

Synthèses

# Les maladies émergentes

Épidémiologie chez le végétal,  
l'animal et l'homme

Jacques Barnouin et Ivan Sache, coordinateurs



éditions  
**Quæ**

## *Collection Synthèses*

Le système alimentaire mondial : concepts et méthodes, analyses et dynamiques

Jean-Louis Rastoin et Gérard Ghersi

2010, 584 p.

Gestion participative des forêts d'Afrique centrale

Daou Véronique Joiris, Patrice Bigombé Logo, coord.

2010, 248 p.

Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques – Faut-il avoir peur des invasions biologiques ?

Jean-Nicolas Beisel et Christian Lévêque

2010, 248 p.

Les espaces du vent

Jean Riser

2010, 264 p.

Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés

Robert Barbault et Martine Atramentowicz, coord.

2010, 192 p.

© Éditions Quæ, 2010

ISBN : 978-2-7592-0510-3

ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

## Mouches des fruits invasives : l'exemple du genre *Bactrocera*

Serge QUILICI, Pierre-François DUYCK

### » Motivations et objectifs

Les espèces invasives (chapitre 5) peuvent être définies comme des espèces exotiques qui s'étendent à partir d'un point d'introduction situé en dehors de leur aire de répartition et deviennent abondantes (Kolar et Lodge, 2001). En raison de leur impact sur la biodiversité, les invasions biologiques sont de plus en plus considérées comme l'une des composantes du changement global (Vitousek *et al.*, 1996). La plupart des introductions à longue distance d'espèces non natives dans de nouveaux espaces sont le résultat direct ou indirect d'activités humaines. Ainsi, l'agriculture favorise l'établissement d'espèces exotiques directement par le transport des marchandises et indirectement par la création de sites propices à la colonisation. Une fois une espèce exotique établie, son éradication est souvent impossible et la mise en place de méthodes de lutte, quand elle est possible, est souvent difficile et coûteuse ; la prédiction des invasions représente donc un enjeu important (Williamson, 1996 ; Kolar et Lodge, 2001).

Au sein des diptères, la famille des Tephritidae (dont les représentants sont communément appelés « mouches des fruits ») constitue un groupe de ravageurs d'importance économique mondiale. Cette famille comprend quelque 4 000 espèces regroupées en environ 500 genres. Les larves de la plupart des espèces se développent dans les fruits, environ 35 % des espèces s'attaquant aux fruits charnus, dont ceux de nombreuses espèces fruitières cultivées (White et Elson-Harris, 1992). À l'aide de leur ovipositeur, les femelles déposent sous l'épiderme des fruits leurs œufs, d'où éclosent rapidement les asticots qui vont se nourrir de la pulpe. Ils constituent surtout une voie d'entrée pour divers agents pathogènes qui ne tardent pas à entraîner la pourriture du fruit. En fin de développement larvaire, les larves âgées quittent le fruit avant de s'enfoncer à faible profondeur dans le sol où s'effectue la nymphose.

Les espèces les plus nuisibles à l'agriculture sont responsables de dégâts directs, mais aussi de pertes à l'export liées aux restrictions de quarantaine et pouvant être considérables. Ainsi, l'incursion de *Bactrocera papayae* (Drew & Hancock) dans le Nord du Queensland au milieu des années 1990 a-t-elle causé des pertes atteignant 100 millions de dollars australiens, principalement du fait de la perte de marchés à l'export (Allwood et Drew, 1997). L'installation permanente de la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), en Californie et dans les États du Sud des États-Unis, se traduirait par des pertes annuelles évaluées à plus d'un milliard de dollars américains (Andrew *et al.*, 1978).

Si certaines espèces, comme *C. capitata*, ont historiquement colonisé plusieurs continents et présentent une très large distribution géographique, on a assisté au cours des dernières décennies à une multiplication des cas d'introduction de mouches des fruits exotiques de par le monde.

De nombreux facteurs influencent très certainement cette augmentation des cas d'introduction suivis d'établissement. Ainsi, l'augmentation considérable des flux de voyageurs et de marchandises à travers le monde a probablement joué un rôle majeur. Par ailleurs, les changements de direction des flux commerciaux liés à la libéralisation du commerce mondial ont également multiplié les nouvelles voies possibles de colonisation pour un certain nombre d'espèces.

À l'occasion de ces introductions de Tephritidae exotiques, des déplacements d'espèces sont couramment observés, à propos desquels se posent un certain nombre de questions scientifiques. Ainsi, on peut par exemple s'interroger sur l'existence d'une compétition interspécifique entre les espèces résidentes et les espèces introduites, ainsi que sur les caractéristiques biologiques ou comportementales permettant à une espèce de devenir dominante par rapport à d'autres dans un contexte écologique donné.

L'objectif de cette synthèse est de décrire les cas d'installation d'espèces exotiques ayant colonisé de nouvelles aires au cours des dernières décennies, de recenser les cas de déplacements d'espèces faisant suite à ces introductions et de faire un point de l'état des connaissances sur les caractéristiques biologiques semblant favoriser les capacités invasives au sein de ce groupe de ravageurs. On se focalisera en particulier sur le genre *Bactrocera*, d'origine asiatique, au sein duquel on trouve plusieurs espèces qui se sont révélées récemment invasives. Les méthodes visant à prévenir, détecter précocement ou gérer de telles introductions seront brièvement décrites.

Enfin, les perspectives de nouveaux risques d'introduction d'espèces invasives ou d'extension de leur aire géographique seront évoquées, notamment dans le contexte général du réchauffement climatique que connaît la planète.

## ► Méthodologie et résultats

### Quelques exemples de *Bactrocera* spp. invasives

Plusieurs cas d'introduction d'espèces du genre *Bactrocera* hors de leur aire d'origine ont été recensés au cours des trois dernières décennies. Au sein de ce genre, le vaste complexe « *Bactrocera dorsalis* » regroupe 75 espèces parmi lesquelles neuf,

dont *B. dorsalis* (Hendel) (*sensu stricto*), sont considérées d'importance économique majeure. Quelques-unes d'entre elles, telles que *B. dorsalis* s.s., *B. carambolae* (Drew & Hancock), *B. philippinensis* (Drew & Hancock) et *B. papayae*, ont une aire de distribution en expansion (Clarke *et al.*, 2005).

Ainsi, *B. carambolae* a probablement été introduite au Surinam dans les années 1960 ou 1970 à partir d'une origine indonésienne (Malavasi *et al.*, 2000). Il s'agit d'une espèce à large polyphagie, puisqu'on lui connaît 77 plantes hôtes, réparties en 50 genres et 27 familles. Dans sa zone d'origine, en Asie du Sud-Est, elle commet ainsi des dégâts sur treize espèces fruitières commercialisées (Clarke *et al.*, 2005) alors qu'au Surinam, pendant sa phase de colonisation, elle était signalée sur huit fruits hôtes commercialisés, et notamment sur carambole (Van Sauers Müller, 1991). L'espèce s'est rapidement répandue dans les régions voisines (Guyane française, Guyana, frontière brésilienne) et a fait l'objet au cours des années 1990 d'un programme régional visant à l'éradiquer du continent américain (Malavasi *et al.*, 2000). Ce programme faisait appel à une combinaison de méthodes complémentaires : destruction de fruits tombés, utilisation d'appâts empoisonnés localisés (attractif alimentaire + insecticide) et pratique de la MAT (« *Male Annihilation Technique* ») à l'aide de blocs imprégnés d'une para-phéromone (le méthyl-eugénol) et d'insecticide. Bien qu'une forte réduction des populations ait été enregistrée, ce programme ne put malheureusement, faute de moyens, être mené jusqu'à son terme. Depuis, les populations se sont reconstituées dans les pays concernés et la distribution géographique de l'espèce s'étend dans le Nord-Est du Brésil.

Alors qu'un large programme de lutte contre *B. zonata* était en cours à l'île Maurice, le réseau de piégeage sexuel en place permit en 1996 la détection de *B. dorsalis* (*sensu stricto*) à proximité de l'aéroport de Plaisance. Cette détection très précoce fut suivie d'un programme de lutte intensive qui permit en quelques mois l'élimination de cette population par l'utilisation conjointe des méthodes mentionnées plus haut (Seewooruthun *et al.*, 2000).

Cette même espèce du complexe *B. dorsalis* apparut également à Tahiti en 1996 (Allwood et Drew, 1997). Un programme de lutte fut initié quelques temps plus tard, mais sa distribution géographique déjà large à Tahiti et la difficulté d'établir un système de quarantaine performant entre les archipels et îles composant la Polynésie française ne permirent pas un contrôle efficace. Depuis, l'espèce s'est largement répandue dans différentes îles polynésiennes (Vargas *et al.*, 2007).

Plus récemment, *B. invadens* (Drew *et al.*), espèce originaire du Sri Lanka, était signalée au Kenya en 2003 avant même sa description en 2005 (Drew *et al.*, 2005). En l'espace de deux ans, elle se répandit dans un grand nombre de pays africains de la ceinture tropicale, aussi bien en Afrique de l'Est qu'en Afrique centrale, puis en Afrique de l'Ouest. Dans de nombreux pays, comme au Sénégal (rapport de mission, Quilici, 2006), elle hypothèque les possibilités d'exportation de mangues africaines vers les marchés européen et américain. Les premières études réalisées dans divers pays africains font état d'une gamme de plantes hôtes relativement large incluant des espèces cultivées ou non (Vayssières *et al.*, 2005 ; Ekesi *et al.*, 2006 ; Mwatawala *et al.*, 2006). L'espèce semble avoir aisément déplacé les diverses espèces de *Ceratitis* indigènes dans les pays africains concernés, notamment dans les zones de basse altitude à climat tropical.

*Bactrocera zonata* (Saunders), originaire d'Asie du Sud-Est, a été signalée en 1987 à l'île Maurice, où elle s'est rapidement répandue dans la plupart des zones cultivées (White *et al.*, 2000). Dans l'île voisine de la Réunion, un réseau de piégeage de surveillance a été installé peu après, en vue de détecter précocement toute introduction dans l'île. Une première détection en 1991 fut suivie de détections localisées, en effectifs très faibles, suivies dans tous les cas d'interventions rapides de lutte visant à l'élimination de chaque foyer détecté. Ainsi, jusqu'en 2000, l'espèce put être contenue, tous les foyers détectés étant rapidement éliminés. Toutefois, en 2000, des captures furent enregistrées dans la partie nord du réseau de piégeage, et la tentative d'éradication qui se poursuit pendant deux ans fut malheureusement un échec (Hurtrel *et al.*, 2002). L'espèce s'est ensuite rapidement répandue dans les diverses zones de l'île, où elle constitue actuellement l'espèce dominante dans les zones de basse altitude (Quilici *et al.*, 2005). Plus récemment, elle a été signalée en Égypte, où elle a également trouvé des conditions propices à sa multiplication. Elle constitue aujourd'hui une menace sérieuse pour l'ensemble du Bassin méditerranéen.

L'apparition de foyers de diverses *Bactrocera* spp. est également récurrente chaque année sur le territoire des États-Unis. Ainsi, un effort important est-il consacré chaque année en Californie et en Floride à la détection et à l'élimination des foyers de diverses espèces de ce genre (notamment *B. dorsalis*, *B. zonata*...) (Gilbert et Bingham, 2005).

## Aptitudes à l'invasion : co-existence et compétition

L'analyse rétrospective de ces différents cas d'introduction et d'installation d'espèces exotiques montre que les cas de déplacements d'espèces ne sont pas réciproques (Duyck *et al.*, 2004). Ainsi, lorsque des cas de déplacements d'une espèce A par une espèce B sont recensés, on ne trouve jamais mention d'un déplacement s'effectuant dans l'autre sens. Le genre *Bactrocera* — ou du moins certaines espèces au sein du genre — semblent présenter à cet égard un potentiel invasif particulièrement fort (fig. 20.1).

L'étude détaillée de certains cas d'introductions suivis de déplacements d'espèces montre que l'introduction d'une nouvelle espèce ne se traduit généralement pas par des disparitions d'autres espèces, mais plutôt par une co-existence rendue possible par des niches écologiques liées au climat ou aux plantes hôtes (Duyck *et al.*, 2006a et 2008). Ainsi, à Hawaï, l'introduction de *B. dorsalis* en 1945 s'est apparemment traduite par une réduction de l'aire de distribution de *C. capitata* présente antérieurement. Celle-ci est surtout présente aujourd'hui en zones d'altitude, sauf dans le cas où une plante hôte particulièrement favorable, comme le caféier, permet son maintien en basse altitude.

À la Réunion, après son installation pérenne en 2000, *B. zonata* s'est trouvée en compétition avec *C. capitata* et avec la mouche du Natal, *C. rosa* (Karsch). Les préférences climatiques de cette dernière font qu'elle reste la seule espèce présente dans les zones d'altitude. Au contraire, la niche climatique de *B. zonata* semble recouper largement celle de *C. capitata* et le maintien de cette dernière semble plutôt favorisé par sa gamme de plantes hôtes, qui comprend un certain nombre d'espèces qu'elle est la seule espèce à exploiter (Duyck *et al.*, 2008).



l'ont montré des expérimentations réalisées en grandes cages. Enfin, chez certaines espèces, la production de phéromones de marquage déposées par les femelles après la ponte (ou la capacité à percevoir les phéromones émises par d'autres espèces) semble constituer une façon d'éviter la compétition interspécifique (Duyck *et al.*, 2006b).

## Prévention, surveillance et essais d'éradication

La prévention reste la méthode la plus efficace — et la moins coûteuse — pour éviter les dommages causés par les Tephritidae invasives. Les analyses de risque phytosanitaire (chapitre 32) peuvent permettre de mettre en évidence les circuits de marchandises et de voyageurs qui sont les plus à surveiller, et ainsi de concentrer les efforts des services nationaux de quarantaine.

Fort heureusement, pour les principales Tephritidae invasives (notamment dans le genre *Bactrocera*), on dispose d'attractifs sexuels, comme le méthyl-eugénol ou le cue-lure, attirant fortement et sélectivement les mâles de certaines espèces. Les réseaux de piégeage de surveillance reposent sur l'utilisation de ce type de pièges sexuels, selon une densité et une méthodologie dépendant du contexte local. L'installation et le suivi de tels réseaux sont d'une grande importance en termes de détection et prévention. Ils se heurtent toutefois fréquemment à l'absence de moyens suffisants destinés à prévenir les risques phytosanitaires, bien que le coût des actions curatives soit souvent bien supérieur. Au sein de ces réseaux, la densité de pièges est généralement augmentée à la suite d'une première détection, les pièges servant également à vérifier l'efficacité des actions de lutte ou d'éradication.

De tels réseaux de surveillance ne présentent réellement un intérêt que si des moyens sont immédiatement mobilisables pour le déclenchement rapide d'un programme de lutte en cas de détection. L'expérience de la Californie, par exemple, est à cet égard exemplaire. Des détections multiples de *Bactrocera* spp. y sont en effet enregistrées chaque année et suivies d'actions immédiates visant l'éradication des foyers alors qu'ils sont encore très limités. Ces actions de lutte font généralement appel à la panoplie complète des méthodes utilisables contre ce type de ravageurs, associant MAT, traitements localisés, destruction des fruits piqués, mise en place de quarantaines régionales, etc.

## ► Discussion

Comme on l'a évoqué précédemment, l'accroissement des flux internationaux de voyageurs et de marchandises constitue sans nul doute un facteur favorable à l'expansion des espèces de Tephritidae présentant des aptitudes invasives. La taille des propagules est sans doute rarement un facteur limitant dans le cas de mouches des fruits, un fruit infesté étant souvent capable de renfermer de nombreuses larves.

Dans un certain nombre de cas, une question restant ouverte est l'identification de l'événement initial conduisant à l'installation d'une nouvelle espèce. Ainsi, en Californie, la détection de foyers de *C. capitata* chaque année a longtemps suscité une

controverse pour savoir s'ils traduisaient l'existence d'une population autochtone en cours d'installation ou, au contraire, de nouvelles introductions récurrentes (Carey, 1991). De même, à la Réunion, on ignore encore si la période des années 1990 correspondait à la phase de latence d'une population de *B. zonata* en voie d'installation, mais demeurant à la limite du seuil de détection dans le réseau de piégeage, ou au contraire à des événements indépendants d'introduction à partir de l'île Maurice (Hurtrel *et al.*, 2002).

L'identification des principaux paramètres biologiques pouvant influencer le caractère invasif des Tephritidae, qui a fait l'objet d'études détaillées dans le cas du complexe de mouches des fruits polyphages présentes à l'île de la Réunion, demande à être confirmée par l'étude d'autres complexes et d'autres situations écologiques (Duyck *et al.*, 2004 ; 2006a, b ; 2007).

Par ailleurs, l'étude de la structure des écosystèmes où peut intervenir la compétition au sein d'une communauté de Tephritidae permettrait d'apporter un éclairage complémentaire. Ainsi, dans le cas des Tephritidae de la Réunion, mais sans doute aussi dans de nombreux autres cas d'invasions, on peut faire l'hypothèse que la pression en propagules des espèces envahissantes est concentrée dans un certain type d'habitat particulier. À la Réunion, il s'agit plutôt des zones cultivées de basse altitude où la densité de population humaine, et donc le risque d'importation de fruits infestés, sont les plus importants. Cet habitat pourrait donc agir comme une « niche-filtre » dans laquelle tout candidat à l'invasion doit être capable d'établir une population viable (et donc de résister à la compétition avec les espèces résidentes) avant de pouvoir éventuellement s'étendre vers d'autres habitats pouvant lui être plus favorables (fig. 20.2).

## ► Perspectives

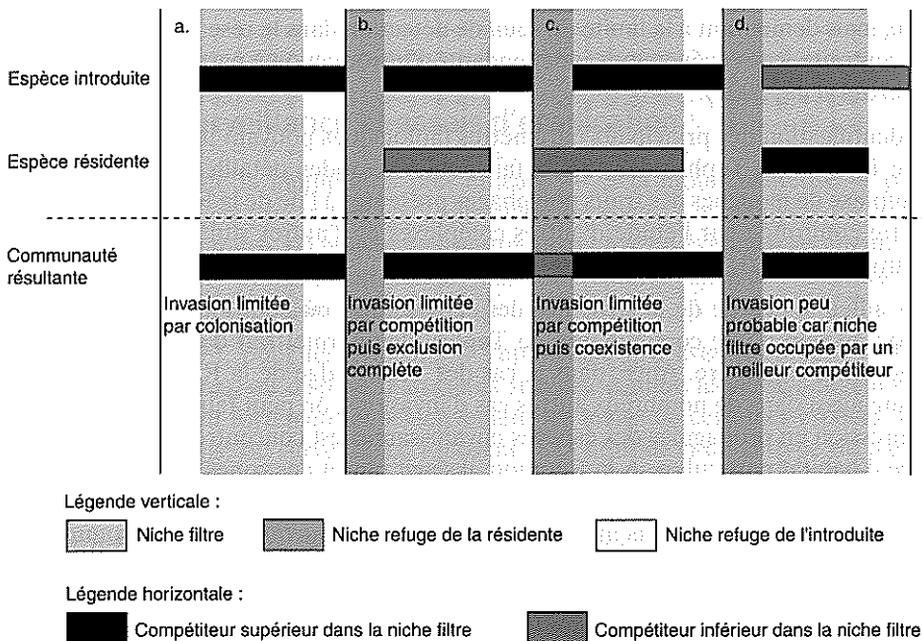
Les connaissances sur les préférences écologiques des espèces invasives citées permettent dans une certaine mesure d'émettre des hypothèses sur les risques futurs liés à l'expansion de ces espèces ou à de nouvelles introductions.

Ainsi, *B. invadens*, qui a envahi en quelques années la majorité des zones tropicales et subtropicales du continent africain, a probablement déjà occupé la plupart des régions qui lui sont favorables au sein de ce continent. Arrivée récemment aux Comores et à Mayotte, elle présente aujourd'hui un très fort risque d'extension au niveau des îles de l'océan Indien occidental.

Si le risque d'extension progressif de *B. carambolae* dans une partie du continent sud-américain reste tout à fait actuel, l'installation de diverses espèces de *Bactrocera* aux États-Unis serait sans doute déjà effective depuis longtemps si un large programme de surveillance et d'éradication ne fonctionnait en permanence en Californie et en Floride.

Présente en Égypte depuis une dizaine d'années, *B. zonata* présente certainement des caractéristiques écologiques qui lui permettraient de s'installer dans de nombreux pays d'Afrique du Nord ou plus largement du Bassin méditerranéen. Une étude biologique a notamment montré que, comparée à diverses *Ceratitidis* spp., elle montre

au stade pupal une très bonne tolérance aux conditions de faible ou de forte humidité (Duyck *et al.*, 2006a). Le réchauffement climatique devrait en outre favoriser son extension vers le nord, sur le continent européen.



**Figure 20.2.** Différents scénarios simplifiés d'invasions et de prédiction de la communauté résultante en fonction de la présence d'une espèce résidente, de la capacité à la compétition et de la largeur de la niche écologique de celle-ci. La « niche filtre » correspond à l'habitat dans lequel une espèce introduite doit établir une population viable (et donc résister à la compétition par l'espèce résidente) avant de s'étendre dans les autres habitats. La « niche refuge » d'une espèce X correspond aux habitats où elle domine compétitivement l'autre espèce ( $X > Y$ ). Par simplicité, nous représentons des situations où ces niches refuges ne sont pas du tout exploitables par Y, ce qui n'est pas une obligation. Par convention, on a représenté en gris foncé l'espèce dominante dans la niche filtre, et en gris clair l'espèce dominée dans cette niche. **Scénario a)** Pas d'espèce résidente, l'invasion nécessite uniquement l'aptitude à coloniser la niche filtre. Dans les trois autres scénarios, en présence d'une résidente, l'espèce introduite doit dominer compétitivement la résidente dans la niche filtre pour envahir (invasion limitée par la compétition). **Scénario b)** L'espèce résidente n'a pas de refuge : elle est exclue par l'introduite. **Scénario c)** L'espèce résidente est déplacée vers sa niche refuge. **Scénario d)** L'espèce introduite pourrait survivre dans sa niche refuge, mais n'y accède pas car elle est dominée par la résidente dans la niche filtre.

Du fait du grand nombre d'espèces d'importance économique qu'elle renferme, de la fréquence des introductions récentes et des nombreux travaux qui lui sont consacrés dans diverses régions du monde, la famille des Tephritidae constitue un modèle particulièrement intéressant pour l'étude des invasions biologiques. Les phénomènes d'invasions relatés ci-dessus, en partie liés aux caractéristiques biologiques de certaines espèces du genre *Bactrocera*, ainsi que la difficulté des tentatives d'éradication, semblent conduire à une certaine uniformisation au niveau mondial

des pratiques de gestion des populations de Tephritidae. Un nombre limité de *Bactrocera* spp. constitue en effet aujourd'hui des ravageurs d'importance majeure sur la plupart des continents, là où, en leur absence, des complexes variés d'espèces de Tephritidae créaient auparavant des problématiques de gestion beaucoup plus spécifiques.