. Dans : Livre de résumés : face à l'invasion d'espèces d'arthropodes exotiques, Trento, p 48
- Tochen S, Dalton DT, Wiman N, Hamm C, Shearer PW, Walton VM (2014) Développement lié à la température et paramètres de population pour *Drosophila suzukii* (Diptera : Drosophilidae) sur cerisier et myrtille. Environ Entomol 43(2):501–510
- Tochen S, Woltz J, Dalton D, Lee J, Wiman N, Walton V (2016) L'humidité affecte les populations de *Drosophila suzukii* (Diptera : Drosophilidae) dans le bleuete. J Appl Entomol 140(1-2):47–57
- Toxopeus J, Jakobs R, Ferguson LV, Garipey TD, Sinclair BJ (2016) Arrêt de la reproduction et résistance au stress chez *Drosophila suzukii* acclimatée à l'hiver. J Insect Physiol 89: 37–51
- Van Timmeren S, Isaacs R (2013) Contrôle de la drosophile à ailes tachetées, *Drosophila suzukii*, par des insecticides spécifiques et par des programmes de protection des cultures conventionnels et biologiques. Crop Prot 54:126–133
- Wang XG, Kaçar G, Biondi A, Daane KM (2016) Cycle biologique et hôte préférence de *Trichopria drosophilae*. Biocontrôle 61(4):387–397
- Wiman NG, Dalton DT, Anfora G, Biondi A, Chiu JC, Daane KM, Gerdeman B, Gottardello A, Hamby KA, Isaacs R et al (2016) Réponse de la population de *Drosophila suzukii* aux stratégies environnementales et de gestion. J Pest Sci 89(3):653–665
- Wolfram Research I (2016) Mathematica <http://www.wolfram.com>
- Zhu CJ, Li J, Wang H, Zhang M, Hu HY (2017) Potentiel démographique tial du parasitoïde nymphal *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera : Diapriidae) élevé sur *Drosophila suzukii* (Diptera : Drosophilidae). J Asia Pac Entomol 20(3):747–751