

AIX-MARSEILLE UNIVERSITE

MASTER 1 - MATHÉMATIQUES ET
APPLICATIONS : COMPUTATIONAL AND
MATHEMATICAL BIOLOGY (CMB)

RAPPORT DE STAGE

Modéliser la dynamique des
populations de *Drosophila suzukii* afin
d'optimiser le déploiement de la
Technique de l'Insecte Stérile

Etudiant : CRÉSUS
KOUNOUDJI

Tuteurs :
FRÉDÉRIC GROGNARD
LUDOVIC MAILLERET
LOUISE VAN OUDENHOVE
SUZANNE TOUZEAU

INSTITUT SOPHIA AGROBIOTECH - M2P2

Juin 2022



UNIVERSITÉ
CÔTE D'AZUR



Table des matières

1	Cadre général	2
1.1	Équipe d'accueil	2
1.2	Objectif du stage	2
1.3	Déroulement du stage	3
2	Contexte biologique	4
2.1	La lutte contre les ravageurs des cultures	4
2.2	La Technique de l'Insecte Stérile (TIS)	4
2.3	La biologie de <i>Drosophila suzukii</i>	5
2.3.1	Cycle de vie	5
2.3.2	Environnement et dynamique des populations de <i>D. suzukii</i>	6
2.3.3	Comportement sexuel	7
2.3.4	La technique de l'insecte stérile (TIS) pour <i>Drosophila suzukii</i>	7
3	Modélisation	8
3.1	L'état de l'art	8
3.2	Les modèles	8
3.2.1	Modèle de base	9
3.2.2	Modèle pour la technique de l'insecte stérile (TIS)	10
3.3	Analyse du modèle de base	12
3.3.1	Points d'équilibre du modèle de base	12
3.3.2	Stabilité des équilibres du modèle de base	13
3.4	Analyse du modèle technique de l'insecte stérile (TIS)	16
3.4.1	Points d'équilibre du modèle pour la TIS	16
3.4.2	Stabilité des équilibres du modèle pour la TIS	18
3.5	Simulations	20
4	Conclusion et perspectives	23
	Bibliographie	24

Chapitre 1

Cadre général

Mon stage s'inscrit dans le cadre du projet SuzuKIISS :ME ; un projet développé dans le cadre du plan Ecophyto II et mené par l'INRAE en partenariat avec le CNRS, l'Université Côte d'Azur et le CTIFL. Ce projet pilote est co-construit avec les acteurs des filières (AOP Fraise de France et AOP Cerise de France) et vise à développer la technique de l'insecte stérile pour lutter contre le ravageur *Drosophila suzukii*. En effet, les producteurs de fruits rouges (e.g. fraises, framboises, cerises) sont sans solution face à *D. suzukii* (DS). Il s'agit donc d'optimiser la technique de l'insecte stérile (TIS) en ciblant *D. suzukii* à travers plusieurs volets allant du développement opérationnel et logistique à la prise en compte des conséquences environnementales et socio-économiques. C'est dans ce contexte que j'ai rejoint l'équipe M2P2 de l'Institut Sophia Agrobiotech en tant que stagiaire. Cette équipe est chargée de la composante cherchant à optimiser l'efficacité de la technique de l'insecte stérile (TIS) à l'aide de modèles mathématiques.

1.1 Équipe d'accueil

L'équipe Modèles et Méthodes pour la protection des Plantes (M2P2) est une des équipes de recherche de l'Institut Sophia Agrobiotech (ISA, UMR INRAE, Université Côte d'Azur et CNRS). Elle est spécialisée dans le développement de programmes de recherche basés sur l'utilisation concertée de modèles théoriques et expérimentaux pour aborder des questions spécifiques de protection des plantes, du niveau individuel jusqu'aux populations et aux agroécosystèmes. Elle vise ainsi à rendre la protection des plantes plus respectueuse de l'environnement via le développement de stratégies novatrices de lutte écologique contre les ravageurs et maladies des cultures.

1.2 Objectif du stage

L'objectif général du stage est de développer un modèle mathématique de la dynamique des populations de *D. suzukii* (modèle non linéaire en temps continu) qui sera ensuite couplé aux forçages externes liés aux lâchers de mâles stériles pour modéliser et prédire les stratégies optimales de lâcher d'insectes. Pour cela, il s'agira dans un premier temps de modéliser la dynamique de la population de *D. suzukii* dans les cultures protégées (serres et cultures avec des filets insectproof), à partir de la littérature sur les modèles de ravageurs, notamment sur *D. suzukii*. Dans un second temps, ce modèle sera complété par les introductions liées aux

lâchers d'insectes stériles. Le modèle final calibré avec des données expérimentales permettra de prédire les stratégies de technique de l'insecte stérile (TIS) optimales en ce qui concerne la quantité, la fréquence et l'emplacement des lâchers d'insectes stériles, en prenant en compte différentes contraintes (les dommages potentiels aux cultures induits par les lâchers d'insectes stériles, contraintes logistiques, etc.). Enfin, les résultats des expérimentations en semi-liberté et en plein champ seront confrontés aux prédictions du modèle afin de déterminer les meilleures stratégies pour la technique de l'insecte stérile (TIS) en conditions réelles.

1.3 Déroulement du stage

Mon stage au sein de l'équipe M2P2 a lieu à l'ISA et est encadré par quatre chercheuses et chercheurs : Ludovic Mailleret, Suzanne Touzeau et Louise van Oudenhove de l'équipe M2P2 ainsi que Frédéric Grogard de l'équipe Biocore du Centre INRIA d'Université Côte d'Azur. Dans un premier temps, à travers les livres qui m'ont été fournis, les lectures qui m'ont été conseillées et les discussions avec mes encadrantes et mes encadrants, je me suis familiarisé avec le sujet. Ensuite, j'ai fait une revue de la littérature sur la biologie de *D. suzukii*, son cycle de vie et sur les modèles mathématiques pour le contrôle des insectes ravageurs. À partir de là, j'ai proposé un modèle dont on a discuté et que l'équipe a corrigé avant que je n'entame les analyses théorique et numérique des modèles retenus. J'ai notamment effectué sous certaines hypothèses : les analyses sur la stabilité des points d'équilibre, des diagrammes de bifurcation et des simulations. Mes tutrices et mes tuteurs sont toujours disponibles pour répondre à mes questions et m'éclairer. De plus, nous sommes régulièrement en réunion pour faire le point sur mes avancées, discuter des difficultés et corriger mes erreurs.

Par ailleurs, dans le cadre du projet, avec Ludovic Mailleret et Louise van Oudenhove, j'ai eu l'occasion d'aller en mission pendant 2 jours sur le terrain à Lyon à la rencontre des acteurs des filières et des autres équipes de recherche chargées d'autres composantes. C'était une expérience très constructive aussi bien en ce qui concerne le projet (la discussion avec les partenaires, leurs attentes, les échanges avec les autres chercheurs, les questions sur les réalités du terrain pour affiner le modèle, etc.) qu'humainement. Cette première partie de mon stage, quand bien même assez courte, m'a permis d'apprendre énormément. Aussi, l'environnement de travail est très agréable et j'ai un cadre idéal pour apprendre et avoir une expérience professionnelle inspirante. J'ai pu apprendre et consolider mes connaissances, j'ai été inspiré par les chercheuses et les chercheurs qui m'ont supervisé et les personnes que j'ai rencontrées.

Chapitre 2

Contexte biologique

La *D. suzukii* est une espèce de mouche des fruits originaire d'Asie et invasive en Europe. Le cycle de vie est une part importante de la biologie du ravageur et demeure assez peu connu malgré l'importance des dégâts économiques que peut faire ce ravageur [9]. Il s'agit ici de décrire son cycle de vie et la dynamique de la population aux différents stades de développement, à partir d'articles et de rapports qui se basent sur des données de suivi de population et d'expériences en laboratoire.

2.1 La lutte contre les ravageurs des cultures

Les espèces envahissantes sont de nouvelles espèces d'insectes dans l'environnement envahi, introduites accidentellement, et qui en l'absence de prédation naturelle et/ou avec un climat favorable toute l'année, entre autres facteurs, s'implantent et causent de très importants dégâts dans les cultures [26, 10, 7]. Face à ces nuisibles, différentes stratégies de lutte sont employées, souvent sociologiquement et économiquement coûteuses pour peu d'efficacité. Ainsi, malgré l'utilisation annuelle de plusieurs milliards de tonnes de pesticides dans le monde au détriment de la santé publique et de l'environnement, autour de 40% des cultures sont ravagées par les nuisibles [24] avec des apparitions de résistance aux pesticides [17]. C'est dans ce cadre que l'émergence de solutions alternatives respectueuses de l'environnement est plébiscitée. En l'occurrence, la technique de l'insecte stérile (TIS) qui est très largement documentée. L'idée de son concepteur Knippling (1955), est de lâcher des insectes sexuellement stériles pour supprimer les populations sauvages[5]. C'est la stratégie de lutte autour de laquelle s'est construit le projet dans le cadre duquel s'inscrit ce stage.

2.2 La Technique de l'Insecte Stérile (TIS)

La technique de l'insecte stérile (TIS) est une méthode de contrôle biologique des populations de nuisibles spécifique aux espèces et respectueuse de l'environnement. Elle repose sur des lâchers en masse d'insectes stériles [20]. La stérilisation se fait principalement à l'aide de rayonnements ionisants qui provoquent des mutations létales dominantes dans les spermatozoïdes et/ou les ovaires, selon que l'on procède à un lâcher de mâle et/ou de femelles stériles. Le protocole de la technique de l'insecte stérile (TIS) se décompose en trois étapes. D'abord, l'espèce cible est élevée en masse; ensuite, si c'est possible, les mâles ou les femelles sont séparés et stérilisés; enfin, les insectes stérilisés sont relâchés dans la zone cible. L'idée est que

les insectes stériles soient suffisamment abondants pour entrer en compétition avec les mâles et/ou femelles sauvages pour l'accouplement. L'accouplement avec des individus stériles donne lieu à des œufs stériles et les zygotes en développement meurent au cours des premières phases de développement, induisant ainsi la stérilité chez les femelles sauvages. À terme, la population cible décline ou est potentiellement éradiquée [14, 20].

Ainsi, la technique de l'insecte stérile (TIS) est par définition applicable à un grand nombre d'insectes et a un très fort potentiel dans la gestion des nuisibles. Mais elle est aussi par définition fortement dépendante de la capacité des insectes stériles à être compétitifs face aux insectes sauvages (qui dépend elle-même de la méthode de stérilisation), de la distribution et de la dynamique des populations cibles et des moyens logistiques pour la production et la livraison d'un nombre suffisant d'insectes stériles. Plus généralement, son utilisation peut se voir limitée par le climat politique et/ou socio-économique.

Cependant, la technique de l'insecte stérile (TIS) a été améliorée ces dernières décennies et plusieurs applications réussies dans le monde sont documentées ; ce qui inspire le monde de la recherche dans le perfectionnement de la technique, notamment avec l'amélioration de la compétitivité des insectes utilisés. L'utilisation de la technique de l'insecte stérile (TIS) comme alternative de choix pour la gestion de nuisibles est indéniablement reconnue.

2.3 La biologie de *Drosophila suzukii*

2.3.1 Cycle de vie

D. suzukii est une espèce polyphage puisqu'elle est capable de s'attaquer à plusieurs dizaines d'hôtes. D'autre part, elle est dite pionnière car elle est présente lorsque les autres espèces communes dans le fruit en cours du pourrissement ne le sont pas. Elle facilite les contaminations secondaires (par les champignons en l'occurrence) puisque grâce à son ovipositeur denté (plus grand et plus denté que chez les autres espèces), la femelle peut percer et pondre sous l'épiderme de fruits non-mûrs (sains, en cours de maturation). La cicatrice ainsi faite et l'activité des larves font s'affaïsser l'épiderme avec une pourriture rapide.

On peut distinguer quatre grands stades dans le cycle de vie biologique de *D. suzukii* : l'œuf, la larve, la pupa et l'adulte. À partir de ces stades, on dispose de plusieurs descriptions du cycle de vie de *D. suzukii* dans différentes conditions (études en laboratoire ou sur le terrain avec différents écotypes). Selon l'environnement, la durée de développement peut varier de 7 à 31 jours pour le stade larve-œuf-pupa [34]. Dans un premier temps, les œufs déposés sous l'épiderme (potentiellement plus d'une quarantaine par fruit) peuvent prendre entre 1 et 3 jours pour éclore. Ensuite, les larves qui en résultent se développent à l'intérieur du fruit, en différents stades qui durent entre 3 et 13 jours. Et enfin, la pupaison aboutissant au stade adulte dure entre 3 et 15 jours.

En conditions contrôlées et optimisées (22°C et 25% d'humidité relative), au stade adulte, la durée de vie de *D. suzukii* varie entre 3 et 9 semaines. Le stade œuf dure de 1 à 4 jours, le stade larvaire 6 jours, le stade nymphal 6 jours, soit en moyen un total de 13-14 jours pour passer de l'œuf à l'adulte [9, 33]. Aussi, le taux de survie, du stade œuf jusqu'à l'adulte est estimé à 64% tandis que chez les adultes, la mortalité des 30 premiers jours est nulle ; avec un sex-ratio des adultes nouvellement émergés de 0,98 mâle par femelle en moyenne [19, 9].

La distribution stable des âges révèle que la composition des stades est la suivante : 25% d'œufs, 51% de larves, 16% de nymphes et 8% d'adultes [19]. Étant donné l'utilisation quasi-systématique du piégeage (des pièges à mouche avec des appâts nutritifs pour capturer les adultes) pour étudier les dynamiques saisonnières et migratoires des populations de *D. suzukii* et

prédire son apparition. Les pièges, utilisés pour estimer les densités de populations, ne capturent que des adultes. Comme les adultes ne représentent qu'une faible proportion de la population, à moins qu'ils ne soient répartis de façon très homogènes autour des pièges, l'information obtenue par les pièges peut ne pas être très fiable.

Par ailleurs, selon que l'adulte soit un mâle (qui se distingue par ses ailes tachetées entre autres) ou une femelle (distinguée par son ovipositeur denté), on peut dégager deux trajectoires. Le mâle après émergence est presque immédiatement capable de s'accoupler (entre 0 et +24h). Les femelles atteignent la maturité sexuelle 1 ou 2 jours après l'émergence et pondent entre 219 et 563 œufs au cours de leur vie, avec une première ponte entre 2 et 5 jours après l'émergence [29]. Les femelles pondent en moyenne 6 œufs par jour mais la mortalité des femelles et les œufs non éclos, réduisent la fécondité de 39%. En moyenne, 368 œufs par femelle atteindront le stade adulte [19].

Ce cycle très court (jusqu'à 13 générations par an au japon et entre 3 et 9 générations en Amérique du Nord), avec des adultes capables de parcourir des kilomètres, donne à *D. suzukii* un fort potentiel de dispersion.

2.3.2 Environnement et dynamique des populations de *D. suzukii*

La répartition de *D. suzukii* n'est pas homogène et régulière dans le temps. Il y a une pression liée à son environnement [18, 27, 12, 32]. Cet insecte est sensible aux facteurs de stress environnementaux et son développement peut être contrôlé grâce aux conditions de température et d'humidité [27]. En effet, les durées du cycle et de l'activité de *D. suzukii* sont très dépendantes du climat en l'occurrence de la température et de l'humidité [21, 36, 15]. La durée de vie des adultes par exemple peut excéder 9 semaines en certains hivers tandis qu'un passage au froid (-1°C à 2°C) sur une période de 24h à 72h limite la survie des œufs et le développement des larves [34]. *D. suzukii* est assez résistante au froid mais tolère mal la chaleur par rapport aux autres espèces. Une température au-delà de 32°C ou en dessous de -1°C est mortelle pour la moitié (50%) de la population [22]. Les températures critiques de développement et de reproduction sont en dessous de 13°C et au-dessus de 28°C, l'optimal étant entre 16 et 25°C pour un développement rapide et dense (œufs à adultes) et entre 18 et 30°C pour la ponte [34, 36].

Cette sensibilité au climat à différents stades et même selon le sexe (les femelles sont plus résistantes au froid que les mâles par exemple) induit une certaine dynamique dans la population totale de *D. suzukii* (mortalité, reproduction) et dans la population à l'intérieur des parcelles (migration). Ainsi, au printemps, les femelles sont elles toujours plus nombreuses que les mâles. La proportion de mâles et femelles s'équilibre en suite en été pour enfin s'inverser en automne. La population est réduite avec les étés chauds (plus de 25°C) et secs (moins de 60% d'humidité) à cause d'une mortalité importante ou d'une baisse de l'activité dans la population. Un hiver avec plusieurs jours de froids intense cause une grande mortalité dans la population (moins chez les femelles qui se sont accouplé avant l'hiver que chez les mâles). De plus, dans les fraises, des prédateurs naturels comme *Orius insidiosus* peuvent faire perdre entre 60% et 80% de la population de *D. suzukii* immature [28, 25, 34].

En outre, sur le terrain, il y a un transfert des abris vers les parcelles dès qu'il fait beau, tandis qu'en hiver la population à l'intérieur des parcelles chute totalement. Cela est dû d'une part à la capacité de *D. suzukii* à avoir plusieurs hôtes alternatifs (les plantes sauvages) autour de la parcelle assurant la présence en permanence pendant l'année. D'autre part, les adultes adultes ont la capacité d'entrer en dormance ou en diapause reproductive sous l'effet de la photopériode et de la température et se regrouper dans les abris en saisons hostiles. En effet, les bosquets autour des parcelles avec les arbres de feuilles persistantes et les forêts, entre autres, représentent un refuge pendant l'hiver. Pendant le printemps (correspondant à la période de maturation des

fruits), la population à l'intérieur des plantations est importante avant de diminuer en été et de se densifier à nouveau et plus encore en automne [22, 31].

Par ailleurs, mis à part une étude sur la culture de la fraise en Corée [11], on trouve très peu d'études dans la littérature sur la lutte contre *D. suzukii* sous serre. Cette dernière nous apprend que *D. suzukii* ne vit pas dans la serre de fraise mais plutôt dans les zones boisées alentour qui sont une source majeure de populations [11].

2.3.3 Comportement sexuel

Comme pour de nombreuses espèces de *Drosophile*, la polyandrie est observée chez les femelles *D. suzukii*. En effet, Les femelles s'accouplent en moyenne une [13] deux fois [6] avec en moyenne 16 jours entre chaque accouplement avec une préférence avérée pour la filiation du premier mâle. Cependant, le taux de ré-accouplement est globalement faible chez les femelles de *D. suzukii* et sur une période de temps relativement courte (16 jours), la plupart des femelles *D. suzukii* sont monoandres [13]. De plus, en raison des niveaux élevés de mortalité naturelle ajoutés à une longue période réfractaire, il est probable qu'une petite proportion de femelles survivrait assez longtemps pour avoir l'opportunité de se ré-accoupler. Étant donné la modification post-accouplement de la réceptivité sexuelle des femelles [2]. Par ailleurs, la différence dans la période de reproduction des mâles et des femelles de *D. suzukii* fait que les mâles deviennent infertiles plus tôt que les femelles [9].

2.3.4 La technique de l'insecte stérile (TIS) pour *Drosophila suzukii*

Les stérilisations étant effectuées au stade de pupes et en l'absence, pour le moment, de méthode efficace de sexage (séparer les mâles et les femelles) pour *D. suzukii* avant la stérilisation, les lâchés d'insectes stériles pour comprendront à la fois des *D. suzukii* mâles et femelles stériles. Notons que le lâcher de femelles stériles rends la technique de l'insecte stérile (TIS) moins efficace (3 à 4 fois moins) puisqu'elles induiront un gaspillage de sperme infertile en s'accouplant avec des mâles stériles [3, 8] même si elles s'accouple moins que les femelles sauvages [13].

Par ailleurs, la stérilisation par irradiation n'affecte pas l'activité de *D. suzukii* en dehors de la fertilité (pas d'effet sur le taux d'éclosion des œufs, la durée de vie, la capacité à voler ou l'accouplement) [13, 16]. L'état de stérilité du mâle n'affecte visiblement pas les femelles sauvages tandis que les femelles irradiées relâchées ne pondent pas d'œufs. Cependant, il n'est pas clairement établi si elles percent encore les fruits pour se nourrir. En outre, la descendance des mâles partiellement stériles et des femelles non irradiées est fertile. Ainsi, une dose d'irradiation optimale de 220 Gy a été déterminée pour les mâles, induisant une stérilité de 99,8 %, sur la base des données d'éclosion des œufs [20]. Les femelles étant plus sensibles à l'ionisation, elles sont stériles à 100% pour cette même dose. Enfin, la stérilité des mâles n'affecte pas la probabilité d'accouplement et de ré-accouplement [13].

Toutefois, même si elle est souhaitable, la monogamie n'est pas une caractéristique obligatoire pour le développement de la technique de l'insecte stérile (TIS) [3]. En l'occurrence, avec un taux de ré-accouplement faible chez *D. suzukii* la TIS est une solution valable.

Chapitre 3

Modélisation

3.1 L'état de l'art

Les modèles mathématiques pour la technique de l'insecte stérile (TIS) sont des modèles de dynamiques de populations qui représentent l'évolution des effectifs en fonction de différents paramètres biologiques (les taux de mortalité, de reproduction, etc.) en introduisant de la compétition entre mâles sauvages et irradiés pour la reproduction. Généralement, l'étude de ces modèles permet de déterminer un état stable de la population autour d'une valeur moyenne à long terme [3]. On distingue principalement deux types de modèles : (i) les modèles discrets basés sur des équations aux différences avec des pas de temps importants (jours, saisons, etc.) notamment pour les insectes qui se reproduisent de façon saisonnière ; (ii) modèles continus basés sur les équations différentielles impliquant un pas de temps infinitésimal, utiles pour les espèces qui se reproduisent en continu sur une période définie [3].

L'analyse de modèles dérivés d'hypothèses biologiques et écologiques et régis par un système d'équations différentielles ordinaires permet d'établir les propriétés des équilibres et les caractéristiques dynamiques de ces modèles, et ainsi d'étudier les impacts de différentes situations en l'occurrence différentes stratégies de lâchers [4]. Ainsi, l'introduction de perturbations de la reproduction dans un modèle générique de dynamique d'insecte ravageur a mis en évidence un seuil au-delà duquel la stabilité asymptotique globale de l'équilibre trivial est assurée, c'est-à-dire que la population s'éteint [1]. D'un autre côté, il existe très peu de contributions sur la modélisation de la dynamique de *D. sukukii* en général et encore moins pour la technique de l'insecte stérile. On trouve dans la littérature, une étude sur la modélisation des populations de mâles *D. sukukii* basée sur une approche physiologique et validée par des données de capture [30] et une étude sur l'optimisation du moment d'introduction de parasitoïdes pour le contrôle de *D. sukukii* [23]. Dans ce dernier cas, en captant la saisonnalité de l'environnement à travers un système d'équations différentielles à retard, avec des retards variables, les auteurs ont pu explorer le moment optimal pour le lâcher de parasitoïdes dans un programme de lutte biologique.

3.2 Les modèles

Nous construisons tout d'abord un modèle de population de *Drosophila sukukii* sans insectes stériles, nommé modèle de base. Nous introduisons ensuite les mâles et femelles stériles.

3.2.1 Modèle de base

La littérature sur *Drosophila suzukii* présentée en section 2.3 nous a permis d'identifier trois grands stades : le stade larvaire (L) qui regroupe les stades immatures : œufs, larves et pupes ; les stades adultes mâle (M) et femelle. Étant donné que l'introduction d'insectes stériles perturbe la reproduction, on distingue le stade femelle vierge (V) et le stade femelle fécondée (F).

Par ailleurs, même si le ré-accouplement est un comportement documenté chez *D. suzukii*, il reste peu fréquent [13]. On le considère négligeable dans notre modèle.

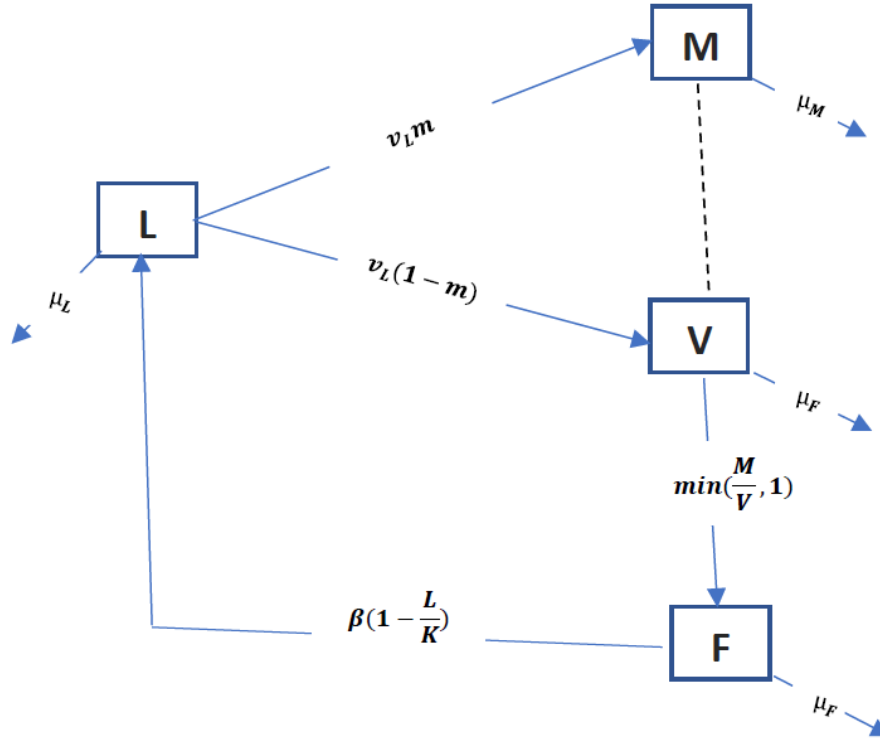


FIGURE 3.1 – Schéma du modèle de population de base de *Drosophila suzukii*, correspondant au système d'équations 3.1.

La dynamique de la population ainsi structurée est décrite dans la figure 3.1 et par le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = \beta \left(1 - \frac{L}{K}\right) F - (v_L + \mu_L)L \\ \frac{dM}{dt} = v_L m L - \mu_M M \\ \frac{dV}{dt} = v_L (1-m)L - \mu_F V - v_F \min\left(\frac{M}{V}, 1\right) V \\ \frac{dF}{dt} = v_F \min\left(\frac{M}{V}, 1\right) V - \mu_F F \end{cases} \quad (3.1)$$

avec les paramètres décrits dans le tableau 3.1.

Ce modèle de base s'inspire d'un modèle pour le contrôle d'insectes ravageurs à travers la perturbation de l'accouplement [1]. Ainsi, les larves L arrivées à maturation contribuent aux compartiments des mâles M dans une proportion (m) et des femelles vierges V dans une proportion ($1-m$) à un taux v_L . Ces deux derniers compartiments, au travers de l'accouplement,

TABLE 3.1 – Description des paramètres des modèles décrivant la dynamique de population de *Drosophila suzukii*.

Paramètre	description	unité
β	taux de ponte	(/u. temps)
K	capacité de charge <i>ressource disponible pour les larves</i>	(individus)
μ_X	taux de mortalité des larves $_{X=L}$, femelles $_{X=F}$, mâles $_{X=M}$ <i>adultes : inverse de l'espérance de vie</i>	(/u. temps)
v_L	taux d'éclosion des larves <i>inverse du temps de maturation d'œuf en adulte</i>	(/u. temps)
v_F	taux d'accouplement <i>inverse du temps nécessaire à une femelle pour s'accoupler</i>	(/u. temps)
m	sex-ratio, <i>proportion de mâles</i>	(sans unité)
$\phi_X(c, t)$	entrée de mouches selon stade adulte $_{X=v,a,M}$ <i>fonction de la température c et du temps t</i>	(indiv./u. temps)

contribuent ensemble au compartiment femelles fertilisées (F). En effet, le nombre de femelles vierges fécondées et qui pourront donc passer du compartiment V au compartiment F (à un taux v_F) est pondéré par le nombre de mâle disponible pour une femelle ($\frac{M}{V}$) ; ce nombre étant plafonné à 1. Ainsi, si le nombre de mâles par femelle est inférieur à 1, toutes les femelles ne pourront pas s'accoupler. Enfin, le compartiment de femelles fécondées F à son tour alimente le compartiment larves à travers la ponte, à un taux $\beta(1 - \frac{L}{K})$ qui intègre un taux de compétition avec les autres larves.

Dans la suite, comme le sex-ratio de *D. suzukii* est équilibré, nous allons considérer que les mâles ne sont pas limitants. Ainsi, la pondération est égale à 1. Le modèle 3.1 devient alors :

$$\begin{cases} \dot{L} = \beta \left(1 - \frac{L}{K}\right) F - (v_L + \mu_L)L \\ \dot{M} = v_L m L - \mu_M M \\ \dot{V} = v_L (1 - m)L - (\mu_F + v_F)V \\ \dot{F} = v_F V - \mu_F F \end{cases} \quad (3.2)$$

3.2.2 Modèle pour la technique de l'insecte stérile (TIS)

Pour prendre en compte l'introduction des individus stériles, on introduit une variable supplémentaire : les mâles stériles (M_S). On fait l'hypothèse que les femelles stériles, introduites en même temps que les mâles stériles, n'ont pas d'impact sur la dynamique des autres compartiments. Les mâles stériles peuvent avoir leur dynamique propre, mais ils vont surtout venir perturber la dynamique d'accouplement des femelles non stériles (F). On considère que toutes les femelles accouplées, que ce soit par des mâles stériles ou pas, quittent le compartiment

femelles vierges (V), mais que seules celles fécondées par des mâles fertiles contribuent au compartiment femelles fertilisées (F). On fait en outre l'hypothèse que les accouplements sont aléatoires parmi la population de mâles. Ainsi, la proportion de femelles accouplées entrant dans le compartiment de femelles fertilisées est $\frac{M}{M+M_S}$. De plus, on introduit dans le modèle une immigration de mâles (ϕ_M) et de femelles vierges (ϕ_V) et fécondées (ϕ_F). L'immigration ainsi introduite est une fonction du temps et de la température pour capturer la saisonnalité de la dynamique migratoire chez *D. suzukii*.

On obtient le modèle suivant :

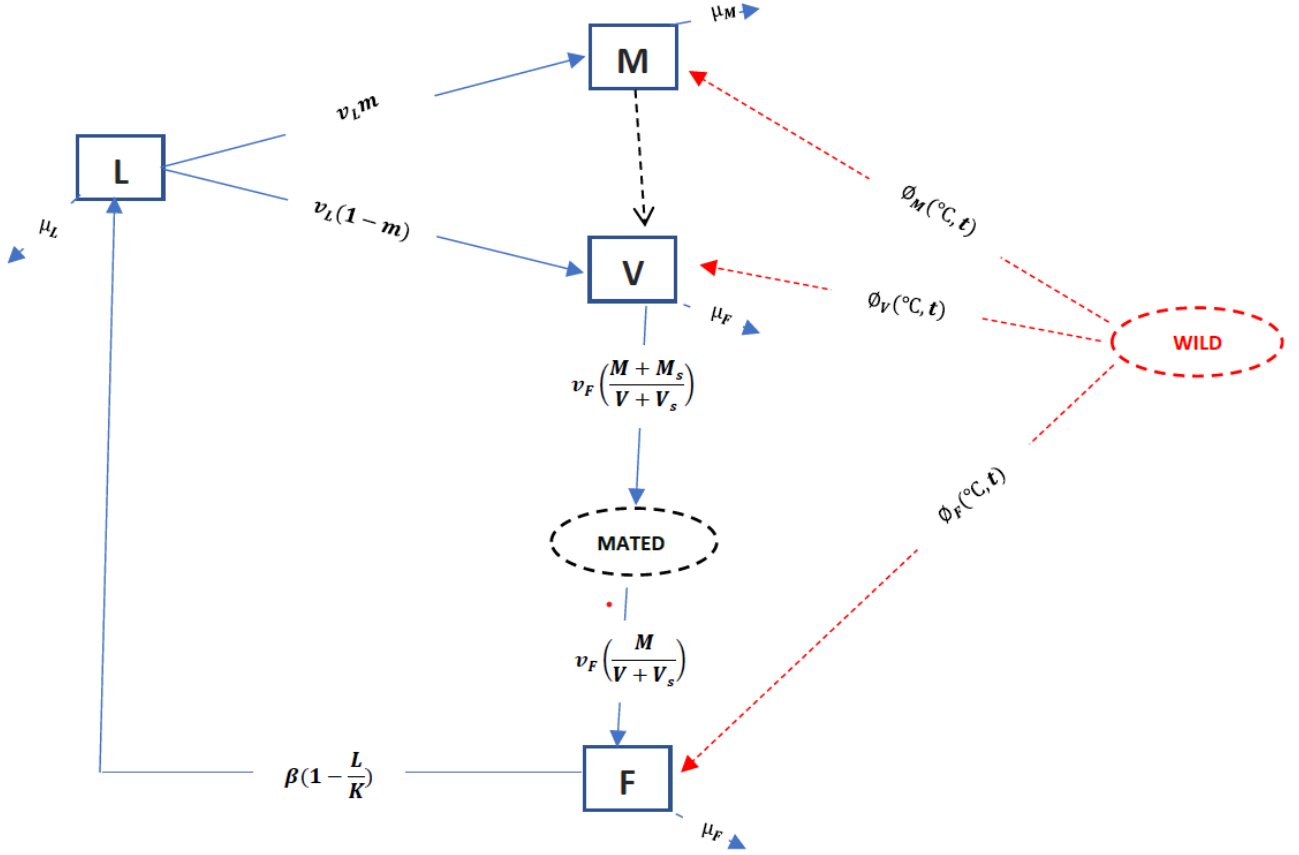


FIGURE 3.2 – Schéma du modèle de population pour la TIS *Drosophila suzukii*, correspondant au système d'équations 3.3.

La dynamique de la population représentée dans la figure 3.2 est décrite par le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \dot{L} = \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L \\ \dot{M} = v_L m L - \mu_M M + \phi_M(c, t) \\ \dot{V} = v_L(1 - m)L - (\mu_F + v_F)V + \phi_V(c, t) \\ \dot{F} = v_F \frac{M}{M+M_S} V - \mu_F F + \phi_F(c, t) \end{cases} \quad (3.3)$$

Pour l'analyse du modèle et les simulations proposées dans la suite, on supposera qu'il n'y a pas de migration, soit $\phi_M(c, t) = \phi_V(c, t) = \phi_F(c, t) = 0$ et que la population de mâles stériles M_S est maintenue constante.

3.3 Analyse du modèle de base

Il s'agit ici de faire l'analyse théorique du modèle de base 3.2, sans mâle stérile (M_S) et sans migration ($\phi_X(c, t)$), de la population de *D. suzukii*.

Le système 3.2 est de la forme : $\dot{X} = f(X)$ où :

$$X = \begin{pmatrix} L \\ M \\ V \\ F \end{pmatrix} \text{ et } f(X) = \begin{pmatrix} \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L \\ v_L m L - \mu_M M \\ v_L(1 - m) - (\mu_F + v_F)V \\ v_F V - \mu_F F \end{pmatrix}$$

Il apparait que $\dot{X} = f(X)$ est un système autonome (indépendant du temps). $f(X)$ étant polynomiale en ses coordonnées, donc C^∞ et en particulier C^1 , on peut appliquer le théorème de Cauchy-Lipschitz. Ainsi, le problème $\dot{X} = f(X)$ admet une solution unique maximale relative à la condition initiale $(t_0, X_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^4$.

Pour des raisons de viabilité biologique, nous allons nous restreindre à $(t_0, X_0) \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^4$.

3.3.1 Points d'équilibre du modèle de base

Le système 3.2 donne à l'équilibre :

$$\begin{cases} \dot{L} = 0 \\ \dot{M} = 0 \\ \dot{V} = 0 \\ \dot{F} = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L = 0 \\ v_L m L - \mu_M M = 0 \\ v_L(1 - m)L - (\mu_F + v_F)V = 0 \\ v_F V - \mu_F F = 0 \end{cases}$$

$$\implies \begin{cases} F = \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L & (a) \\ M = \frac{v_L m}{\mu_M}L & (b) \\ V = \frac{v_L(1 - m)}{(\mu_F + v_F)}L & (c) \\ F = \frac{v_F}{\mu_F}V & (d) \end{cases}$$

$(0, 0, 0, 0)$ apparaît évidemment comme solution du système à l'équilibre. Le point d'équilibre trivial du modèle 3.2 est $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$.

Les équilibres non nuls vérifient :

$$\begin{aligned} (a) = (d) &\implies \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L = \frac{v_F}{\mu_F}V \\ &\implies \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L = \frac{v_F}{\mu_F} \frac{v_L(1 - m)}{(\mu_F + v_F)}L \\ &\implies 1 = \frac{v_F}{\mu_F} \frac{v_L(1 - m)}{(\mu_F + v_F)} \frac{\beta(1 - \frac{L}{K})}{(\mu_L + v_L)} \text{ si } L \neq 0 \\ &\implies 1 = \frac{v_F v_L(1 - m)\beta}{\mu_F(\mu_F + v_F)(\mu_L + v_L)} (1 - \frac{L}{K}) \end{aligned}$$

Posons $\eta_0 = \frac{v_F v_L(1 - m)\beta}{\mu_F(\mu_F + v_F)(\mu_L + v_L)}$

η_0 ainsi posé, représente le nombre de descendant de base. En effet, on retrouve dans les termes de η_0 : le nombre moyen de femelles adultes ($\frac{v_L(1 - m)}{(\mu_L + v_L)}$) qu'on peut s'attendre à voir émer-

ger des pontes propres (β) à une femelle fécondée ($\frac{v_F}{(\mu_F + v_F)}$) au cours de sa vie ($\frac{1}{\mu_F}$).

$$\begin{aligned} (a) = (d) &\implies 1 = \eta_0 \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ &\implies L = \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K \end{aligned}$$

Ainsi, il existe au plus un équilibre non nul caractérisé par :

$$L^* = \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K \quad (3.4)$$

L^* est viable (positif) si et seulement si $(1 - \frac{1}{\eta_0}) > 0$ i.e. $\eta_0 > 1$.

On en déduit la solution endémique X_1^* :

$$X_1^* \iff \begin{cases} L_1^* = \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K \\ M_1^* = \frac{v_L m}{\mu_M} \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K \\ V_1^* = \frac{v_L(1-m)}{(\mu_F + v_F)} \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K \\ F_1^* = \frac{v_F v_L(1-m)}{\mu_F(\mu_F + v_F)} \left(1 - \frac{1}{\eta_0}\right) K = (\eta_0 - 1) \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta} K \end{cases} \quad \text{avec } \eta_0 > 1.$$

Ainsi, le système 3.2 :

- admet $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$ comme unique point d'équilibre si $\eta_0 \leq 1$
- admet un point d'équilibre trivial $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$ et un équilibre endémique $X_1^* = (L_1^*, M_1^*, V_1^*, F_1^*)$ si $\eta_0 > 1$.

3.3.2 Stabilité des équilibres du modèle de base

La stabilité locale des équilibres est donnée par la Jacobienne de 3.2 évaluée en ces points.

$$\begin{aligned} J_0 = D_{F_0}(X) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial \dot{L}}{\partial L} & \frac{\partial \dot{L}}{\partial M} & \frac{\partial \dot{L}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{L}}{\partial F} \\ \frac{\partial \dot{M}}{\partial L} & \frac{\partial \dot{M}}{\partial M} & \frac{\partial \dot{M}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{M}}{\partial F} \\ \frac{\partial \dot{V}}{\partial L} & \frac{\partial \dot{V}}{\partial M} & \frac{\partial \dot{V}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{V}}{\partial F} \\ \frac{\partial \dot{F}}{\partial L} & \frac{\partial \dot{F}}{\partial M} & \frac{\partial \dot{F}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{F}}{\partial F} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L) - \frac{\beta F}{K} & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L) - \frac{\beta}{K} \frac{v_F v_L(1-m)}{\mu_F(\mu_F + v_F)} L & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \\ J_0 = D_{F_0}(X) &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(1 + \frac{\eta_0}{K} L) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Aux équilibres du système de base on à la jacobienne $J_0(X^*)$:

$$J_0(X^*) = \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(1 + \frac{\eta_0}{K}L^*) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix}$$

Stabilité locale de l'équilibre $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$

$$J_0(X_0^*) = \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L) & 0 & 0 & \beta \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix}$$

La Jacobienne J_0 du système 3.2 évaluée au point d'équilibre trivial $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$ est une matrice **Metzler** i.e tous les éléments hors-diagonale sont positifs. De nombreux résultats existent sur ces matrices, dont la proposition suivante que nous reprenons de [35].

Proposition 1 Soit M une Matrice Metzler pouvant s'écrire par bloc comme suit :

$$M = \begin{pmatrix} A & B \\ C & D \end{pmatrix}$$

M est Metzler stable si et seulement si A et $D - CA^{-1}B$ sont Metzler stables.

Décomposons la matrice $J_0(X_0^*)$ par bloc. On a :

$$J_0(X_0^*) = \left(\begin{array}{cc|cc} -(\mu_L + v_L) & 0 & 0 & \beta \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{array} \right)$$

Ainsi la décomposition de la Proposition 1 donne :

$$A_0 = \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L) & 0 \\ v_L m & -\mu_M \end{pmatrix}; B_0 = \begin{pmatrix} 0 & \beta \\ 0 & 0 \end{pmatrix}; C_0 = \begin{pmatrix} v_L(1 - m) & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}; D_0 = \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & 0 \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix}$$

Il est trivial que A_0 est Metzler stable. Vérifions si $D_0 - C_0 A_0^{-1} B_0$ est Metzler stable.

$$\begin{aligned} D_0 - C_0 A_0^{-1} B_0 &= \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & 0 \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} v_L(1 - m) & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -\frac{1}{\mu_L + v_L} & 0 \\ \frac{v_L m}{\mu_M(\mu_L + v_L)} & -\frac{1}{\mu_M} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & \beta \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & \frac{\beta v_L(1 - m)}{(\mu_L + v_L)} \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \end{aligned}$$

$(D_0 - C_0 A_0^{-1} B_0)$ est Metzler. Vérifions sa stabilité. La trace de cette matrice étant négative, la condition de stabilité de $(D_0 - C_0 A_0^{-1} B_0)$ est sur son déterminant :

$$\begin{aligned} \mu_F(\mu_F + v_F) - \frac{\beta v_F v_L(1 - m)}{(\mu_L + v_L)} &> 0 \iff 1 - \eta_0 > 0 \\ &\iff \eta_0 < 1 \end{aligned}$$

Ainsi, l'équilibre $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$ est localement asymptotiquement stable si $\eta_0 < 1$ et instable si $\eta_0 > 1$.

Stabilité locale de l'équilibre X_1^*

Au point d'équilibre non nul X_1^* , qui n'existe que si $\eta_0 > 1$, la Jacobienne s'exprime :

$$\begin{aligned} J_0(X_1^*) &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(1 + \frac{\eta_0}{K}L_1^*) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L_1^*}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(\frac{\eta_0}{K}(1 - \frac{1}{\eta_0})K + 1) & 0 & 0 & \beta(1 - (1 - \frac{1}{\eta_0})\frac{K}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \\ &= \left(\begin{array}{cc|cc} -(\mu_L + v_L)\eta_0 & 0 & 0 & \frac{\beta}{\eta_0} \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ \hline v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & 0 & v_F & -\mu_F \end{array} \right) \end{aligned}$$

La décomposition de $J_0(X_1^*)$ par bloc donne :

$$A_1 = \begin{pmatrix} -\eta_0(\mu_L + v_L) & 0 \\ v_L m & -\mu_M \end{pmatrix}; B_1 = \begin{pmatrix} 0 & \frac{\beta}{\eta_0} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}; C_1 = \begin{pmatrix} v_L(1 - m) & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}; D_1 = \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & 0 \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix}$$

Il est évident que A_1 est Metzler stable. Vérifions si $D_1 - C_1 A_1^{-1} B_1$ est Metzler stable.

$$\begin{aligned} D_1 - C_1 A_1^{-1} B_1 &= \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & 0 \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} v_L(1 - m) & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -\frac{1}{\eta_0(\mu_L + v_L)} & 0 \\ -\frac{v_L m}{\mu_M \eta_0(\mu_L + v_L)} & -\frac{1}{\mu_M} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & \frac{\beta}{\eta_0} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & \frac{\beta v_L(1 - m)}{\eta_0^2(\mu_L + v_L)} \\ v_F & -\mu_F \end{pmatrix} \end{aligned}$$

$D_1 - C_1 A_1^{-1} B_1$ est Metzler, sa trace étant négative, la condition de stabilité est :

$$\begin{aligned} \mu_F(\mu_F + v_F) - \frac{\beta v_F v_L(1 - m)}{\eta_0^2(\mu_L + v_L)} > 0 &\iff 1 - \frac{\eta_0}{\eta_0^2} > 0 \\ &\iff 1 > \frac{1}{\eta_0} \\ &\iff \eta_0 > 1 \end{aligned}$$

Le point d'équilibre X_1^* est donc localement asymptotiquement stable, puisqu'il n'existe que lorsque $\eta_0 > 1$.

Somme toute :

- Si $\eta_0 \leq 1$, l'équilibre trivial $X_0^* = (0, 0, 0, 0)$ est l'unique équilibre du système et X_0 est **localement asymptotiquement stable**.
- Si $\eta_0 > 1$, le système 3.2 admet deux équilibres. L'équilibre trivial X_0^* qui est **instable** et l'équilibre endémique $X_1^* = (L_1^*, M_1^*, V_1^*, F_1^*)$ qui est **localement asymptotiquement stable**.

3.4 Analyse du modèle technique de l'insecte stérile (TIS)

Procédons à l'analyse théorique du modèle 3.5

On a le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{L} = \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L \\ \dot{M} = v_L m L - \mu_M M \\ \dot{V} = v_L(1 - m)L - (\mu_F + v_F)V \\ \dot{F} = v_F \frac{M}{M + M_S}V - \mu_F F \end{cases} \quad (3.5)$$

Le système 3.5 ainsi obtenu peut-être écrit sous la forme : $(\dot{Z} = g(Z))$ avec :

$$Z = \begin{pmatrix} L \\ M \\ V \\ F \end{pmatrix} \text{ et } g(Z) = \begin{pmatrix} \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L \\ v_L m L - \mu_M M \\ v_L(1 - m)L - (\mu_F + v_F)V \\ v_F \frac{M}{M + M_S}V - \mu_F F \end{pmatrix}$$

Ainsi, le problème $\dot{Z} = g(Z)$ est un système autonome (indépendant du temps). $g(Z)$ étant polynomiale en ses coordonnées, donc C^∞ et en particulier C^1 , on peut appliquer le théorème de Cauchy-Lipschitz. Ainsi, le problème $\dot{Z} = g(Z)$ admet une solution unique maximale relative à la condition initiale $(t_0, Z_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^4$.

Pour des raisons de viabilité biologique, nous allons nous restreindre à $(t_0, Z_0) \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^4$.

3.4.1 Points d'équilibre du modèle pour la TIS

A l'équilibre, le système 3.5 donne :

$$\begin{cases} \dot{L} = 0 \\ \dot{M} = 0 \\ \dot{V} = 0 \\ \dot{F} = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} \beta(1 - \frac{L}{K})F - (\mu_L + v_L)L = 0 \\ v_L m L - \mu_M M = 0 \\ v_L(1 - m)L - (\mu_F + v_F)V = 0 \\ v_F(\frac{M}{M + M_S})V - \mu_F F = 0 \end{cases}$$

Ainsi :

$$\begin{cases} F = \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L \\ M = \frac{v_L m}{\mu_M}L \\ V = \frac{v_L(1 - m)}{(\mu_F + v_F)}L \\ F = \frac{v_F}{\mu_F} \frac{M}{(M + M_S)}V \end{cases} \implies \begin{cases} F = \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L & (e) \\ M = \frac{v_L m}{\mu_M}L & (f) \\ V = \frac{v_L(1 - m)}{(\mu_F + v_F)}L & (g) \\ F = \frac{v_F v_L(1 - m)}{\mu_F(\mu_F + v_F)} \frac{M}{(M + M_S)}L & (h) \end{cases}$$

L'équilibre trivial $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$ vérifie toujours le système d'équations.

Cherchons les équilibres positifs (solutions endémiques) :

$$\begin{aligned} (e) = (h) &\implies \frac{(\mu_L + v_L)}{\beta(1 - \frac{L}{K})}L = \frac{v_F v_L(1 - m)}{\mu_F(\mu_F + v_F)} \frac{M}{(M + M_S)}L \\ &\implies 1 = \frac{\beta v_F v_L(1 - m)}{\mu_F(\mu_F + v_F)(\mu_L + v_L)} \left(1 - \frac{L}{K}\right) \frac{M}{(M + M_S)} \end{aligned}$$

On reconnaît le nombre de descendants de base $\eta_0 = \frac{\beta v_F v_L (1-m)}{\mu_F (\mu_F + v_F) (\mu_L + v_L)}$, d'où :

$$\begin{aligned}
 (e) = (h) &\implies 1 = \eta_0 \left(1 - \frac{L}{K}\right) \frac{M}{M + M_S} \\
 &\implies M + M_S = \eta_0 \left(1 - \frac{L}{K}\right) M \\
 &\implies \frac{v_L m}{\mu_M} L + M_S = \eta_0 \left(1 - \frac{L}{K}\right) \frac{v_L m}{\mu_M} L
 \end{aligned}$$

En posant : $\frac{v_L m}{\mu_M} = \gamma$, on a :

$$\begin{aligned}
 (e) = (h) &\implies \gamma L + M_S = \eta_0 \gamma L - \frac{\eta_0 \gamma}{K} L^2 \\
 &\implies M_S = -\frac{\gamma}{K} \eta_0 L^2 + \gamma(\eta_0 - 1)L
 \end{aligned}$$

A l'équilibre, L^* est donné par l'intersection entre une droite $y = M_S$ et une parabole $y = \zeta(L) = -\frac{\gamma}{K} \eta_0 L^2 + \gamma(\eta_0 - 1)L$.

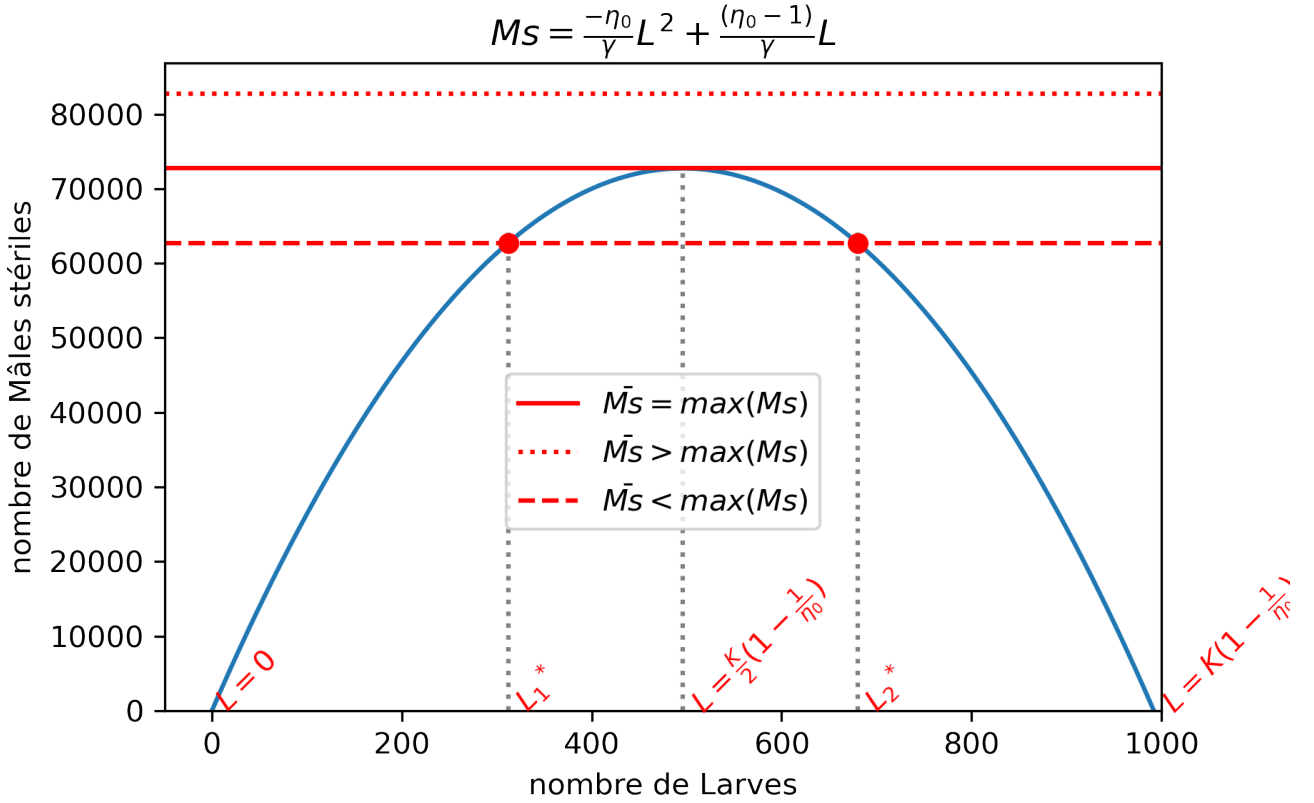


FIGURE 3.3 – Intersection de $y = M_S$ et $\zeta(L) = -\frac{\gamma}{K} \eta_0 L^2 + \gamma(\eta_0 - 1)L$, selon les valeurs de M_S et avec $\eta_0 = 126.65$

Ainsi, les racines de $\zeta(L)$ correspondent aux points d'intersection entre \bar{M}_S et $\zeta(L)$.

On a : $\zeta(L) = L(-\frac{\gamma}{K} \eta_0 L + \gamma(\eta_0 - 1))$.

Il est évident que les racines de $\zeta(L)$ sont : $L_{\zeta 0} = 0$ et $L_{\zeta} = K(1 - \frac{1}{\eta_0})$ (racine du modèle 3.2 avec $M_S = 0$).

1. Si $\eta_0 < 1$, la parabole $\zeta(L)$ admet une racine nulle et une racine négative ($L_\zeta < 0$). Le terme de plus haut degré étant négatif, cela implique que l'équation $\zeta(L) = M_S$ n'admet pas de solution.
2. Si $\eta_0 > 1$, la parabole $\zeta(L)$ admet une racine nulle et une racine positive ($L_\zeta > 0$). Ce qui implique que l'équation $\zeta(L) = M_S$ admet deux solutions :
 $L_{M_S} < L_{max}$ et $L_{M_S} > L_{max}$; qui sont les points d'intersection entre la droite $y = M_S$ et les deux branches de la parabole $\zeta(L)$.

Somme toute,

- pour $\eta_0 \leq 1$ ou $M_S > \max(\zeta(L))$, l'équilibre trivial $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$ est l'unique équilibre.
- pour $\eta_0 > 1$ et $M_S < \max(\zeta(L))$ on a trois équilibres : l'équilibre trivial $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$ et les équilibres positifs $Z_1^* = (L_{1M_S}^*, M_{1M_S}^*, V_{1M_S}^*, F_{1M_S}^*)$ et $Z_2^* = (L_{2M_S}^*, M_{2M_S}^*, V_{2M_S}^*, F_{2M_S}^*)$ tels que
 $0 \leq L_{1M_S}^* < L_{max} < L_{2M_S}^* \leq K(1 - \frac{1}{\eta_0})$
avec $L_{max} = \frac{K}{2}(1 - \frac{1}{\eta_0})$

3.4.2 Stabilité des équilibres du modèle pour la TIS

La stabilité locale des équilibres peut être déduite de la Jacobienne du système 3.5 évaluée en ces points d'équilibre :

$$\begin{aligned}
J_1 = D_{F_1}(Z) &= \begin{pmatrix} -\frac{\beta F}{K} - (\mu_L + v_L) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & \frac{v_F M_S}{(M + M_S)^2} V & \frac{v_F M}{(M + M_S)} & -\mu_F \end{pmatrix} \\
&= \begin{pmatrix} -\frac{\beta}{K} \frac{v_F v_L (1-m)}{\mu_F (\mu_F + v_F)} \frac{M}{(M + M_S)} L - (\mu_L + v_L) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & \frac{v_F v_L (1-m)}{(\mu_F + v_F)} \frac{M_S}{(M + M_S)^2} L & \frac{v_F M}{M + M_S} & -\mu_F \end{pmatrix} \\
J_1 = D_{F_1}(Z) &= \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(1 + \frac{\eta_0}{K} \frac{\gamma L^2}{(\gamma L + M_S)}) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & \eta_0 \frac{\mu_F (\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L + M_S)^2} L & \frac{v_F \gamma L}{(\gamma L + M_S)} & -\mu_F \end{pmatrix}
\end{aligned}$$

Aux équilibres du modèle TIS on à la Jacobienne $J_1(Z^*)$

$$J_1(Z^*) = \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L)(1 + \frac{\eta_0}{K} \frac{\gamma L^{*2}}{(\gamma L^* + M_S)}) & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1 - m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & \eta_0 \frac{\mu_F (\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L^* + M_S)^2} L^* & \frac{v_F \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & -\mu_F \end{pmatrix}$$

Stabilité locale de l'équilibre $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$

Évaluons J_1 au point d'équilibre $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$

$$J_1(Z_0^*) = \left(\begin{array}{ccc|c} -(\mu_L + v_L) & 0 & 0 & \beta \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & -\mu_F \end{array} \right)$$

La Jacobienne J_1 au point d'équilibre $Z_0^* = (0, 0, 0, 0)$ est triangulaire par bloc. Ses valeurs propres sont donc les éléments diagonaux :

$$\begin{cases} \lambda_1 = -(\mu_L + v_L) < 0 \\ \lambda_2 = -\mu_M < 0 \\ \lambda_3 = -(\mu_F + v_F) < 0 \\ \lambda_4 = -\mu_F < 0 \end{cases}$$

D'après le théorème de Hartman-Grobman, le point d'équilibre Z_0^* est donc localement asymptotiquement stable.

Stabilité locale des équilibres positifs Z_1^* et Z_2^*

Aux équilibres positifs, la Jacobienne $J_1(Z^*)$ devient :

$$J_1(Z^*) = \left(\begin{array}{ccc|c} -(\mu_L + v_L) \frac{\eta_0 \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ \hline 0 & \eta_0 \frac{\mu_F(\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L^* + M_S)^2} L^* & \frac{v_F \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & -\mu_F \end{array} \right)$$

Car les équilibres positifs vérifient :

$$\begin{aligned} M_S = -\frac{\gamma}{K} \eta_0 L^{*2} + \gamma(\eta_0 - 1)L^* &\implies (\gamma L^* + M_S) = -\frac{\eta_0}{K} \gamma L^{*2} + \eta_0 \gamma L^* \\ &\implies \frac{\eta_0}{K} \frac{\gamma L^{*2}}{(\gamma L^* + M_S)} = \left(\frac{\gamma \eta_0 L^*}{(\gamma L^* + M_S)} - 1 \right) \end{aligned}$$

La décomposition de $J_1(X_1^*)$ par bloc donne :

$$\left(\begin{array}{cc|cc} -(\mu_L + v_L) \frac{\eta_0 \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & 0 & 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ v_L m & -\mu_M & 0 & 0 \\ \hline v_L(1-m) & 0 & -(\mu_F + v_F) & 0 \\ 0 & \eta_0 \frac{\mu_F(\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L^* + M_S)^2} L^* & \frac{v_F \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & -\mu_F \end{array} \right)$$

$$A_2 = \begin{pmatrix} -(\mu_L + v_L) \frac{\eta_0 \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & 0 \\ v_L m & -\mu_M \end{pmatrix}; B_2 = \begin{pmatrix} 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}; C_2 = \begin{pmatrix} v_L(1-m) & 0 \\ 0 & \eta_0 \frac{\mu_F(\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L^* + M_S)^2} L^* \end{pmatrix}$$

Il est évident que A_2 est Metzler stable. Vérifions si $D_2 - C_2 A_2^{-1} B_2$ est Metzler stable.

$$D_2 - C_2 A_2^{-1} B_2 = \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & 0 \\ \frac{v_F \gamma L^*}{(\gamma L^* + M_S)} & -\mu_F \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} v_L(1-m) & 0 \\ 0 & \eta_0 \frac{\mu_F(\mu_L + v_L)}{\beta} \frac{M_S}{(\gamma L^* + M_S)^2} L^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -\frac{(M_S + \gamma L)}{\eta_0(\mu_L + v_L)\gamma L^*} & 0 \\ -\frac{(M_S + \gamma L^*)}{\eta_0(\mu_L + v_L)L^*} & -\frac{1}{\mu_M} \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & \beta(1 - \frac{L^*}{K}) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$D_2 - C_2 A_2^{-1} B_2 = \begin{pmatrix} -(\mu_F + v_F) & \frac{\mu_F(\mu_F + v_F)}{v_F} \frac{(M_S + \gamma L^*)}{\gamma L^*} (1 - \frac{L^*}{K}) \\ \frac{v_F \gamma L^*}{(M_S + \gamma L^*)} & \mu_F (\frac{M_S}{(M_S + \gamma L^*)} (1 - \frac{L^*}{K}) - 1) \end{pmatrix}$$

La condition de stabilité est :

$$\begin{cases} -(\mu_F + v_F) + \mu_F (\frac{M_S}{(M_S + \gamma L^*)} (1 - \frac{L^*}{K}) - 1) < 0 \\ \frac{M_S}{(M_S + \gamma L^*)} (1 - \frac{L^*}{K}) - 1 + (1 - \frac{L^*}{K}) < 0 \end{cases}$$

Je n'ai pas achevé la démonstration de la stabilité des équilibres positifs mais pour de bonnes raisons logiques et numériques, je postule :

1. Si $\eta_0 \leq 1$ ou $M_S > \max(\zeta(L))$ l'équilibre trivial Z_0^* est l'unique point d'équilibre du système 3.5 et Z_0^* est localement asymptotiquement stable.
2. Si $\eta_0 > 1$ et $M_S < \max(\zeta(L))$, le système 3.5 admet en plus de Z_0^* qui est localement asymptotiquement stable, deux équilibres endémiques :
 - l'équilibre endémique Z_1^* avec $L_{M_S}^* < \frac{K}{2}(1 - \frac{1}{\eta_0})$ qui est instable ;
 - l'équilibre endémique Z_2^* avec $L_{M_S}^* > \frac{K}{2}(1 - \frac{1}{\eta_0})$ qui est localement asymptotiquement stable.

3.5 Simulations

A partir des données expérimentales recueillies dans la littérature décrite dans la section 2.3, nous avons établi une liste de valeurs pour les différents paramètres à des fins de simulations numériques, décrite dans le tableau 3.2.

TABLE 3.2 – Liste des paramètres et de leurs valeurs utilisées dans les simulations numériques pour *Drosophila suzukii*.

Paramètre	description	unité	valeurs
β	taux de ponte	(/F/j)	6
K	capacité de charge	(larve)	1000
μ_L	taux de mortalité des larves	(/jour)	0.36/13.5
μ_F	taux de mortalité des femelles	(/jour)	1/63
μ_M	taux de mortalité des mâles	(/jour)	1/63
v_L	taux de maturation des larves	(/jour)	1/13.5
v_F	taux d'accouplement	(/jour)	0.5
m	sex-ratio, <i>proportion de mâles</i>	(sans unité)	0.5

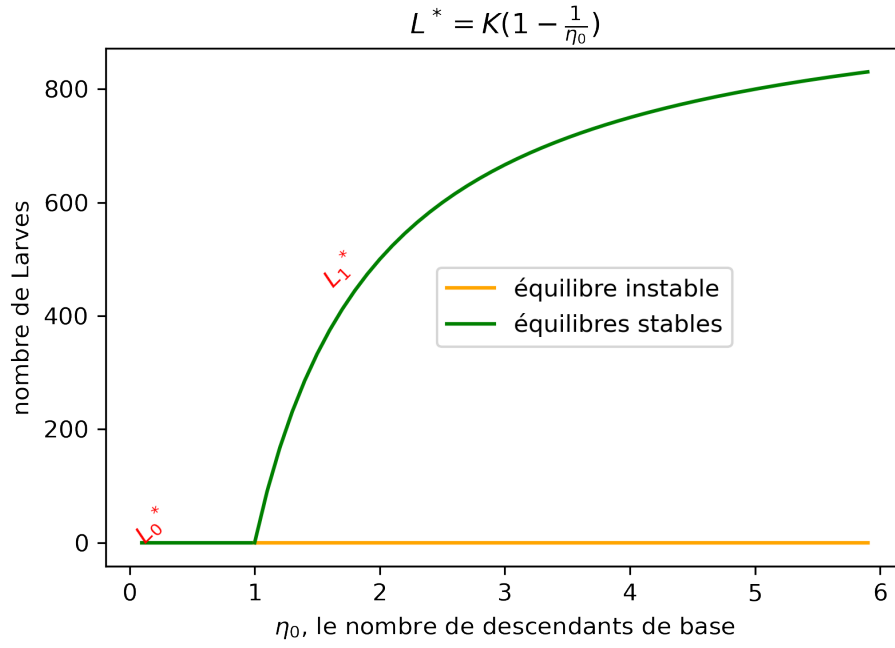


FIGURE 3.4 – Diagramme de bifurcation des équilibres du modèle de base 3.2 en fonction du nombre de descendants de base η_0 (les états stables sont en (vert) et les états instables en (orange)).

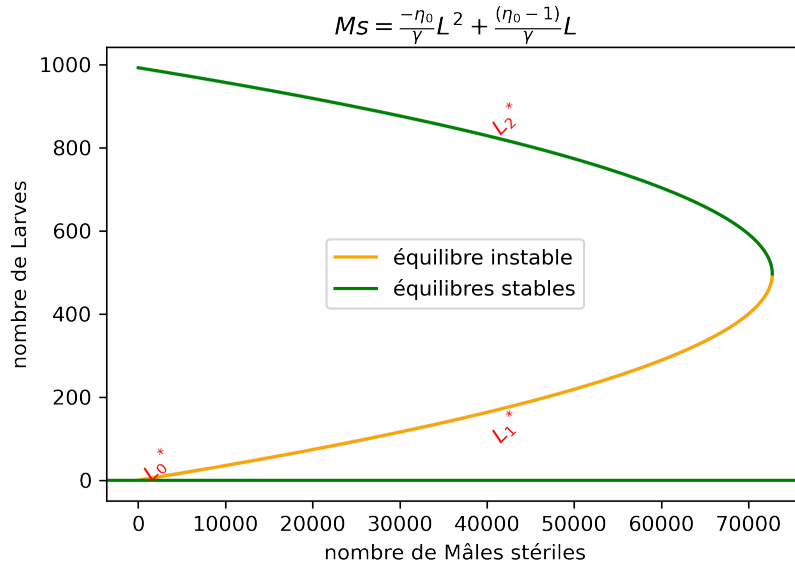


FIGURE 3.5 – Diagramme de bifurcation des équilibres du modèle avec TIS 3.5 en fonction du nombre de mâles stériles \bar{M}_S (les équilibres stables sont en (vert) et les équilibres instables en (orange)).

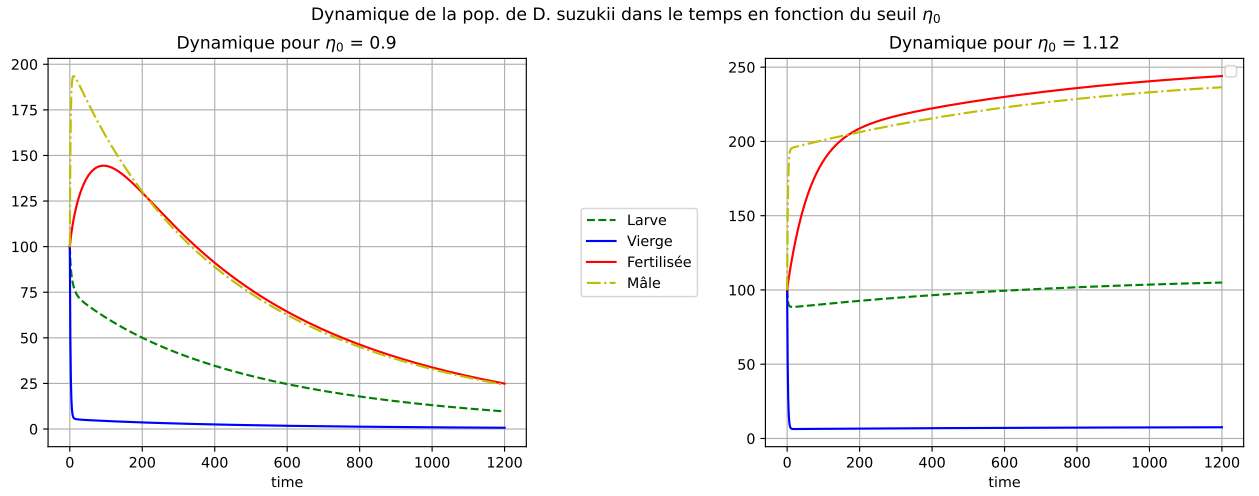


FIGURE 3.6 – Simulation de l'évolution de population de base de *Drosophila sukukii*, en fonction du nombre de descendants de base η_0 , pour modèle de base 3.2

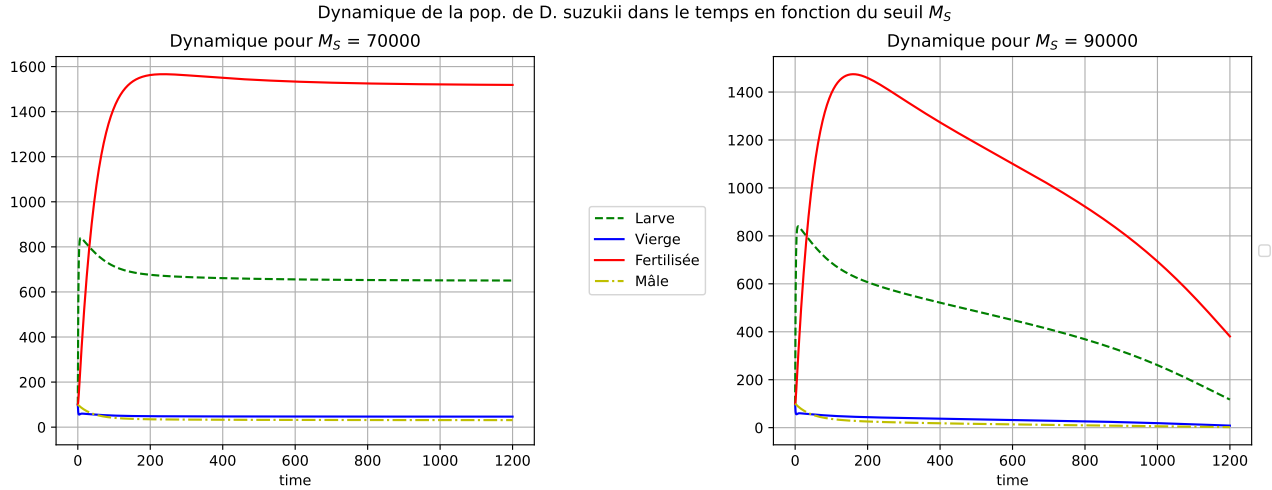


FIGURE 3.7 – Simulation de l'évolution de population de base de *Drosophila sukukii*, en fonction du nombre de mâles stériles en dessus ($M_S = 90.000$) et en dessous ($M_S = 70.000$) du seuil $M_{Smax} = 77409.5$, pour le modèle avec TIS 3.5

Chapitre 4

Conclusion et perspectives

Afin de développer la technique de l'insecte stérile (TIS) pour *D. suzukii*, nous avons construit dans ce travail, des modèles continus à partir d'un système d'équation différentiel ordinaire (EDO) qui simule la dynamique de la population de *D. suzukii* dans un espace contrôlé. Dans un premier temps, nous avons proposé un modèle de base dont l'analyse a mis en évidence un seuil pour le nombre de descendant de base (N_0), en dessous duquel on observe une extinction de la population. Cette étude analytique a été illustrée par des simulations numériques.

Dans un second temps, nous avons introduit dans le modèle de base, des insectes stériles en tant qu'agents de perturbation de l'accouplement. L'analyse théorique du second modèle ainsi construit a permis d'identifier deux valeurs seuils pour le nombre de mâle stérile à lâcher pour atteindre un équilibre endémique stable. Le premier seuil, M_{Smax} , correspond à une quantité minimal de mâles stériles nécessaire pour un contrôle efficace de la population de *D. suzukii*. Le second seuil correspond à la quantité de mâles stériles pour atteindre un équilibre positif dont je postule que la stabilité locale asymptotique, n'est garantie que pour $L_{MS} > \frac{K}{2}(1 - \frac{1}{\eta_0})$. Le seuil d'extinction du modèle de base ($N_0 = 1$) est valable pour ce modèle aussi. Le point d'équilibre nul étant toujours stable. Cette bistabilité signifie qu'on est en mesure d'utiliser les lâchers pour contrôler de petite invasion mais pas les grandes. Ainsi, la technique de l'insecte stérile (TIS) ne peut conduire la population de *D. suzukii* à l'extinction, que pour un nombre de mâles stérile $\bar{M}_S > M_{Smax}$ et un nombre de larve $L_{MS} < \frac{K}{2}(1 - \frac{1}{\eta_0})$.

La prochaine étape de ce travail consistera à compléter l'analyse de stabilité des équilibre théorique du modèle TIS, à étudier les stabilités globales puis à reprendre le même processus en intégrant les migrations. Enfin, il serait intéressant d'utiliser des expériences de terrain pour valider les paramètres de seuil à travers des analyses de sensibilités.

Bibliographie

- [1] Roumen ANGUELOV, Claire DUFOURD et Yves DUMONT. “Mathematical model for pest–insect control using mating disruption and trapping”. In : *Applied Mathematical Modelling* 52 (déc. 2017), p. 437-457. ISSN : 0307904X. DOI : [10.1016/j.apm.2017.07.060](https://doi.org/10.1016/j.apm.2017.07.060). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0307904X17305085> (visité le 15/03/2022).
- [2] Frank W. AVILA et al. “Insect Seminal Fluid Proteins: Identification and Function”. In : *Annual review of entomology* 56 (2011), p. 21-40. ISSN : 0066-4170. DOI : [10.1146/annurev-ento-120709-144823](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144823). URL : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3925971/> (visité le 01/06/2022).
- [3] H.J. BARCLAY. “Mathematical models for the use of sterile insects”. In : *Sterile Insect Technique . Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*, 2005.
- [4] Anis BEN DHAHBI et al. “Mathematical Modelling of the Sterile Insect Technique Using Different Release Strategies”. In : *Mathematical Problems in Engineering* 2020 (7 nov. 2020), e8896566. ISSN : 1024-123X. DOI : [10.1155/2020/8896566](https://doi.org/10.1155/2020/8896566). URL : <https://www.hindawi.com/journals/mpe/2020/8896566/> (visité le 07/06/2022).
- [5] Mark Q BENEDICT. “Sterile Insect Technique: Lessons From the Past”. In : *Journal of Medical Entomology* 58.5 (1^{er} sept. 2021), p. 1974-1979. ISSN : 0022-2585. DOI : [10.1093/jme/tjab024](https://doi.org/10.1093/jme/tjab024). URL : <https://doi.org/10.1093/jme/tjab024> (visité le 02/06/2022).
- [6] Yongzhuo CHEN et al. “Effects of Irradiated Sterile Male and Mating Sequence on the Fertility of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)”. In : *Journal of Insect Science* 22.1 (1^{er} jan. 2022), p. 22. ISSN : 1536-2442. DOI : [10.1093/jisesa/ieac009](https://doi.org/10.1093/jisesa/ieac009). URL : <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieac009> (visité le 31/05/2022).
- [7] V. DEKUMBIŠ et al. *Guide technique pour la gestion de *Drosophila suzukii* dans les cultures de baies*. Agroscope, 2020. DOI : [10.34776/AT357F](https://doi.org/10.34776/AT357F). URL : <https://ira.agroscope.ch/fr-CH/publication/45314> (visité le 02/06/2022).

- [8] V. A. DYCK, J. HENDRICHS et A. S. ROBINSON, éd. *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*. 2^e éd. Boca Raton : CRC Press, 6 jan. 2021. 1216 p. ISBN : 9781003035572. DOI : [10.1201/9781003035572](https://doi.org/10.1201/9781003035572).
- [9] Lisa M. EMILJANOWICZ et al. "Development, Reproductive Output and Population Growth of the Fruit Fly Pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on Artificial Diet". In : *Journal of Economic Entomology* 107.4 (août 2014), p. 1392-1398. ISSN : 0022-0493, 1938-291X. DOI : [10.1603/EC13504](https://doi.org/10.1603/EC13504). URL : <https://bioone.org/journals/journal-of-economic-entomology/volume-107/issue-4/EC13504/Development-Reproductive-Output-and-Population-Growth-of-the-Fruit-Fly/10.1603/EC13504.full> (visité le 31/05/2022).
- [10] Yulin GAO et al. "A decade of leafminer invasion in China: lessons learned". In : *Pest Management Science* 73.9 (2017), p. 1775-1779. ISSN : 1526-4998. DOI : [10.1002/ps.4591](https://doi.org/10.1002/ps.4591). URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.4591> (visité le 02/06/2022).
- [11] Eun Ju HWANG et al. "Year-round trap capture of the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), in Korean strawberry greenhouses". In : *Journal of Asia-Pacific Entomology* 23.1 (1^{er} avr. 2020), p. 204-213. ISSN : 1226-8615. DOI : [10.1016/j.aspen.2020.01.004](https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.01.004). URL : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1226861519307721> (visité le 31/05/2022).
- [12] Daniela Fernanda KLESENER et al. "Population fluctuation and infestation of *Drosophila suzukii* in berry crops in Southern Brazil". In : *African Journal of Agricultural Research* 13.11 (15 mars 2018), p. 499-511. ISSN : 1991-637X. DOI : [10.5897/AJAR2018.12999](https://doi.org/10.5897/AJAR2018.12999). URL : <https://academicjournals.org/journal/AJAR/article-abstract/586892156276> (visité le 01/06/2022).
- [13] Alexandra P. KRÜGER et al. "Radiation effects on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) reproductive behaviour". In : *Journal of Applied Entomology* 143.1 (2019), p. 88-94. ISSN : 1439-0418. DOI : [10.1111/jen.12563](https://doi.org/10.1111/jen.12563). URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jen.12563> (visité le 31/05/2022).
- [14] D. R. LANCE et D. O. MCINNIS. "Biological Basis of the Sterile Insect Technique". In : *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*. Sous la dir. de V. A. DYCK, J. HENDRICHS et A.S. ROBINSON. Dordrecht : Springer

Netherlands, 2005, p. 69-94. ISBN : 9781402040511. DOI : [10.1007/1-4020-4051-2_3](https://doi.org/10.1007/1-4020-4051-2_3).
URL : https://doi.org/10.1007/1-4020-4051-2_3 (visité le 02/06/2022).

- [15] Aaron B. LANGILLE, Ellen M. ARTECA et Jonathan A. NEWMAN. “The impacts of climate change on the abundance and distribution of the Spotted Wing Drosophila (*Drosophila suzukii*) in the United States and Canada”. In : *PeerJ* 5 (6 avr. 2017), e3192. ISSN : 2167-8359. DOI : [10.7717/peerj.3192](https://doi.org/10.7717/peerj.3192). URL : <https://peerj.com/articles/3192> (visité le 01/06/2022).
- [16] Geneviève LANOUELLE et al. “The sterile insect technique for the management of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*: Establishing the optimum irradiation dose”. In : *PLOS ONE* 12.9 (28 sept. 2017), e0180821. ISSN : 1932-6203. DOI : [10.1371/journal.pone.0180821](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180821). URL : <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0180821> (visité le 31/05/2022).
- [17] Gaëlle LE GOFF et Frédérique HILLIOU. “Resistance evolution in *Drosophila*: the case of CYP6G1”. In : *Pest Management Science* 73.3 (2017), p. 493-499. ISSN : 1526-4998. DOI : [10.1002/ps.4470](https://doi.org/10.1002/ps.4470). URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.4470> (visité le 02/06/2022).
- [18] Heather LEACH et al. “Predicting Within- and Between-Year Variation in Activity of the Invasive Spotted Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) in a Temperate Region”. In : *Environmental Entomology* 48.5 (30 sept. 2019), p. 1223-1233. ISSN : 0046-225X. DOI : [10.1093/ee/nvz101](https://doi.org/10.1093/ee/nvz101). URL : <https://doi.org/10.1093/ee/nvz101> (visité le 31/05/2022).
- [19] Jana C LEE et al. “Biological Control of Spotted-Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae)—Current and Pending Tactics”. In : *Journal of Integrated Pest Management* 10.1 (1^{er} jan. 2019), p. 13. ISSN : 2155-7470. DOI : [10.1093/jipm/pmz012](https://doi.org/10.1093/jipm/pmz012). URL : <https://doi.org/10.1093/jipm/pmz012> (visité le 31/05/2022).
- [20] Katerina NIKOLOULI et al. “Sterile insect technique and Wolbachia symbiosis as potential tools for the control of the invasive species *Drosophila suzukii*”. In : *Journal of Pest Science* 91.2 (1^{er} mars 2018), p. 489-503. ISSN : 1612-4766. DOI : [10.1007/s10340-017-0944-y](https://doi.org/10.1007/s10340-017-0944-y). URL : <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0944-y> (visité le 02/06/2022).
- [21] Michael ØRSTED et al. “Global analysis of the seasonal abundance of the invasive pest *Drosophila suzukii* reveal temperature extremes determine population activity potential”. In : *Pest Management Science* 77.10 (2021), p. 4555-4563. ISSN : 1526-4998. DOI : [10.1002/ps.5944](https://doi.org/10.1002/ps.5944).

1002/ps.6494. URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.6494> (visit  le 31/05/2022).

- [22] Pauline PASSERI. “ tude de l’efficacit  du parasito de *Ganaspis cf. brasiliensis* pour la gestion de *Drosophila suzukii*, ravageur invasif en culture de fraise sous abri”. other. Centre technique interprofessionnel des fruits et l gumes (CTIFL), Centre de Balandran, 751 chemin de Balandran, 30127 Bellegarde, 5 sept. 2019. URL : <https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02335876> (visit  le 31/05/2022).
- [23] Ferdinand PFAB. “Mathematical models for host-parasitoid interactions and biological control of *Drosophila suzukii*”. In : *undefined* (2017). URL : <https://www.semanticscholar.org/paper/Mathematical-models-for-host-parasitoid-and-control-Pfab/b886b4a78f908086f64d5a8ca534d69d61d96997> (visit  le 31/05/2022).
- [24] David PIMENTEL. “Pesticides and Pest Control”. In : *Integrated Pest Management: Innovation-Development Process: Volume 1*. Sous la dir. de Rajinder PESHIN et Ashok K. DHAWAN. Dordrecht : Springer Netherlands, 2009, p. 83-87. ISBN : 9781402089923. DOI : [10.1007/978-1-4020-8992-3_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_3). URL : https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_3 (visit  le 02/06/2022).
- [25] Blandine POLTURAT et al. “Projet *Drosophila suzukii* : connaissance du ravageur, caract risation du risque et  valuation de m thodes de protection”. In : *Innovations Agronomiques* 63 (2018), p. 1-12. DOI : [10.15454/1.5191160549518118E12](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01830335). URL : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01830335> (visit  le 31/05/2022).
- [26] Mathilde POYET. “L’opportunit  de niche favorise l’invasion de *Drosophila suzukii* en France”. Th se de doct. Universit  Claude Bernard - Lyon I, 23 sept. 2014. URL : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01128298> (visit  le 02/06/2022).
- [27] Dalila RENDON et al. “Survival and Fecundity Parameters of Two *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Morphs on Variable Diet Under Suboptimal Temperatures”. In : *Journal of Insect Science* 18.6 (1 r nov. 2018), p. 8. ISSN : 1536-2442. DOI : [10.1093/jisesa/iey113](https://doi.org/10.1093/jisesa/iey113). URL : <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey113> (visit  le 01/06/2022).
- [28] Justin M. RENKEMA et Andrew G. S. CUTHBERTSON. “Impact of multiple natural enemies on immature *Drosophila suzukii* in strawberries and blueberries”. In : *BioControl* 63.5 (1 r oct. 2018), p. 719-728. ISSN : 1573-8248. DOI : [10.1007/s10526-018-9874-8](https://doi.org/10.1007/s10526-018-9874-8). URL : <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9874-8> (visit  le 31/05/2022).

- [29] Santosh REVADI et al. "Sexual Behavior of *Drosophila suzukii*". In : *Insects* 6.1 (mars 2015), p. 183-196. ISSN : 2075-4450. DOI : [10.3390/insects6010183](https://doi.org/10.3390/insects6010183). URL : <https://www.mdpi.com/2075-4450/6/1/183> (visité le 31/05/2022).
- [30] Luca ROSSINI et al. "Modelling *Drosophila suzukii* Adult Male Populations: A Physiologically Based Approach with Validation". In : *Insects* 11.11 (nov. 2020), p. 751. ISSN : 2075-4450. DOI : [10.3390/insects11110751](https://doi.org/10.3390/insects11110751). URL : <https://www.mdpi.com/2075-4450/11/11/751> (visité le 07/06/2022).
- [31] Peter W. SHEARER et al. "Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival". In : *BMC Ecology* 16.1 (22 mars 2016), p. 11. ISSN : 1472-6785. DOI : [10.1186/s12898-016-0070-3](https://doi.org/10.1186/s12898-016-0070-3). URL : <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0070-3> (visité le 01/06/2022).
- [32] Howard M A THISTLEWOOD et al. "Spatial Analysis of Seasonal Dynamics and Overwintering of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in the Okanagan-Columbia Basin, 2010–2014". In : *Environmental Entomology* 47.2 (5 avr. 2018), p. 221-232. ISSN : 0046-225X. DOI : [10.1093/ee/nvx178](https://doi.org/10.1093/ee/nvx178). URL : <https://doi.org/10.1093/ee/nvx178> (visité le 31/05/2022).
- [33] Samantha TOCHEN et al. "Temperature-Related Development and Population Parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on Cherry and Blueberry". In : *Environmental Entomology* 43.2 (1^{er} avr. 2014), p. 501-510. ISSN : 0046-225X. DOI : [10.1603/EN13200](https://doi.org/10.1603/EN13200). URL : <https://doi.org/10.1603/EN13200> (visité le 01/06/2022).
- [34] WEYDERT (C) TROTTIN CAUDAL (Y). *Drosophila Suzukii : connaissance du ravageur, moyens de protection - Bilan du projet Casdar 2013-2016*. 2016. URL : <https://plateforme-documentaire.ctifl.fr/Record.htm?idlist=1&record=19590462124913186449> (visité le 01/06/2022).
- [35] Samuel Bowong TSAKOU. "Contribution à la stabilisation et stabilité des systèmes non linéaires : Applications à des systèmes mécaniques et épidémiologiques". fr. Thèse de doct. Université Paul Verlaine - Metz, oct. 2003. URL : <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01775912> (visité le 06/06/2022).
- [36] Alicia WINKLER et al. "A review on temperature and humidity effects on *Drosophila suzukii* population dynamics". In : *Agricultural and Forest Entomology* 22.3 (2020), p. 179-192. ISSN : 1461-9563. DOI : [10.1111/afe.12381](https://doi.org/10.1111/afe.12381). URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/afe.12381> (visité le 31/05/2022).