

# TABLE DES MATIERES

## INTRODUCTION : LE PROBLEME DES TEPHRITIDAE A LA REUNION

<b>I - L'ILE DE LA REUNION : GEOGRAPHIE ET AGRICULTURE.....</b>	<b>2</b>
<i>A - Situation géographique et climatique .....</i>	<i>2</i>
<i>B - L'agriculture.....</i>	<i>3</i>
<b>II - LES MOUCHES DES FRUITS .....</b>	<b>5</b>
<i>A - Les principales espèces de Tephritidae nuisibles.....</i>	<i>5</i>
<i>B - Les espèces-hôtes des parasitoïdes étudiés.....</i>	<i>6</i>
1 - <i>Bactrocera cucurbitae .....</i>	<i>6</i>
2 - <i>Ceratitis capitata.....</i>	<i>9</i>
<b>III - LES PARASITOÏDES DES MOUCHES DES FRUITS .....</b>	<b>14</b>
<i>A - Présentation des deux espèces étudiées.....</i>	<i>15</i>
1 - <i>Psytalia fletcheri.....</i>	<i>15</i>
2 - <i>Diachasmimorpha tryoni .....</i>	<i>16</i>
<i>B - Cycle de vie et bioécologie .....</i>	<i>17</i>
<b>IV - OBJECTIFS DE LA THESE.....</b>	<b>18</b>
<i>A - Détermination des espèces d'Opiinae.....</i>	<i>18</i>
<i>B - Etude du potentiel biotique et de la biologie du développement préimaginal.....</i>	<i>18</i>
1 - <i>Etude du potentiel biotique .....</i>	<i>18</i>
2 - <i>Etude du rythme nyctéméral de l'activité de ponte .....</i>	<i>18</i>
3 - <i>Etude de la biologie du développement préimaginal .....</i>	<i>19</i>
<i>C - Etude de la micromorphologie et de l'équipement sensoriel des antennes et de l'ovipositeur des femelles de parasitoïdes.....</i>	<i>19</i>
<i>D - Etude des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat.....</i>	<i>19</i>

## MATERIELS ET METHODES

<b>I - TECHNIQUES D'ELEVAGE DES MOUCHES DES FRUITS ET DE LEURS PARASITOÏDES .....</b>	<b>22</b>
<i>A - Bactrocera cucurbitae.....</i>	<i>22</i>
<i>B - Ceratitis capitata .....</i>	<i>23</i>
<i>C - Les parasitoïdes.....</i>	<i>24</i>
<b>II - DETERMINATION DES FEMELLES DES ESPECES D'OPIINAE PRESENTES A LA REUNION .....</b>	<b>27</b>

### III – ETUDE DU POTENTIEL BIOTIQUE DES FEMELLES DE PARASITOÏDES ET DU DEVELOPPEMENT

<b>PREIMAGINAL</b> .....	<b>27</b>
<b>A – Potentiel biotique</b> .....	<b>27</b>
1 – Longévité.....	27
2 – Anatomie de l'appareil reproducteur et fécondité potentielle .....	28
3 – Fécondité réalisée .....	28
4 – Rythme nycthéméral de ponte .....	29
5 – Rythme nycthéméral de prénymphose des larves de <i>B. cucurbitae</i> et <i>C. capitata</i> .....	30
<b>B – Développement préimaginal</b> .....	<b>30</b>
1 – Etude de la morphologie des stades préimaginaux au Microscope Electronique à Balayage.....	30
2 – Etude chronologique du développement préimaginal.....	31
3 – Influence de la température sur la durée du développement préimaginal.....	31
<b>IV – MICROMORPHOLOGIE ET EQUIPEMENT SENSORIEL DES ANTENNES ET DE L'OVIPOSITEUR DES</b>	
<b>FEMELLES DE PARASITOÏDES</b> .....	<b>33</b>
<b>V – ECOLOGIE COMPORTEMENTALE DES PARASITOÏDES: STIMULI IMPLIQUES DANS LA RECHERCHE DE</b>	
<b>L'HOTE ET DE SON HABITAT</b> .....	<b>33</b>
<b>A – Etude des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat par les femelles des</b>	
<b>deux espèces</b> .....	<b>33</b>
1 – Description du tunnel de vol.....	34
2 – Protocole expérimental.....	35
3 – Réponse des femelles de <i>P. fletcheri</i> à des odeurs du complexe " <i>Cucurbitaceae/B. cucurbitae</i> ".....	38
4 – Réponse des femelles de <i>D. tryoni</i> à des odeurs du complexe " <i>Fruits de diverses familles /C. capitata</i> ".....	39
<b>B – Analyse chimique des composés volatils de Cucurbitaceae</b> .....	<b>40</b>
1 – Mise au point des conditions expérimentales .....	40
2 – Méthode de collecte d'effluves .....	41
2 – Techniques d'analyse.....	42
3 – Matériel végétal analysé.....	42

## PREMIERE PARTIE : DETERMINATION DES OPIINAE DE LA REUNION - POTENTIEL BIOTIQUE ET BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES ETUDIEES

<b>I – DETERMINATION DES OPIINAE DE LA REUNION</b> .....	<b>44</b>
<b>II – POTENTIEL BIOTIQUE</b> .....	<b>48</b>

<b>A – Résultats</b> .....	<b>48</b>
1 – Longévité.....	48
2 – Anatomie de l'appareil reproducteur femelle .....	50
3 – Fécondité potentielle .....	52
4 – Fécondité réalisée .....	54
5 – Rythme nycthéral de ponte .....	58
6 – Rythme nycthéral de prénymphose des larves de <i>B. cucurbitae</i> et <i>C. capitata</i> .....	60
<b>B – Discussion et conclusion</b> .....	<b>62</b>
<b>III – DEVELOPPEMENT PREIMAGINAL</b> .....	<b>67</b>
<b>A – Résultats</b> .....	<b>67</b>
1 – Description des stades préimaginaux.....	67
2 – Etude chronologique et biométrique .....	71
3 – Influence de la température sur la durée du développement préimaginal .....	73
<b>B – Discussion et conclusion</b> .....	<b>77</b>

## DEUXIEME PARTIE : MORPHOLOGIE ET EQUIPEMENT SENSORIEL DES ANTENNES ET DE L'OVIPOSITEUR DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES

<b>I – LES ANTENNES</b> .....	<b>83</b>
<b>A – Morphologie</b> .....	<b>83</b>
1 – <i>P. fletcheri</i> .....	83
2 – <i>D. tryoni</i> .....	83
<b>B – Equipement sensoriel</b> .....	<b>83</b>
1 – <i>P. fletcheri</i> .....	83
2 – <i>D. tryoni</i> .....	85
<b>II – L'OVIPOSITEUR</b> .....	<b>89</b>
<b>A – Morphologie</b> .....	<b>89</b>
1 – <i>P. fletcheri</i> .....	89
2 – <i>D. tryoni</i> .....	89
<b>B - Equipement sensoriel</b> .....	<b>91</b>
1 – <i>P. fletcheri</i> .....	91
2 – <i>D. tryoni</i> .....	91
<b>III – DISCUSSION – CONCLUSION</b> .....	<b>94</b>

## TROISIEME PARTIE : ECOLOGIE COMPORTEMENTALE DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES EN SYSTEMES TRITROPHIQUES

I – STIMULI INTERVENANT DANS LA RECHERCHE DE L'HOTE ET DE SON HABITAT .....	97
A – Réponse des femelles de <i>P. fletcheri</i> à des odeurs du complexe " <i>Cucurbitaceae/B. cucurbitae</i> " .....	97
1 - Influence du type de source .....	97
2 - Influence de l'état de la source .....	100
3 - Réponse à des larves hôtes lavées .....	104
B – Réponse des femelles de <i>D. tryoni</i> à des odeurs du complexe " <i>Fruits-hôtes/C. capitata</i> " .....	106
II – ANALYSE DES COMPOSES VOLATILS DE CUCURBITACEAE .....	109
A – Mise au point des conditions expérimentales .....	109
B – Analyses chimiques des <i>Cucurbitaceae</i> : broyats de fruits jeunes, moyens et mûrs non-infestés (=sains) .....	109
C – Analyses chimiques des <i>Cucurbitaceae</i> : comparaison fruits mûrs infestés / non-infestés .....	112
III – DISCUSSION ET CONCLUSION .....	114

## DISCUSSION GENERALE - PERSPECTIVES

INDEX DES FIGURES .....	127
INDEX DES TABLEAUX .....	131
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	133
ANNEXE 1 : TAXONOMIE DES MOUCHES DES FRUITS .....	148
ANNEXE 2 : NOMENCLATURE MORPHOLOGIQUE DES BRACONIDAE .....	152



**INTRODUCTION :**

**LE PROBLEME DES TEPHRITIDAE A**

**LA REUNION**



Carte n° 1



Carte n° 2

**Figure 1:** Présentation de l'île de la Réunion (Source: Météo-France, 1997)

Carte n° 1: Carte générale de l'île;

Carte n° 2: Situation dans l'Océan Indien.

## **I - L'île de la Réunion : géographie et agriculture**

### ***A - Situation géographique et climatique***

La Réunion, île montagneuse tropicale culminant à 3069 m, est un département français d'Outre-mer situé dans le sud-ouest de l'Océan Indien. Elle est de forme globalement elliptique et son plus grand diamètre mesure 70 km pour une superficie de 2512 km<sup>2</sup>. Les coordonnées du centre géographique de l'île sont 21°06' de latitude sud et 55°32' de longitude est, et la situent légèrement au nord du tropique du Capricorne. A 700 km à l'ouest se trouve Madagascar et à 180 km au nord-est l'île Maurice (Figure 1).

La Réunion est soumise à un climat tropical humide, en raison de sa latitude et de son insularité. On y distingue deux saisons:

L'hiver, de mai à octobre, est la saison "fraîche" et "sèche". Les températures sont douces et les pluies globalement peu abondantes.

L'été, de novembre à avril, est la saison "chaude" ou saison "des pluies". Les températures sont plus élevées, l'humidité plus forte et les pluies beaucoup plus importantes qu'en hiver. C'est pendant cette période que les risques de formation de dépressions et cyclones tropicaux sont les plus grands.

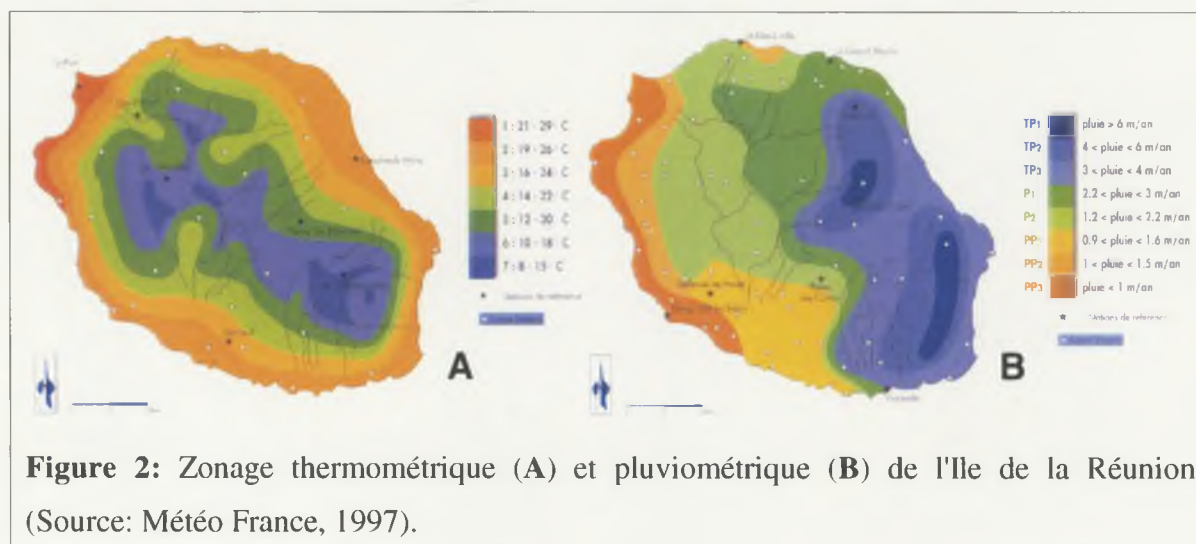
En un endroit donné, l'amplitude thermique (diurne et annuelle) varie entre 5 et 7 °C. Cette faible variation des températures est principalement due à l'océan, qui joue le rôle de régulateur thermique, ainsi qu'aux vents d'Est, les alizés, qui soufflent une bonne partie de l'année.

Une des principales caractéristiques du climat réunionnais est la différence qui existe, d'un endroit à l'autre, en fonction de l'exposition aux vents et de l'altitude. Le relief et le régime des alizés engendrent des variations localisées de températures, de précipitations et de végétation.



La température diminue avec l'altitude; sur le littoral, les températures moyennes varient de 21 à 26°C, tandis qu'en altitude, les températures varient de 12 à 17°C à 1500 m d'altitude (Figure 2-A) (Météo-France, 1997).

La pluviométrie est très variable d'un point à l'autre. A l'est, la côte "au vent" est soumise aux alizés et présente une pluviométrie modérée à forte sur le littoral (de 0 à 500 mètres) et forte à très forte sur les hauteurs (au-delà de 500 mètres), quelle que soit la saison. A l'ouest, la côte "sous le vent" est protégée des alizés par les reliefs de l'île et présente une pluviométrie annuelle faible (Figure 2-B) (Météo-France, 1997).



## B – L'agriculture

La nature volcanique de l'île et son relief accidenté entraînent une utilisation réduite du territoire à des fins agricoles. La surface agricole utilisée (SAU) représentait 43 145 ha en 1998 (DAF, 1999) et reste marquée par une tendance régulière à la baisse de 1 % par an. En 1997 sont dénombrées 10 975 exploitations de tailles très diverses. Globalement, la diminution du nombre d'exploitations a tendance à ralentir sur les 15 dernières années, sauf pour les petites structures inférieures à 5 ha. Néanmoins, les exploitations de moins de 5 ha représentent toujours près de 75 % du nombre total d'exploitations pour 25 % de la SAU (DAF, 1999).

La canne à sucre a occupé dans l'agriculture réunionnaise une place centrale principalement du fait de sa résistance aux cyclones. Cependant, d'autres activités se sont développées, notamment l'élevage, les cultures fruitières, les cultures hors sol et le



maraîchage. Ainsi, par rapport à un indice de 100 pour la période 1980-1984, la production animale atteint aujourd'hui l'indice 196, les cultures fruitières 130, et la production de légumes 146 (DAF, 1997). Malgré cette diversification, la canne reste la culture prédominante puisqu'elle occupe plus de la moitié de la SAU avec 25 500 ha.

La production maraîchère, en constante augmentation depuis 10 ans, dépasse les 60 000 tonnes produites par plus de 3 000 exploitations sur une surface approximative de 3 400 ha (CIRAD-Réunion, 1998). Cette production représente en 1997 une valeur d'environ 630 millions de francs (CIRAD-Réunion, 1998) contre 520 en 1995 (CIRAD-Réunion, 1996).

La filière fruits a connu un développement remarquable au cours de la dernière décennie avec le passage de la superficie en cultures fruitières de 920 à 2 250 ha (CIRAD-Réunion, 1996) et de la production de 4 000 à 28 000 tonnes. Aujourd'hui, le secteur des fruits et légumes représente en valeur plus du tiers de la production agricole totale réunionnaise (DAF, 1997).

Cette diversification des cultures date des années 70 et a été initiée par des mesures d'aide accordées par le Département afin de diminuer les importations massives de fruits et légumes mais aussi d'exporter des fruits d'excellente qualité gustative et sanitaire.

A la demande des agriculteurs et notamment pour lutter contre de nombreux problèmes phytosanitaires, souvent liés à l'introduction accidentelle de ravageurs (notamment de Tephritidae), le Conseil Général décida de faire appel à l'IRFA, Institut de Recherche sur les Fruits et Agrumes (aujourd'hui CIRAD-FLHOR), qui s'implanta à la Réunion en 1967.

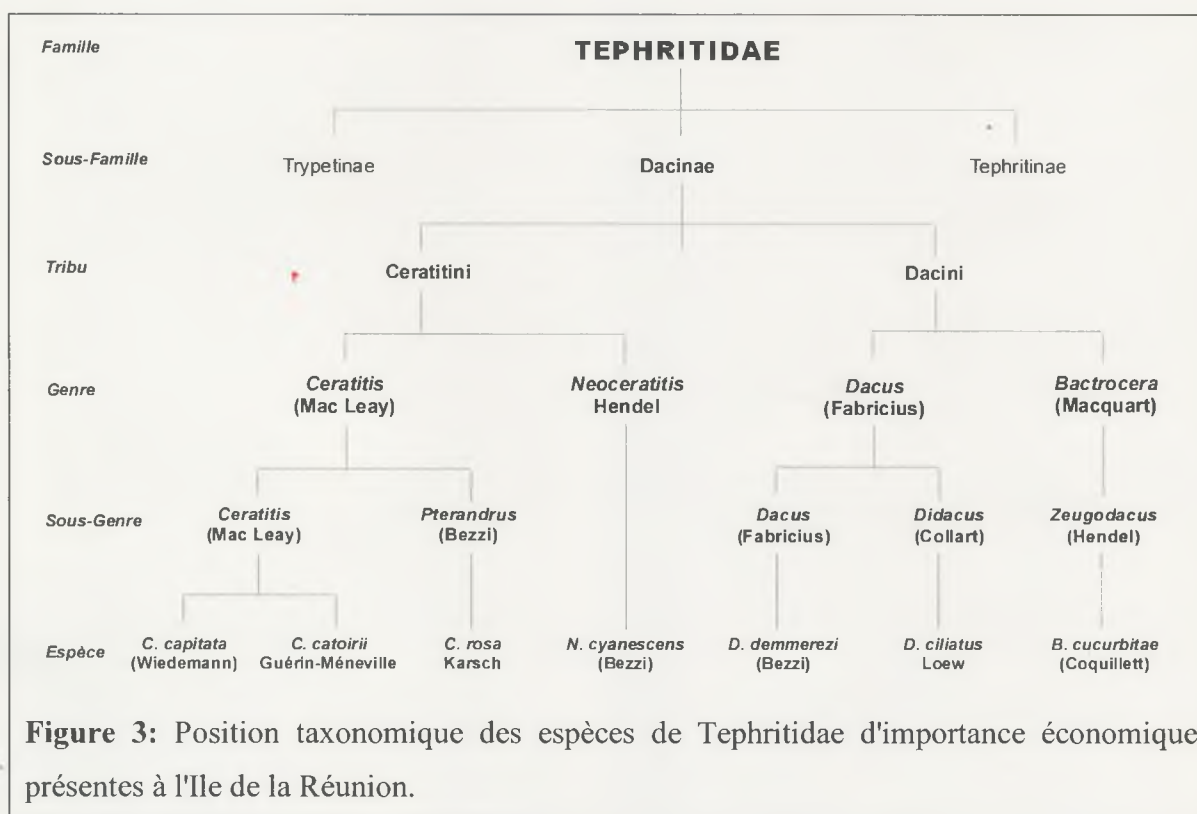
## II – Les mouches des fruits

### A – Les principales espèces de Tephritidae nuisibles

Vingt-deux espèces de Tephritidae sont recensées à la Réunion dont 7 économiquement préjudiciables aux cultures fruitières (3 espèces) et maraîchères (4 espèces) (Etienne, 1972). Ces espèces appartiennent à la sous-famille des Dacinae, qui comprend notamment la tribu des *Ceratitini* et celle des *Dacini* (White & Elson-Harris, 1992) (Figure 3).

Les cultures de Cucurbitaceae subissent les attaques de trois espèces de Dacini : *Bactrocera* (*Zeugodacus*) *cucurbitae* (Coquillett), *Dacus* (*Didacus*) *ciliatus* Loew, et *Dacus* (*Dacus*) *demmerezi* (Bezzi) (Etienne, 1972).

Parmi les espèces nuisibles aux fruits, on trouve trois *Ceratitis* spp.: *Ceratitis* (*Ceratitis*) *catoirii* Guérin-Méneville, *Ceratitis* (*Ceratitis*) *capitata* (Wiedemann), la mouche méditerranéenne des fruits, et surtout *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch, la mouche du Natal (Etienne, 1972). Appartenant à la même tribu des *Ceratitini*, la «mouche de la tomate», *Neoceratitis* *cyanescens* (Bezzi), constitue un ravageur redoutable pour certaines cultures de Solanaceae (Etienne, 1972).

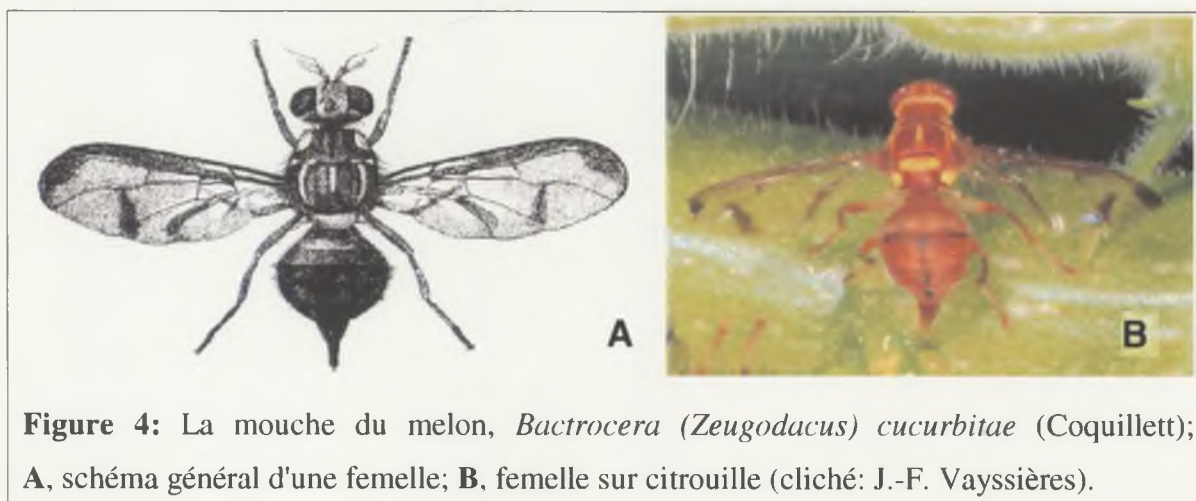


## ***B – Les espèces-hôtes des parasitoïdes étudiés***

### ***I – Bactrocera cucurbitae***

#### **a) Morphologie**

Le corps des adultes (Figure 4) est marron-orange. L'abdomen est rayé transversalement de bandes dorées. L'ornementation alaire réduite est caractéristique. Un dimorphisme particulièrement marqué au niveau de l'abdomen (présence d'un ovipositeur chez la femelle) et de la taille (0,7 cm pour la femelle vs. 0,5 cm pour le mâle) permet de différencier aisément les adultes des deux sexes.



**Figure 4:** La mouche du melon, *Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae* (Coquillett); A, schéma général d'une femelle; B, femelle sur citrouille (cliché: J.-F. Vayssières).

#### **b) Origine**

Elle a pu être introduite à partir de l'île Maurice, qui aurait elle-même été contaminée à partir du sous-continent Indien (Etienne, 1982). En effet, les liaisons fréquentes et privilégiées existant entre ces zones sont à l'origine de l'implantation dans les Mascareignes (Réunion, Maurice et Rodrigues) d'un grand nombre de ravageurs de la région orientale.

#### **c) Biologie**

Comme la plupart des Tephritidae vivant dans les zones tropicales et subtropicales, *B. cucurbitae* est une espèce multivoltine, sans diapause hivernale (Fay, 1989). Vayssières (1999) met en évidence qu'au bout de 6 mois, en conditions contrôlées (25°C et 75% HR), 30% des femelles d'une cohorte de *B. cucurbitae* sont encore vivantes. La fécondité de l'espèce sur concombre atteint plus de 1000 œufs par femelle (Vargas & Ramadan, 1998).



Après l'accouplement, la femelle dépose ses œufs à quelques millimètres de profondeur dans le fruit, au moyen de sa tarière, provoquant ainsi une première blessure. Le nombre d'œufs pondus par piqure varie de 1 à 40 (Christenson & Foote, 1960). A 25°C constants, la durée d'incubation est d'environ 30 heures (Vayssières, 1999). Pendant toute la durée du développement larvaire (5 à 7 jours à 25°C), les larves restent à l'intérieur du fruit et se nourrissent de la pulpe. En fin de développement larvaire (stade L3), les fruits-hôtes sont généralement pourris (Figure 5) et les larves évoluent le plus souvent dans un milieu presque liquide qu'elles quittent par des sauts successifs (prénymphose) pour aller s'empurger dans le sol. La durée du stade pupal est d'environ 10 jours (Christenson & Foote, 1960). Les fruits qui ont subi une attaque sont rendus impropres à la consommation.



**Figure 5:** Dégâts de *B. cucurbitae* sur jeunes citrouilles (cliché: J.-F. Vayssières).

#### d) Plantes-Hôtes

A la Réunion, les récoltes de divers fruits piqués (Etienne, 1972; Simon, 1998) ont montré que *B. cucurbitae*, comme aux Indes (Chawla, 1966), est essentiellement un ravageur des Cucurbitaceae (Tableau 1) dont il détruit principalement les fruits en début de formation (Etienne, 1982). Toutefois, on a pu constater à plusieurs reprises la destruction partielle de jeunes plantations de citrouilles qui prenaient un aspect fané en raison de l'infestation des lianes (Etienne, 1982).

*B. cucurbitae* est également susceptible de s'attaquer à des plantes-hôtes n'appartenant pas à cette famille. Ainsi, Back & Pemberton (1917) observent à Hawaï que cette mouche peut aussi pondre dans les tomates, haricots, mangues, oranges, papayes et pêches. Au total, selon Weems (1964), le nombre de plantes hôtes pourrait être supérieur à 125.

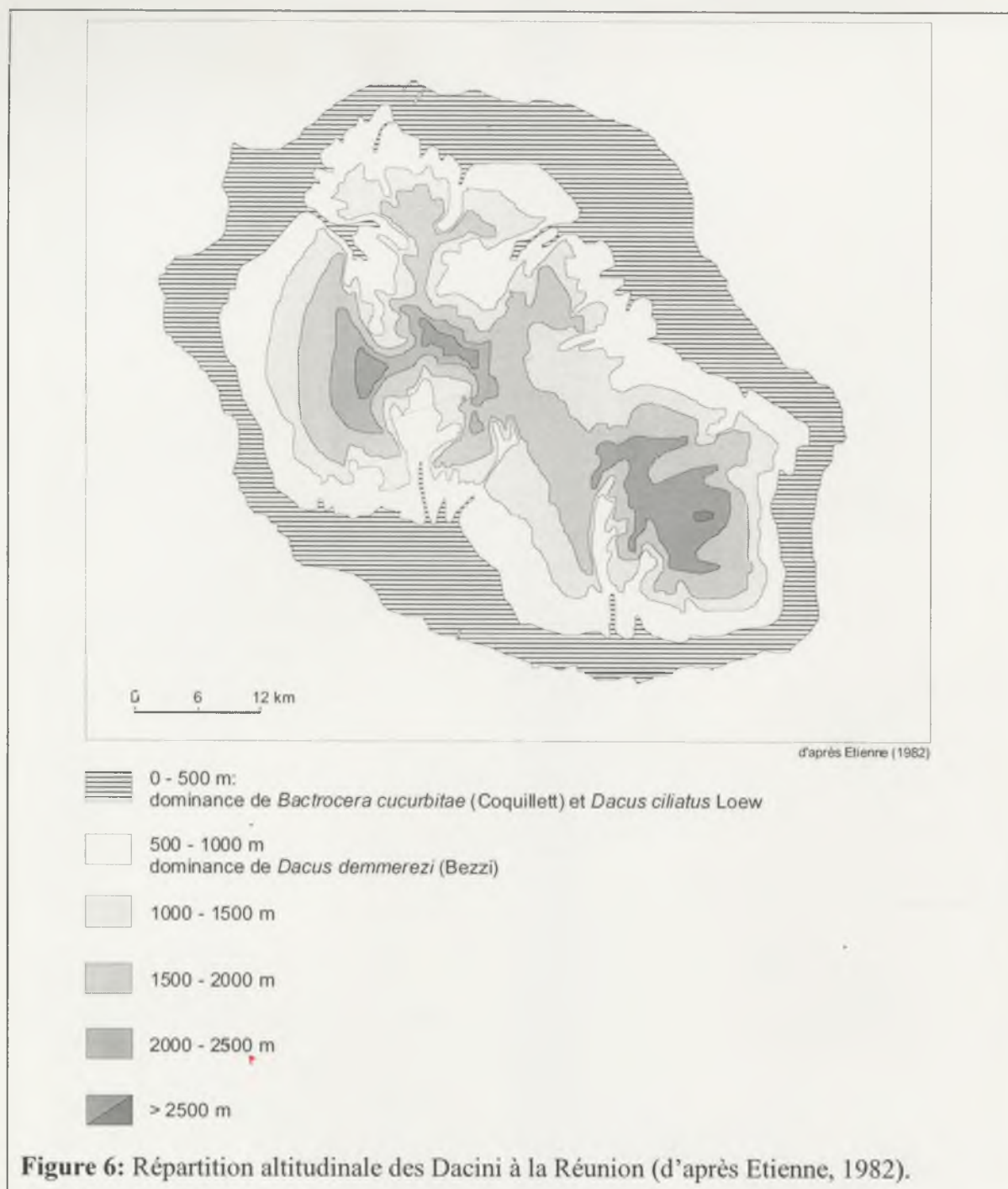
**Tableau 1:** Plantes hôtes des Dacini à la Réunion; d'après (1) Etienne, 1982; (2) Vayssières, 1999.

Nom latin (*)	Nom vernaculaire	Espèces de Dacini		
		<i>B. cucurbitae</i>	<i>D. demmerezi</i>	<i>D. ciliatus</i>
<i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad	Coloquinte	2		2
<i>Coccinia grandis</i> (L.) Voigt	"Calebasse lierre"	2	2	2
<i>Cucumis anguria</i> L.	Concombre sauvage	2	2	2
<i>Cucumis melo</i> L.	Melon	1	2	1
<i>Cucumis sativus</i> L.	Concombre	1	1	1
<i>Cucurbita maxima</i> Duch	Potiron	2	2	2
<i>Cucurbita pepo</i> L.	Citrouille, Courgette	1	1	1
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Mats	Pastèque	2	2	2
<i>Cyclanthera pedata</i> (L.) Schrad	Margoze lisse	2	2	2
<i>Lagenaria siceraria</i> (Mol) Standl	Calebasse	2	2	2
<i>Lagenaria sphaerica</i> (Sonder) Naudin	Calebasse sauvage	2	1	1
<i>Luffa acutangula</i> (L.) Roxb.	Pipangaille à côtes	1	1	1
<i>Luffa cylindrica</i> (L.) Roem	Pipangaille lisse	2		2
<i>Momordica charantia</i> L.	Margoze	2	1	1
<i>Sechium edule</i> (Jacq.) Sw.	Chouchou	2	1	1
<i>Trichosanthes cucumerina</i> L.	Patole	2		2

(\*): toutes les espèces de plantes-hôtes appartiennent à la famille des Cucurbitaceae.

#### e) Répartition dans l'île

Etienne (1982) a montré que *B. cucurbitae* et *D. ciliatus* sont les espèces dominantes entre 0 et 600 m d'altitude, alors que *D. demmerezi* est dominante entre 600 et 1500 m (Figure 6). Dans les zones où plusieurs espèces sont présentes, une compétition interspécifique peut intervenir (Schorsch, 1998).



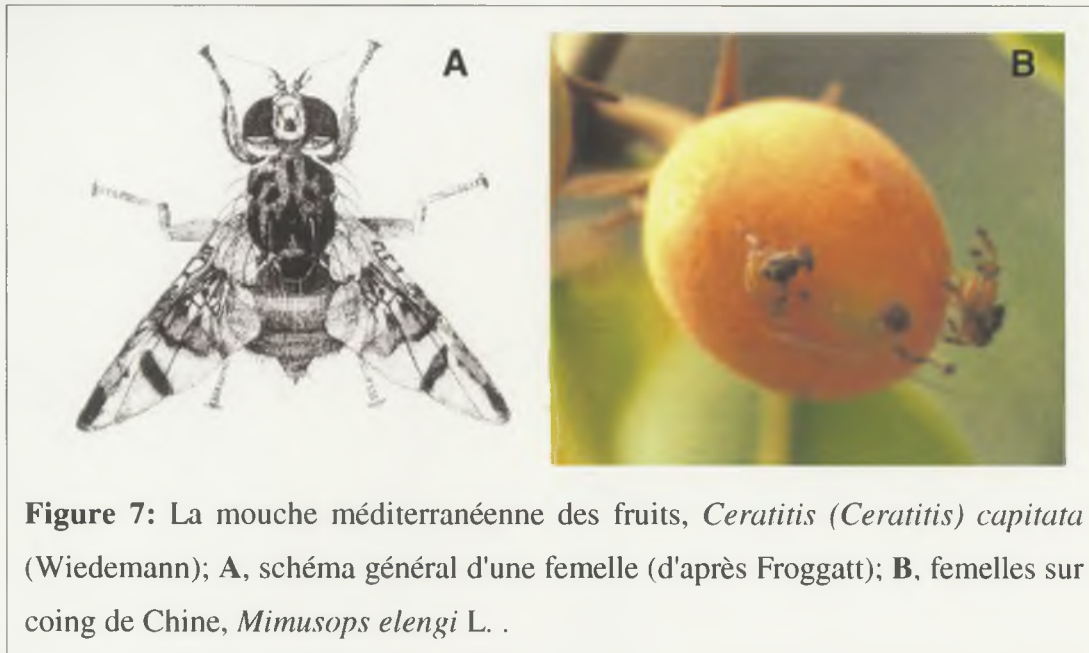
## 2 – *Ceratitis capitata*

### a) Morphologie

L'adulte (Figure 7) mesure environ 3,5 à 5 mm. Ses ailes sont hyalines et présentent des bandes de couleur jaune-orange, l'une longitudinale, les deux autres transversales. Le scutellum est pourvu de dessins caractéristiques essentiels dans la différenciation avec la mouche du Natal, *C. rosa*. Il est de couleur noire et muni, dans la partie antérieure, d'une bande sinueuse de couleur jaunâtre. L'abdomen se termine chez la femelle par un



ovipositeur pointu lui permettant d'insérer ses œufs dans les fruits. La tête du mâle porte des soies orbitales noires très caractéristiques.



**Figure 7:** La mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitidis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann); **A**, schéma général d'une femelle (d'après Froggatt); **B**, femelles sur coing de Chine, *Mimusops elengi* L. .

#### b) Origine

Le foyer originel de cette espèce a été pendant longtemps sujet à controverses. Des études biomoléculaires récentes en électrophorèse (Malacrida *et al.*, 1992) et en RAPD (Baruffi *et al.*, 1995) ont fortement conforté l'hypothèse d'une origine située en Afrique sub-saharienne. Ces résultats réfutent l'hypothèse de Balachowsky (1950a) selon laquelle la mouche méditerranéenne serait originaire du sud marocain, et plus précisément de la forêt d'arganier (*Argania sideroxylon* L.) de la région du Souss. Cette espèce aurait été importée à la Réunion au début du siècle depuis la France métropolitaine ou l'île Maurice (Etienne, 1982).

#### c) Biologie

La ponte commence 3 jours après l'émergence, à 26°C (Christenson & Foote, 1960). Les femelles, qui vivent de 2 à 3 mois, déposent au cours de leur vie environ 800 œufs en conditions de laboratoire et 300 en conditions naturelles (Back & Pemberton, 1918). Ceux-ci, légèrement arqués et de couleur blanche, mesurent environ 1 mm de long. Le nombre d'œufs par ponte varie de 1 à 14 (McDonald & McInnis, 1985). Les larves sont munies de 2 crochets buccaux noirâtres. La pupa brun-foncé a une forme de tonnelet et une longueur de 4 à 5 mm.

#### d) Plantes-hôtes

Son extrême polyphagie en fait l'un des ravageurs les plus importants économiquement dans le monde. En effet, sa gamme d'hôtes comprend plus de 250 espèces végétales (Mourikis, 1965; Hagan *et al.*, 1981; Weems, 1981; Liquido *et al.*, 1991).

A la Réunion, aujourd'hui une trentaine de plantes-hôtes de *C. capitata* sont recensées (Etienne, 1972, 1982; Quilici & Franck, non-publié), dont certains agrumes, la mangue, la goyave, le goyavier de Chine, la bibace, le coing de Chine, le café ou le piment (Tableau 2)

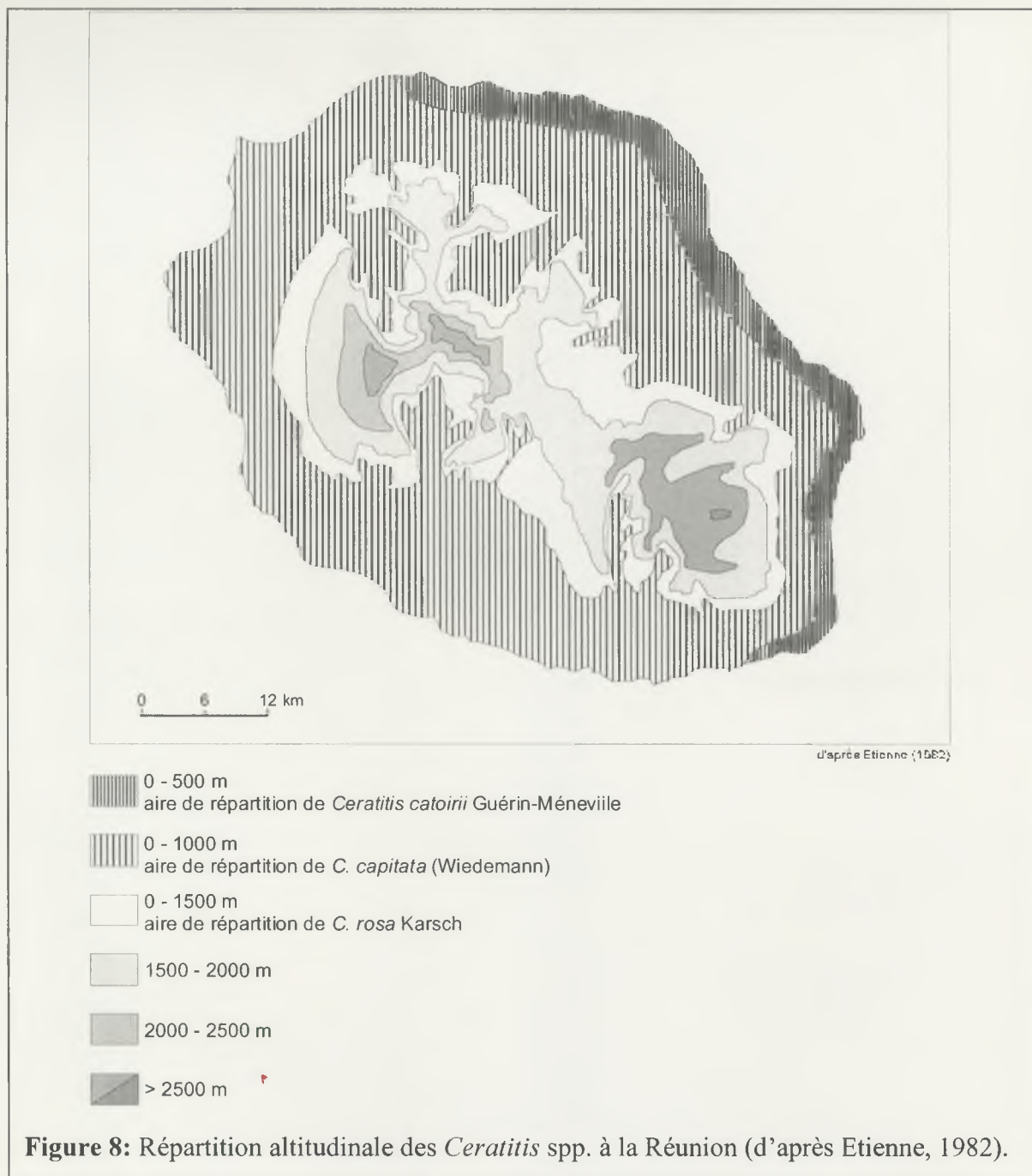
#### e) Répartition dans l'île

Etienne (1982) note que *C. rosa* s'étend du littoral jusqu'à 1500 m, alors que *C. capitata* se limite à une altitude inférieure à 1000 m et *C. catovirii* à la zone littorale de l'est et du nord (Figure 8). Dans les zones où plusieurs espèces sont présentes, le phénomène de compétition interspécifique peut intervenir.

**Tableau 2:** Plantes-hôtes des Ceratitini à la Réunion; d'après (1) Etienne, 1982, (2) Quilici comm. pers.

Famille	Nom latin	Nom vernaculaire du fruit	C. capitata	C. rosa	C. catoirii	N. cyanescens
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	Mangue	1	1	1	
	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Noix de cajou		2		
Annonaceae	<i>Annona reticulata</i> L.	Coeur de bœuf		1		
	<i>Cananga odorata</i> Hook F. & Thomas	Ylang-Ylang	2	2		
Apocynaceae	<i>Carissa macrocarpa</i> (Eckl.) DC	Prune du Natal	2			
	<i>Thevetia peruviana</i> (Pers.) Schum.	Thevetia	2			
Cactaceae	<i>Opuntia ficus indica</i> Mill.	Figue de Barbarie		2		
	<i>Hylocereus undatus</i> Britt et Rose	Pitahaya		2		
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	Papaye		1		
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> L.	Noix de Badame	1	1	1	
Ebenaceae	<i>Diospyros kaki</i> L.	Kaki	2			
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i> Merrill	Prune malgache	2	2		
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Miller	Avocat		1	2	
Mimosaceae	<i>Pithecellobium dulce</i> Benth.	Tamarin de l'Inde	2	2		
Moraceae	<i>Ficus carica</i> L.	Figue		1		
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Cerise à Côtes	1	1	1	
	<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	Cerise du Brésil	2			
	<i>Dovyalis hebecarpa</i> Warb.	Cerise de Ceylan	2	2		
	<i>Syzygium samarangense</i> Merr. et Perry	Jamalaie		1		
	<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	Jamblong		1		
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	Jamrosat		1	2	
	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Goyavier de Chine	2	1	1	
	<i>Psidium guajava</i> L.	Goyave	2	1	1	
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i> L.	Carambole	2	1		
	<i>Averrhoa bilimbi</i> L.	Bilimbi		2		
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i> L.	Grain d'encre	2			
	<i>Passiflora edulis</i> Sims	Grenadille		2		
Polygonaceae	<i>Coccoloba uvifera</i> Jacq.	Raisin marine	2	2		
Rhamaceae	<i>Ziziphus mauritiana</i> Lamarek	Jujube		1		
	<i>Cydonia vulgaris</i> L.	Coing		1		
	<i>Eriobotrya japonica</i> Lindl.	Bibace	2	1		
	<i>Malus pumila</i> Mill.	Pomme		1		
Rosaceae	<i>Pirus communis</i> L.	Poire		1		
	<i>Prunus armeniaca</i> L.	Abricot		1		
	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Pêche		1		
	<i>Prunus domestica</i> L.	Prune		1		
	<i>Coffea</i> spp.	Café	1	1		
Rubiaceae	<i>Fortunella japonica</i> Swingle	Kumquat	2			
	<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack	Rameaux	1			
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Mandarine	1	1		
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Orange	1	1		
Sapindaceae	<i>Litchi sinensis</i> Sonnerat	Litchi		1		
	<i>Euphoria longan</i> (Lour.) Steud.	Longani		2		
Sapotaceae	<i>Mimusops elengi</i> L.	Coing de Chine	1			
	<i>Synsepalum dulcificum</i> Daniell	Synsepalum	2			
	<i>Capsicum frutescens</i> L.	Piment	1	1		1
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	Poivron	1			1
	<i>Solanum auriculatum</i> Ait.	Bringelier	2	1		1
	<i>Solanum nigrum</i> L.	Brède morelle	1			1
	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Tomate	2			1
	<i>Solanum melongena</i> L.	Aubergine				1
	<i>Cyphomandra betacea</i> Mart. et Sendt	Tomate arbuste	2			1
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i> L.	Cacao		1		
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	Raisin	1			





### III – Les parasitoïdes des mouches des fruits

Les premières opérations de lutte biologique contre les mouches des fruits à la Réunion à l'aide de parasitoïdes exotiques ont été menées par J. Etienne (CIRAD) dès le début des années 60. Ainsi, en 1962, l'importation de *Psytalia concolor* (Szépligeti) (Braconidae) était réalisée en collaboration avec l'INRA d'Antibes. De nombreuses espèces ont ensuite été importées, élevées, et lâchées : des parasitoïdes larvo-pupaux (*Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Braconidae), *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri) (Chalcididae), *Tetrastichus giffardianus* Silvestri (Eulophidae) et *Trybliographa daci* Weld (Figitidae)), des parasitoïdes pupaux (*Muscidifurax* spp. et *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) (Pteromalidae), *Eupelmus urozonus* Dalman (Eupelmidae) et *Dirhinus giffardi* Silvestri (Chalcididae)) ainsi qu'un parasitoïde ovo-pupal, *Fopius arisanus* (Sonan) (Braconidae).

Une récente enquête sur l'acclimatation des parasitoïdes exotiques des mouches des fruits introduits dans le passé dans l'île n'a révélé qu'une présence très limitée et sporadique de certaines espèces (Simon, 1998; Malvolti, 1999). Aucune espèce n'a été retrouvée sur *B. cucurbitae* et 3 espèces de parasitoïdes exotiques ont été retrouvée sur *C. capitata*: un parasitoïde pupal, *Muscidifurax* (Pteromalidae) et deux parasitoïdes larvo-pupaux, *Tetrastichus giffardianus* Silvestri (Eulophidae) et *Trybliographa daci* Weld (Figitidae). En outre, trois espèces de Braconidae indigènes parasitoïdes larvo-pupaux ont pu être répertoriées au cours des diverses enquêtes effectuées ces dernières années: *Psytalia distinguenda* (Granger), *Psytalia insignipennis* (Granger) (Wharton *et al.*, 1999) et *Diachasmimorpha fullawayi* (Silvestri) (Quilici *et al.*, en préparation).

Le contrôle biologique des populations de mouches des fruits, que ce soit par les parasitoïdes indigènes ou les exotiques, est donc limité, ce qui souligne l'intérêt porté à des parasitoïdes exotiques ayant déjà démontré leurs capacités d'acclimatation dans d'autres circonstances, notamment à Hawaï (Willard & Mason, 1937; Bess *et al.*, 1961; Haramoto & Bess, 1970). Ainsi, en 1995, le CIRAD-FLHOR a lancé un nouveau programme de lutte biologique et a importé deux parasitoïdes depuis Hawaï, *Psytalia fletcheri* (Silvestri), parasitoïde de la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae*, et *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron), parasitoïde de la mouche méditerranéenne *Ceratitis capitata*. Depuis, leur élevage a été progressivement optimisé et des lâchers ont lieu depuis 1995. Aujourd'hui, *P. fletcheri* est retrouvé assez facilement et peut être considéré comme acclimaté ; son impact sur les population de *B. cucurbitae* est cependant très limité. *D. tryoni* n'a jamais été retrouvé.

## *A – Présentation des deux espèces étudiées*

### *1 – Psytalia fletcheri*

#### a) Description de Silvestri (1916) (Figure 9-A)

**FEMELLE.-** Corps jaune ocreux ou couleur brique, avec la partie antérieure des tergites 2 et 6 de l'abdomen brunâtre. Les antennes (sauf l'apex qui est brunâtre), et les pattes (sauf les tarses qui sont marron clair) sont de la même couleur que le corps. Les ailes sont hyalines et les nervures marron pour la plupart. Le stigma est marron, sauf la partie centrale qui est blanc jaunâtre.

**Tête.-** Un petit peu plus large que le thorax; elle est environ 2,5 fois plus longue que large, avec de grands yeux, convexes, nus, atteignant à la base pratiquement le niveau supérieur du clypeus. La face est pleine (à part la base des antennes) et carénée dans le milieu. Les antennes sont plus longues que le corps, amincies, composées de 42 à 48 articles.

**Thorax.-** Le mesoscutum est nu et porte des gouttières (notauli). Une sculpture transverse préscutellaire est formée d'une dizaine de trous peu profonds. Le metanotum est légèrement convexe; lisse au milieu pour la plus grande partie de sa longueur, caréné dans une petite partie postérieure et fovéolé sur les côtés. Le propodeum porte une carène médiane longitudinale qui se divise postérieurement; une surface lisse est observée entre les carènes. Le mésopleure porte une gouttière longitudinale crénelée.

**Ailes.-** Les ailes antérieures ont des cellules discoïdale et première cubitale très grandes, sub-rectangulaires, et plus longues que la deuxième cubitale. La nervure récurrente est longue et arquée.

**Abdomen.-** Il est de forme sub-ovale. Le premier tergite est légèrement caréné sur le côté et rugueux au milieu. Les autres sont lisses et portent quelques longs poils. L'ovipositeur, très pointu et droit, est aussi long que l'abdomen.

**Dimensions.-** Longueur du corps: 4,5 mm; largeur du thorax: 1,05 mm; longueur de l'antenne: 6,5 mm; longueur des ailes: 5 mm; largeur des ailes: 2 mm; longueur de l'ovipositeur (partie visible): 2 mm.

**MALE.-** Similaire à la femelle mais un peu plus petit.

#### b) Origine, répartition et hôtes

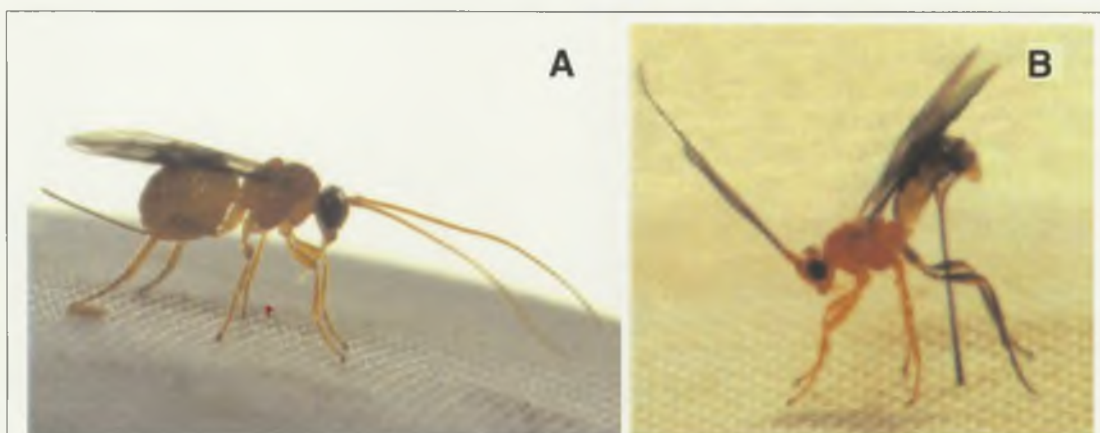
Cette espèce est originaire d'Inde (Nishida, 1955) et a été signalée également à Taïwan (Yashiro, 1936) et en Malaisie (Corbett, 1937). Lors d'une évaluation de la population de *P. fletcheri* dans la zone Indo-Australasienne et en Afrique de l'est (Clausen *et al.*, 1965), seuls 284 adultes de ce parasitoïde purent être collectés à partir de près de 500 000 pupes de *B. cucurbitae*, obtenus à partir d'échantillons provenant de Malaisie, du nord de l'Inde, du Sri Lanka et de l'île de Mindanao (Philippines). Aucun ne fut obtenu à partir de Bornéo, du sud de l'Inde, de Thaïlande, de Taïwan, du sud de la Chine et d'Afrique de l'est.



Ce parasitoïde a été importé et s'est établi à Hawaï et aux Philippines, ainsi que dans les îles Ryukyu; il a été lâché mais jamais retrouvé à Puerto Rico et à l'île de Guam (Micronésie).

Ses hôtes naturels sont des Tephritidae attaquant les Cucurbitaceae : la mouche du melon *B. cucurbitae* et la mouche éthiopienne *D. ciliatus* (Wharton & Gilstrap, 1983). Fletcher obtient quelques individus de cette espèce en Inde à partir de pupes de *B. cucurbitae* issues de margoze. Cependant, au laboratoire, *P. fletcheri* peut être élevé sur *C. capitata* (Willard, 1920) et sur *D. demmerezi* (Trzebowski, 1997).

Le principal programme de lutte biologique avec *P. fletcheri* fut mené à Hawaï à partir de 1916. Deux années après le début du programme, le parasitisme des larves de *B. cucurbitae* dans les concombres atteint un maximum en septembre avec 29,8%, le pourcentage moyen pour cette même année étant de 18,1%. Dans le district de Kona, c'est sur les larves infestant la margoze que le pourcentage de parasitisme est très élevé (2 lots successifs de margoze révèlent respectivement 86,2 et 96,9% de parasitisme des larves de *B. cucurbitae* par *P. fletcheri*), au point que les Cucurbitaceae ne montrent que peu ou pas d'infestation.



**Figure 9:** *Psytalia fletcheri* (Silvestri) (A) et *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (B) (Braconidae: Opiinae) (clichés: J. Lopez).

## 2 – *Diachasmimorpha tryoni*

### a) Description de Cameron (1911) (Figure 9-B)

**FEMELLE.** - La tête, le thorax, le 1<sup>er</sup> segment antennaire, le front et les pattes médianes sont de couleur brique-ferrugineux. L'abdomen est en grande partie brun ou brun noirâtre

brillant. Les ailes sont légèrement fumées, avec le stigma et les nervures brunes. La 3<sup>ème</sup> paire de pattes est entièrement brune.

**Tête.-** Un petit peu plus large que le thorax; elle est environ 4 fois plus longue que large, avec une légère strie médiane longitudinale sur la face produisant un épistome semi-circulaire dans le milieu. Les yeux sont petits et 2 fois plus longs que larges. Les antennes, composées de 45 articles, sont plus longues que le corps.

**Thorax.-** Le mesoscutum porte des notauli lisses et profonds, convergents vers une fossette médiane. La sulcature présutellaire transverse est formée d'un large trou qui se divise en 4 plus petits présentant chacun une division incomplète. Le scutellum est lisse; le métanotum présente une petite carène médiane très légère accompagnée de 2 petites dépressions de chaque côté. Le propodeum présente une petite protubérance antérieure, de forme conique et dirigée vers l'avant; sa surface médiane et sub-médiane est à peu près lisse, un petit peu rugueuse latéralement et postérieurement. Le mésopleure est crénelé.

**Abdomen.-** Les segments abdominaux sont lisses, brillants et avec quelques poils. L'ovipositeur est aussi long que le corps tout entier.

**Dimensions.-** Longueur du corps: 3,5-4,5 mm; largeur du thorax: 0,95 mm; longueur des antennes: 5 mm; longueur de l'aile antérieure: 4 mm; largeur de l'aile antérieure: 1,7 mm; longueur de la 3<sup>ème</sup> paire de pattes: 4,4 mm; longueur de l'ovipositeur: 4,5 mm.

**MALE.-** Similaire à la femelle.

#### b) Origine, répartition et hôtes

Cette espèce, originaire d'Australie (Nouvelles Galles du Sud et Queensland), est décrite originellement comme un parasitoïde de la mouche du Queensland, *Bactrocera tryoni* (Froggatt). Ce parasitoïde est découvert en 1908 par Brooks et Gurney (Silvestri, 1914) qui indiquent qu'il peut parasiter de 4 à 52% des larves de *B. tryoni*. Gallard et Gurney l'obtiennent à partir de fruits infestés par des larves de *C. capitata* (Silvestri, 1914). Des femelles de *D. tryoni* sont donc introduites à Hawaii en 1913 par Silvestri pour lutter contre cette espèce (Fullaway, 1914; Pemberton & Willard, 1918). Cette espèce s'établit et devint l'espèce dominante sur *C. capitata* de 1917 à 1933 (Willard & Mason, 1937).

#### ***B – Cycle de vie et bioécologie***

Endoparasitoïdes respectifs de *B. cucurbitae* et de *C. capitata*, *P. fletcheri* et *D. tryoni* s'attaquent préférentiellement aux larves de troisième et dernier stade (L3) (Ramadan *et al.*, 1989a,b; Wong *et al.*, 1990). L'œuf, fixé au tégument interne de la larve de mouche, éclôt 1 à 2 jours après avoir été pondue dans la L3 de l'hôte, et la larve de premier stade (L1) du parasitoïde se nourrit des tissus de la larve. La L1 passe au deuxième stade larvaire (L2) lorsque l'hôte a effectué sa pupaison. Le reste du développement larvaire du parasitoïde (L3 et L4) ainsi que la nymphose se déroulent dans la pupa hôte; ce sont donc des

parasitoïdes larvo-pupaux. L'adulte sort de la pupe après environ une quinzaine de jours de développement (à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ) (Wong & Ramadan, 1992). Ces espèces sont protandriques, les mâles émergeant un à deux jours avant les femelles (Pemberton & Willard, 1918; Willard, 1920). Ces dernières s'accouplent presque immédiatement après l'émergence (Hagen, 1953).

Ces deux parasitoïdes présentent une parthénogenèse arrhénotoque, les femelles vierges pondant une descendance composée exclusivement de mâles (Doutt, 1959). Ce phénomène se rencontre chez les Opiinae parasitoïdes de Tephritidae (Ramadan *et al.*, 1991) mais également chez la plupart des hyménoptères parasitoïdes (Berland, 1951).

#### **IV – Objectifs de la thèse**

Suite à ce bilan bibliographique sur les Tephritidae et leurs parasitoïdes, il est apparu nécessaire d'acquérir de nouvelles connaissances sur l'écobiologie et l'écologie comportementale de ces parasitoïdes, afin de pratiquer une lutte biologique efficace, tant en zones cultivées qu'en zones de végétation naturelle. Cette exigence de connaissances détermine les grands axes des recherches alors entreprises.

##### ***A – Détermination des espèces d'Opiinae***

En raison de l'introduction dans l'île de nombreuses espèces de parasitoïdes pour lutter contre les Tephritidae et de la découverte récente de certains parasitoïdes indigènes, il est apparu nécessaire d'étudier la morphologie des adultes des différentes espèces d'Opiinae répertoriées sur l'île de la Réunion. L'objectif de cette étude est d'établir une clé pratique de reconnaissance à l'usage des entomologistes agricoles.

##### ***B – Etude du potentiel biotique et de la biologie du développement***

###### ***1 – Etude du potentiel biotique***

Les objectifs de cette étude sont de déterminer les potentialités biologiques des femelles adultes de parasitoïdes, notamment leur longévité et leur fécondité. Ces connaissances permettront d'optimiser la production d'auxiliaires au laboratoire et de fixer des paramètres à respecter lors des lâchers ultérieurs.

###### ***2 – Etude du rythme nycthéméral de l'activité de ponte***



En supposant que le rythme de ponte soit lié au rythme de recherche de l'hôte, et afin de mener au meilleur moment dans le nyctémère les études de recherche de l'hôte chez les deux espèces de parasitoïdes de mouches des fruits, une étude du rythme circadien de ponte est nécessaire.

### *3 – Etude de la biologie du développement*

Les connaissances actuelles sur la biologie du développement préimaginal des deux espèces de parasitoïdes étudiées sont limitées. Les principales études furent menées à Hawaii dans les années 20. Une étude au Microscope Electronique à Balayage des stades de développement préimaginaux permet donc de caractériser précisément ces stades. En outre, une étude du développement à 25°C permet de préciser la durée de chacun des stades ainsi que les interactions entre le développement du parasitoïde et celui de son hôte.

L'étude de l'influence de la température sur le développement préimaginal vise à calculer la température seuil minimale de développement et la constante thermique (somme des degrés-jours au-dessus de la température seuil nécessaire pour le développement complet de l'insecte). Les exigences thermiques du développement devront être prises en compte lors des lâchers d'acclimatation ou de renforcement, notamment pour le choix de sites favorables à l'installation et à la multiplication des parasitoïdes. En outre, ces données biologiques permettront également une meilleure interprétation des résultats des opérations de lutte biologique (acclimatation ou non, dispersion, aire de répartition, efficacité parasitaire...)

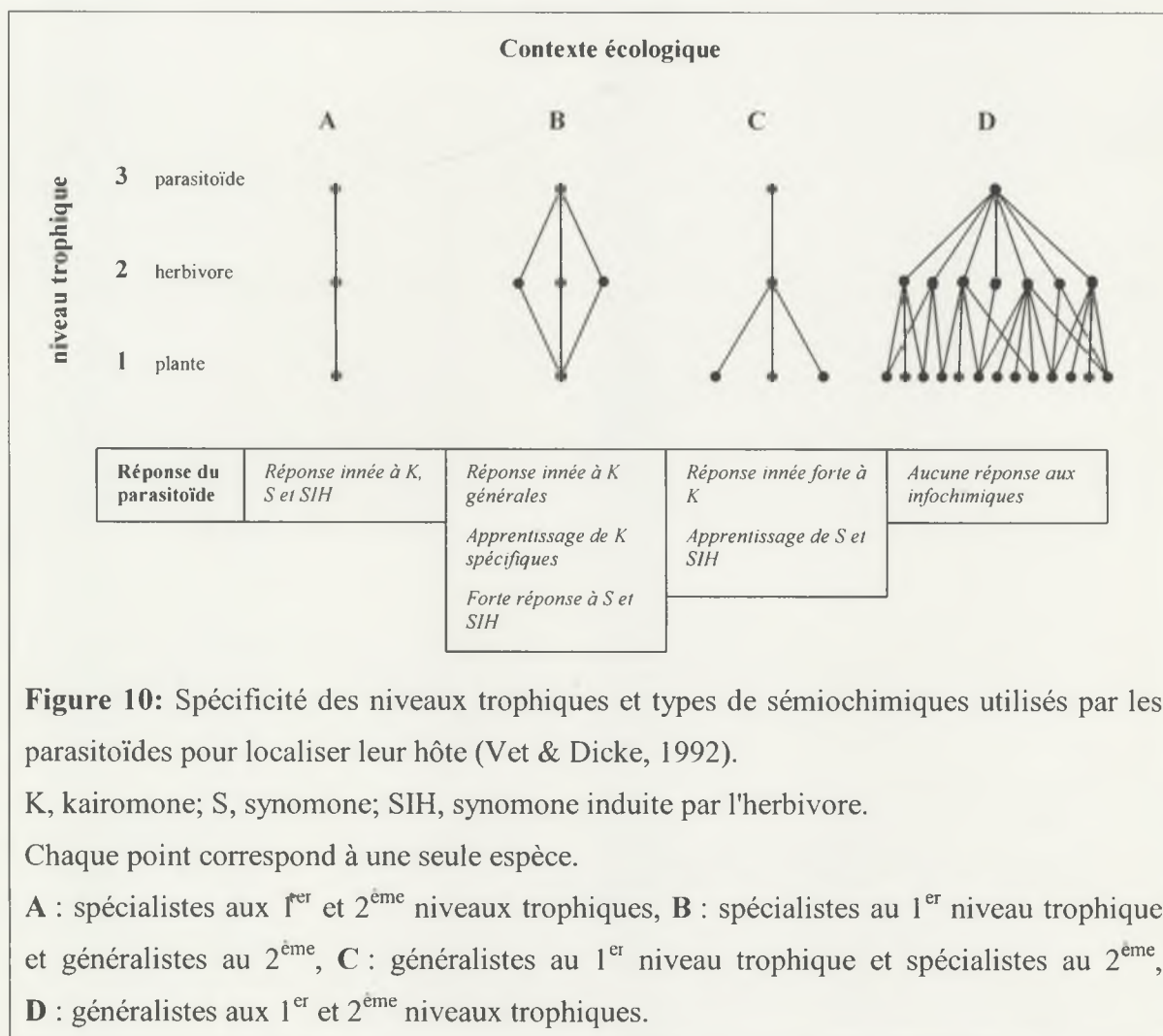
### *C – Etude de la micromorphologie et de l'équipement sensoriel des antennes et de l'ovipositeur des femelles de parasitoïdes*

L'observation au Microscope Electronique à Balayage de l'équipement sensoriel des femelles de parasitoïdes doit permettre d'émettre des hypothèses sur leur perception des composantes de l'environnement dans lequel elles évoluent.

### *D – Etude des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat*

La connaissance de l'écologie comportementale des deux espèces étudiées est très limitée. Or, celle-ci est primordiale dans un programme de lutte biologique, en particulier en termes de dispersion et de localisation de l'hôte.

Le comportement de sélection de l'hôte est étudié dans un contexte écologique global incluant les différents niveaux trophiques. L'étude des réponses des femelles des deux espèces à divers stimuli doit permettre de vérifier si ces parasitoïdes répondent selon l'hypothèse émise par Vet & Dicke (1992). Selon ces auteurs, la spécialisation du phytophage par rapport à ses plantes hôtes influe sur la nature des substances dont le parasitoïde va se servir pour découvrir son hôte (Figure 10).



Les deux complexes tritrophiques étudiés peuvent être assimilés à deux cas différents du modèle de Vet & Dicke (1992).

Le complexe Cucurbitaceae – *Bactrocera cucurbitae* – *Psytalia fletcheri* pourrait correspondre au type A. En effet, *B. cucurbitae* est oligophage, ses larves consommant des plantes appartenant à une seule famille. Dans ce cas, le schéma est à modifier, le point correspondant au 1<sup>er</sup> niveau trophique de la Figure 10-A représentant non plus une espèce végétale mais la famille des Cucurbitaceae. Par ailleurs, *P. fletcheri* se développe au laboratoire sur une autre mouche des Cucurbitaceae, *Dacus demmerezii*;

son spectre d'hôte reste tout de même limité puisque ce parasitoïde ne s'attaque qu'à ces deux ravageurs des Cucurbitaceae à la Réunion.

- ✎ Le complexe Fruits divers – *Ceratitis capitata* – *Diachasmimorpha tryoni* pourrait correspondre au cas C, le parasitoïde étant spécialiste sur une seule espèce de Tephritidae à la Réunion, *C. capitata*, dont les larves consomment des fruits appartenant à diverses familles.

Selon ce modèle, *P. fletcheri* devrait répondre sans expérience aux synomones émises par les Cucurbitaceae, aux kairomones émises par les larves hôtes et aux synomones induites par l'hôte (SIH). *D. tryoni* devrait répondre de façon innée aux kairomones émises par son hôte et par apprentissage aux synomones et aux SIH. Pour les deux espèces de parasitoïdes, divers stimuli olfactifs provenant de la plante saine (synomones), de l'hôte (kairomones) ou de la plante attaquée (SIH) seront testés afin de déterminer quels types de composés volatils permettent au parasitoïde de localiser habitat de son hôte et son hôte.

Selon Vet & Dicke (1992), les parasitoïdes seraient confrontés à un problème de "fiabilité-détectabilité" des signaux lors de la recherche de l'hôte. Les signaux provenant de l'hôte lui-même (kairomones) sont les plus fiables pour indiquer sa présence mais sont peu ou pas volatils et donc difficiles à détecter. Au contraire, les signaux émis par la plante elle-même (synomones) sont plus faciles à percevoir mais ne constituent pas de très bons indicateurs de la présence d'un hôte. La production de SIH (Synomones Induites par l'Herbivore) par les plantes infestées pourrait être une solution à ce problème puisque ces signaux sont volatils et donc facilement détectables, et constituent de bons indicateurs de la présence d'un hôte. Les réponses des parasitoïdes aux signaux émis par les différents niveaux trophiques permettront de déterminer si ces deux espèces de parasitoïdes utilisent cette solution lors de la recherche de leur hôte.

Une analyse chimique des composés volatils impliqués dans le processus de localisation de l'hôte est ensuite menée dans le but de mettre en évidence un ou plusieurs composés clés. Ceux-ci pourraient à terme être utilisés dans le programme de lutte biologique, par exemple pour manipuler le comportement des parasitoïdes au champ.



# **MATERIELS ET METHODES**

## I - Techniques d'élevage des mouches des fruits et de leurs parasitoïdes

Les méthodes d'élevage utilisées au laboratoire d'Entomologie du CIRAD-FLHOR Réunion (Montagneux, 1996) sont basées sur celles mises au point à l'INRA d'Antibes (pour les mouches des fruits) et à Hawaii (pour les parasitoïdes) (Wong & Ramadan, 1992).

### A - *Bactrocera cucurbitae*

L'élevage de *B. cucurbitae* s'opère dans une salle climatisée recevant la lumière naturelle (photopériode 12 :12). L'hygrométrie est maintenue à  $85 \pm 15 \%$  et la température à  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ .

Chaque cage d'élevage (L=100 cm; l=h=50 cm) contient 1000 à 1500 couples de mouches adultes. Elle est munie de deux abreuvoirs à eau munis d'une mèche en éponge. La nourriture se compose d'un mélange de 100g de sucre de canne et de 15g d'hydrolysât de protéines (Autolysed Brewers Yeast, ICN Biochemicals Inc., Aurora, OH 44202, USA).

La ponte se fait sur des courgettes. Trois courgettes sont exposées aux mouches pendant 24 heures. Elles sont ensuite retirées des cages et placées sur un lit de flocons de pomme de terre dans des barquettes (L=20 cm; l= 7,5 cm; h= 2,5 cm) sans couvercle. Les flocons de purée de pomme de terre absorbent le jus s'écoulant des fruits dégradés ainsi que l'eau de condensation. L'ensemble barquette-courgette est ensuite disposé sur un lit de sciure de bois dans une grande boîte en Plexiglas (L=35 cm; l=24 cm; h=13 cm) munie d'un couvercle aéré.

A partir du sixième jour, les larves de 3<sup>ème</sup> et dernier stade quittent le milieu nutritif par des sauts successifs pour s'empurger dans la sciure.

Les pupes sont récoltées par un tamisage sous jet d'eau. Elles sont ensuite séchées et transférées dans des boîtes d'émergence.

## B - *Ceratitis capitata*

L'élevage de *C. capitata* est mené dans une salle climatisée munie d'un système d'éclairage artificiel réglé sur une photopériode de 12:12. La température est maintenue à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et l'hygrométrie à  $85 \pm 10\%$ . Chaque cage d'élevage ( $L=50\text{ cm}$ ,  $h=60\text{ cm}$ ) contient 3000 à 4000 couples de mouches adultes. L'alimentation en eau et en nutriments est identique à celle de *B. cucurbitae*.

Les femelles pondent sur un tissu humecté tapissant la face interne d'entonnoirs en plastique rouge percés de trous. Les œufs sont récoltés quotidiennement par rinçage des entonnoirs à l'eau distillée et tamisage sur une mousseline. Les œufs sont ensuite rincés par une solution antibactérienne et antifongique constituée de para-hydroxybenzoate de méthyle (nipagine) et de benzoate de sodium à une concentration de 2‰. Environ 4000 œufs sont ensuite étalés dans chaque barquette en plastique ( $20 \times 7,5 \times 2,5\text{ cm}$ ) contenant du milieu nutritif artificiel (milieu n°1 ; Tableau 3). Environ 5mL de milieu liquide sucré (n°2) sont ensuite ajoutés sur cette préparation.

**Tableau 3:** Composition des milieux de développement des larves de *Ceratitis capitata* (Etienne, non-publié).

MILIEU N°1 (SOLIDE)		MILIEU N°2 (LIQUIDE)	
Poudre de carotte déshydratée	112 g	Levure de bière	180 g
Levure de bière	104 g	Sucre de canne	360 g
Flocons de pomme de terre	180 g	Acide chlorhydrique (1,65%)	48 mL
Acide chlorhydrique (1,65%)	40 mL	Nipagine (2‰)	1200 mL
Nipagine (2‰)	900 mL	Benzoate de sodium (2‰)	
Benzoate de sodium (2‰)		Eau distillée	
Eau distillée			

Ces barquettes sont placées sur un lit de sciure de bois dans des grandes boîtes en plastique hermétiques ( $13 \times 34 \times 35\text{ cm}$ ) munies d'un couvercle pendant 48 heures (temps d'incubation des œufs). Une fois les œufs éclos, les barquettes sont découvertes. Après 3 jours, le couvercle des grandes boîtes est remplacé par un couvercle aéré, et les larves reçoivent un complément alimentaire sucré (milieu n°2). A partir du sixième jour, les larves de troisième stade quittent le milieu par des sauts successifs et s'empupent dans la sciure de bois.

La récolte des pupes s'effectue de la même manière que pour *B. cucurbitae*.





### *C – Les parasitoïdes*

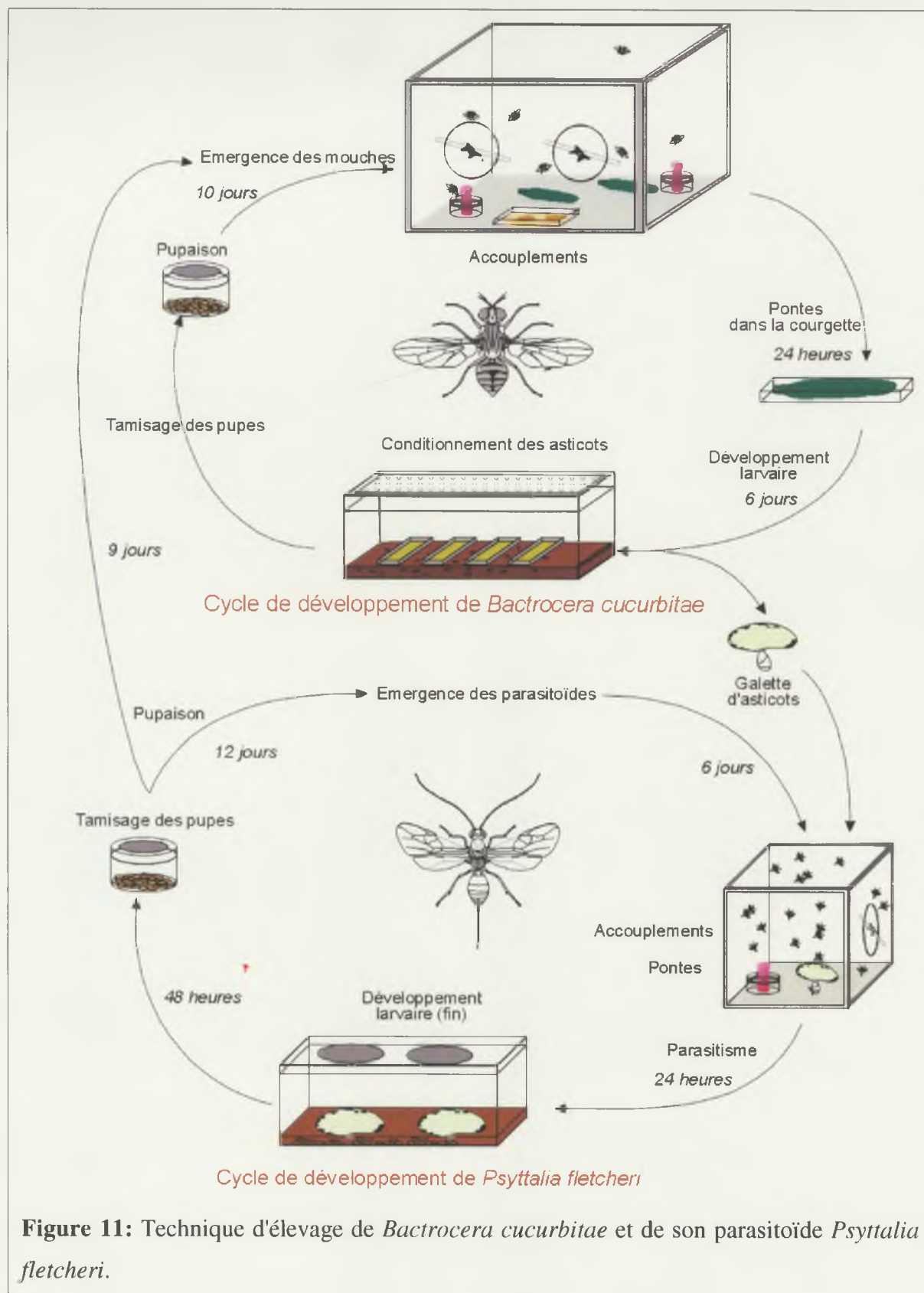
L'élevage des parasitoïdes est conduit dans la même salle que celui de *B. cucurbitae*. Les adultes sont élevés dans des cages cubiques (30 cm de côté) revêtues de toile de moustiquaire. L'effectif des parasitoïdes par cage est d'environ 2000. L'alimentation est fournie sous la forme d'eau miellée (3/4 d'eau, 1/4 de miel), badigeonnée quotidiennement sur les parois de la cage.

Les femelles des deux espèces pondent dans des larves de 3<sup>ème</sup> stade. Au 6<sup>ème</sup> jour du développement des larves hôtes, le contenu des barquettes est transféré dans des galettes qui seront présentées aux parasitoïdes.

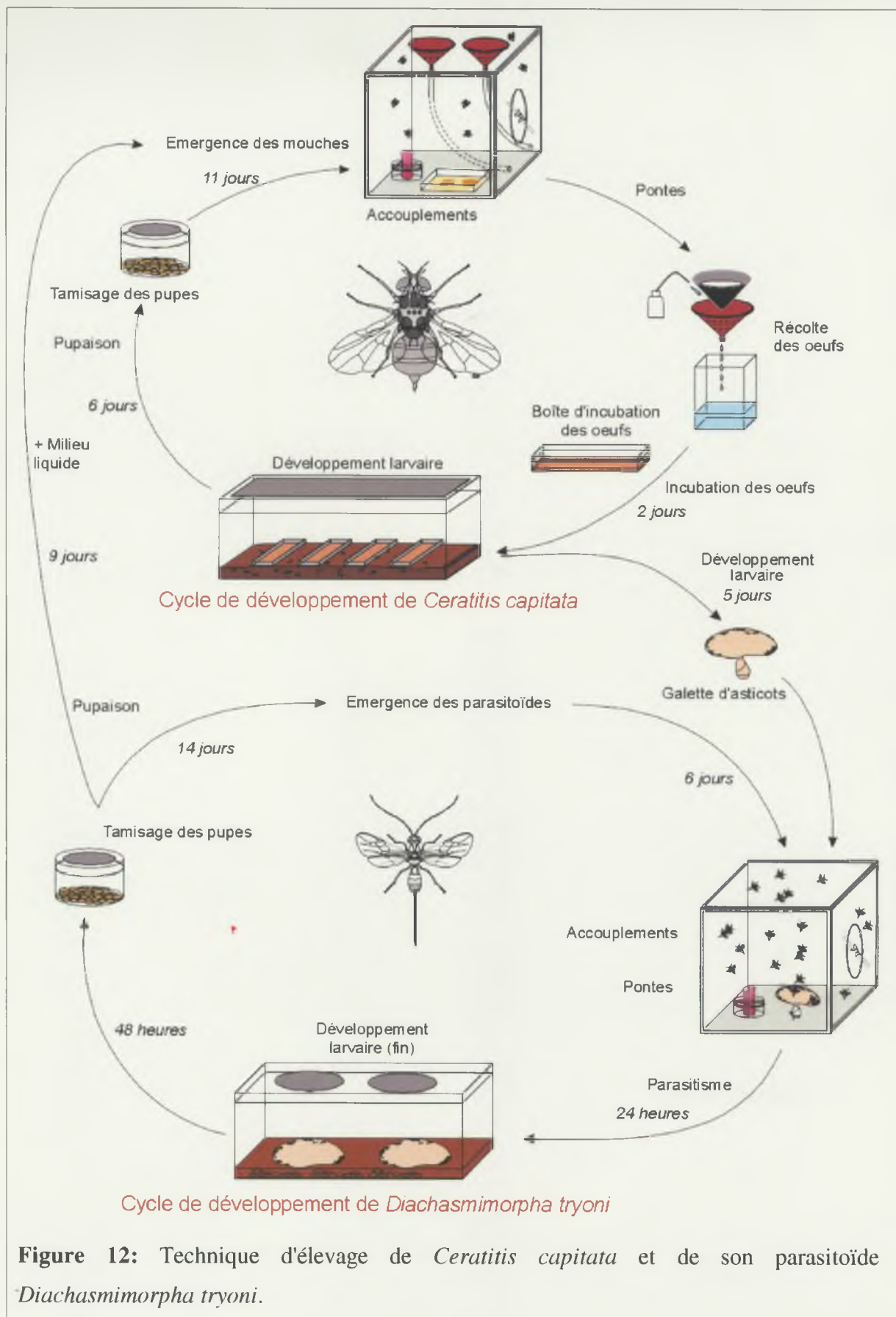
- Les larves de *B. cucurbitae* et le reste de courgette décomposée sont essorés dans un manchon en mousseline fine afin d'éliminer une grande partie de la phase liquide. Les larves et le milieu asséché sont disposés dans un couvercle rond ( $\varnothing=10$  cm; h=0,3 cm) pour former une galette. La galette est recouverte d'une mousseline fine pour maintenir les larves dans le couvercle.
- Les larves de *C. capitata* sont débarrassées de l'excédent de milieu par un bain d'eau rapide puis sont égouttées. Elles sont transférées dans une bassine contenant du son de blé. Ensuite, de la même manière que pour celles de *B. cucurbitae*, les larves de *C. capitata* sont installées dans des galettes recouvertes de mousseline.

Les galettes qui contiennent jusqu'à 2000 larves sont présentées aux parasitoïdes pendant 24 heures. Elles sont ensuite retirées des cages de parasitoïdes. Leur contenu est placé dans une boîte de pupaison contenant de la sciure finement tamisée (maille du tamis : 1 mm). Deux jours plus tard, les pupes sont récoltées par un rapide tamisage sous jet d'eau. Elles sont ensuite séchées et placées dans des boîtes en plastique aérées. Après quinze jours de développement, les premiers mâles émergent, suivis, un à deux jours plus tard, par les femelles.

Les principales étapes des élevages des mouches des fruits et de leurs parasitoïdes sont résumées sur les Figures 11 et 12.



**Figure 11:** Technique d'élevage de *Bactrocera cucurbitae* et de son parasitoïde *Psytalia fletcheri*.



**Figure 12:** Technique d'élevage de *Ceratitis capitata* et de son parasitoïde *Diachasmimorpha tryoni*.



## II – Détermination des femelles des espèces d'Opiinae présentes à la Réunion

Les observations morphologiques concernent les espèces d'Opiinae exotiques ou indigènes répertoriées à la Réunion, à savoir les deux espèces exotiques faisant l'objet des expérimentations, et trois espèces indigènes: *Psytalia distinguenda* (Granger), *P. insignipennis* (Granger) et *Diachasmimorpha fullawayi* (Silvestri). Les échantillons de parasitoïdes exotiques proviennent de l'élevage de routine, ceux des parasitoïdes indigènes proviennent de prélèvements effectués sur le terrain en 1998. Les observations sont effectuées sous la loupe binoculaire (modèle: Leica WILD M3Z). Les caractères retenus concernent la tête, le thorax, les ailes antérieures et postérieures, les pattes, l'abdomen et l'ovipositeur. La nomenclature utilisée est celle décrite par Wharton (1997) (voir Annexe 2).

## III – Etude du potentiel biotique des femelles de parasitoïdes et du développement préimaginal

### A – Potentiel biotique

#### 1 – Longévité

Dès l'émergence, des lots de 30 à 50 couples de parasitoïdes sont isolés dans des cages à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et  $85 \pm 15\%$  d'humidité relative.

Les femelles sont divisées en deux catégories appelées :

- « femelles I » = femelles accouplées privées d'hôtes,
- « femelles II » = femelles accouplées disposant d'hôtes.

Les parasitoïdes sont nourris avec de l'eau miellée. Chaque jour, le nombre d'adultes morts est noté. Les données de survie sont traitées par une Analyse de Survie (PROC LIFETEST; SAS Institute, 1982) qui permet de comparer les longévités des deux catégories de femelles. La méthode est la même pour les deux espèces de parasitoïdes. Pour *P. fletcheri*, 6 répétitions sont effectuées pour le calcul de la longévité des femelles I et II; pour *D. tryoni*, 4 répétitions sont effectuées pour les femelles II et 3 répétitions pour les femelles I.

## 2 – Anatomie de l'appareil reproducteur et fécondité potentielle

Les appareils reproducteurs de femelles des deux espèces de parasitoïdes sont disséqués dans une solution physiologique de chlorure de sodium à 6‰ et observés sous loupe binoculaire (modèle: Leica WILD M3Z). Lorsque la préparation permet d'observer la totalité des éléments constituant l'appareil reproducteur, un dessin est réalisé sous chambre claire.

Pour suivre la fécondité potentielle (nombre d'ovocytes mûrs dans les ovaires), l'appareil reproducteur de femelles ( $10 < N < 15$ ) de *P. fletcheri* âgées de 1 à 15 jours est disséqué quotidiennement dans une solution physiologique sous loupe binoculaire. Le nombre d'ovocytes mûrs est noté. Ce suivi de la fécondité potentielle est réalisé sur des femelles accouplées mais privées d'hôtes, et passées au congélateur pendant 10 min avant la dissection pour les endormir.

La méthode est la même pour les femelles de *D. tryoni*, mais pour des raisons de disponibilité en matériel biologique, les dissections sont menées sur 5 femelles uniquement.

## 3 – Fécondité réalisée

La fécondité réalisée correspond au nombre de descendants effectivement émergés. C'est la résultante du parasitisme achevé.

Les couples sont regroupés dans des cages dès leur émergence afin de constituer des cohortes utilisées pour l'étude de la fécondité réalisée. Des larves hôtes sont présentées quotidiennement aux femelles de la cohorte puis isolées dans des boîtes de pupaison. Le nombre de larves présentées est élevé afin d'éviter le superparasitisme : les galettes présentées à *P. fletcheri* contiennent  $590 \pm 44$  larves hôtes et celles présentées à *D. tryoni*  $759 \pm 44$ . Une fois les pupes formées, elles sont transférées dans des boîtes d'émergence. Quand tous les descendants ont émergé et sont morts, ils sont dénombrés et leur sexe est noté. Quotidiennement, les femelles mortes de la cohorte sont dénombrées. La méthode est la même pour les deux espèces de parasitoïdes. Trois répétitions sont réalisées pour *P. fletcheri* (48, 35 et 52 couples) et *D. tryoni* (29, 49 et 52 couples). Les résultats sont soumis à une analyse de variance par la procédure PROC GLM (SAS Institute, 1982) afin de déterminer l'âge des femelles le plus favorable à la ponte.

Une seconde expérience est menée avec *P. fletcheri*, consistant à étudier la fécondité de femelles en couples isolés. Pour cela, les couples sont isolés un à un (2 répétitions : 10 et 15 couples) dans une boîte en plastique retournée (vol. 1,5 L), dont le plafond est remplacé par une paroi en moustiquaire. Un orifice circulaire ( $\varnothing$  5 cm) est percé dans le couvercle afin de présenter facilement les galettes de larves-hôtes. Les larves sont présentées aux parasitoïdes dès le lendemain de l'émergence afin de confirmer ou non l'existence d'une période de préoviposition des parasitoïdes. La présentation des hôtes est quotidienne et permanente puisqu'elle dure 24 heures. L'effectif de larves hôtes par galette d'oviposition est maintenu supérieur à 100 de façon à éviter le superparasitisme. Après pupaison, les pupes sont dénombrées et placées dans des boîtes d'émergence. Le nombre et le sexe des parasitoïdes émergés quotidiennement sont notés. Les données recueillies sont soumises à une analyse de variance, les données de survie exprimées en pourcentage ayant été préalablement soumises à une transformation logarithmique.

#### 4 – Rythme nycthéméral de ponte

Cinquante couples âgés de  $5 \pm 1$  jours sont placés dans une cage (30x30x30cm). Des larves sont présentées aux femelles pendant tout un nycthémère pendant les intervalles suivants (de 1 ou 2 heures) : 5h00 > 6h00 > 7h00 > 8h00 > 10h00 > 12h00 > 14h00 > 16h00 > 18h00 > 19h00 > 20h00 > 5h00. L'expérimentation a lieu en photopériode naturelle, de 12:12. Les larves parasitées sont placées dans une boîte de pupaison et, après émergence et mort de tous les individus, les descendants obtenus par femelle et par heure sont dénombrés pour chaque intervalle de ponte. La même méthode est utilisée pour les 2 espèces (3 répétitions). Les données, après transformation racine, sont soumises à une analyse de variance suivie d'un test de Newman-Keuls pour le classement des heures (PROC GLM; SAS Institute, 1982).

Les résultats de cette expérience obtenus avec *P. fletcheri* suggèrent d'en réaliser une seconde afin de préciser certains points. En effet, le pic de ponte observé lors de la première exposition de larves peut être causé par deux facteurs : (1) première présentation d'hôtes après privation ; (2) influence du rythme nycthéméral. Ainsi, une deuxième expérience est menée afin de séparer ces deux effets. En débutant l'essai à 12h00, les effets des deux facteurs peuvent être séparés, ce qui permet de préciser le rythme de ponte au cours de l'après-midi. Les conditions abiotiques sont les mêmes que dans l'expérience précédente. De même, 50 couples sont disposés dans une cage. Des larves sont présentées



aux femelles à des intervalles de temps donnés (12h00 ➤ 14h00 ➤ 16h00 ➤ 17h00 ➤ 18h00 ➤ 19h00 ➤ 20h00 ➤ 5h00) (4 répétitions). Une analyse de variance est réalisée sur le nombre de descendants obtenus par heure (après transformation racine), suivie d'un test de comparaison multiple des moyennes (Test LSD; StatSoft-France, 1997) pour déterminer les groupes statistiques.

#### 5 – Rythme nycthéméral de prénymphose des larves de *B. cucurbitae* et *C. capitata*

Afin d'étudier la synchronisation entre la ponte des parasitoïdes et l'extraction des larves de leur milieu (prénymphose), le rythme nycthéméral de saut des larves de *B. cucurbitae* et de *C. capitata* est précisé. L'expérimentation a lieu en conditions de température et d'humidité relative contrôlées et constantes ( $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , 60-80% HR), et sous une photopériode naturelle (lever du soleil: 6h08; coucher du soleil: 18h56).

Quatre échantillons d'au moins 100 larves de 3<sup>ème</sup> stade de *B. cucurbitae* dans leur milieu de développement (courgette) sont isolés: 2 lots de larves âgées de  $5 \pm 0,5$  jours et 2 lots de larves âgées de  $6 \pm 0,5$  jours. Le rythme de saut est suivi pendant 24 heures: toutes les heures, le nombre de larves ayant sauté du milieu dans le substrat de pupaison (sciure) est dénombré. L'effectif des larves présentes dans chaque échantillon de départ est inconnu. Le nombre de larves ayant effectué leur prénymphose à l'heure  $h_i$  est donc pondéré par l'effectif total dénombré au bout de 24 heures. Une ANOVA est effectuée sur ces données (StatSoft-France, 1997) suivie d'un test de comparaison multiple des moyennes pour classer les heures (Test de Student-Newman-Keuls, StatSoft-France, 1997).

Un échantillon de larves de 3<sup>ème</sup> stade de *C. capitata* âgées de  $6 \pm 0,5$  jours est également suivi pendant 24 heures afin de vérifier les résultats obtenus par des études antérieures (Myburgh, 1963; Causse, 1974).

### ***B – Développement préimaginal***

#### *1 – Etude de la morphologie des stades préimaginaux au Microscope Electronique à Balayage*

Les pupes hôtes sont disséquées dans de la solution physiologique et les parasitoïdes immatures sont conservés dans l'éthanol à 70%. Les échantillons sont ensuite fixés dans de la glutaraldéhyde à 2,5 % tamponnée dans du cacodylate de sodium (pH 7,4) et rincés dans

ce tampon. Puis ils sont progressivement déshydratés dans des bains successifs d'éthanol (70, 80, 90, 95, 100 et 100 %) et conservés dans l'acétone 100 %. Ils sont ensuite séchés par la méthode du point critique, visant à conserver la forme et la structure externe alors qu'un séchage à l'air ne le permettrait pas. Cette méthode utilise un appareil Balzers CPD 010. L'acétone est progressivement remplacée par du CO<sub>2</sub> liquide, qui est ensuite chauffé à volume constant jusqu'aux température et pression critiques (32°C, 75 atm). A ce point critique, les phases gazeuse et liquide sont en équilibre. L'abaissement de la pression à zéro à température constante permet l'élimination du CO<sub>2</sub> gazeux sans déformer les cellules. Les échantillons sont alors montés sur plot en laiton, métallisés sous vide à l'or-palladium et observés au MEB Jeol JSM 6400.

## *2 – Etude chronologique du développement préimaginal*

L'élevage est mené suivant les méthodes décrites au début de cette Partie. Pour cette expérience, l'exposition des larves hôtes aux parasitoïdes est limitée à 6 heures pour une meilleure estimation de la durée des stades préimaginaux. Les larves parasitées sont retirées des cages d'infestation puis placées dans une boîte de pupaison contenant de la sciure de bois. Quotidiennement, à partir de 24 heures post-infestation, 20 larves puis pupes sont disséquées dans une solution physiologique sous la loupe binoculaire. Les parasitoïdes sont dénombrés, leur stade de développement est noté et leur longueur mesurée. La mesure des longueurs des parasitoïdes est réalisée à l'aide d'un micromètre oculaire. Au moins quinze individus sont mesurés par stade de développement, à l'exception du stade œuf de *D. tryoni*, difficilement repérable au sein des tissus de la larve hôte et pour lequel une seule mesure a été effectuée. La méthode est identique pour les deux espèces.

Dans la plupart des études consistant à mesurer les stades préimaginaux, c'est la taille des parties mélanisées (capsule céphalique...) qui est prise en compte; or, chez les deux espèces étudiées, la capsule céphalique n'est présente que pendant le premier stade larvaire. C'est donc la longueur des individus qui a été retenue pour suivre l'évolution de la taille des stades préimaginaux.

## *3 - Influence de la température sur la durée du développement préimaginal*

La durée du développement préimaginal est étudiée pour des températures constantes de 15, 17, 20, 25 ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), 27, 28, 29 et 30 ( $\pm 0,5^\circ\text{C}$ ) pour *P. fletcheri* et 15, 17, 20, 25 ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ),

28, 29 et 30 °C ( $\pm 0,5^\circ\text{C}$ ) pour *D. tryoni*, avec  $85 \pm 15\%$  d'humidité relative et une photopériode de 12:12.

Les galettes de larves exposées aux parasitoïdes pendant 6 heures sont disposées chacune dans une boîte de pupaison placée à une température donnée. Une fois la pupaison effectuée, 3 échantillons de 100 pupes sont réalisés à partir de chaque lot. L'émergence des parasitoïdes est suivie quotidiennement et chaque individu émergé est enregistré, sexé et retiré de l'échantillon. Pour chaque température, la durée du développement préimaginal total de chaque individu (de l'œuf à l'émergence de l'adulte) est calculée.

Le taux de développement est étudié grâce au modèle biophysique développé par Sharpe & DeMichele (1977), et modifié par Schoolfield *et al.* (1981). Ce modèle décrit la réponse non-linéaire des taux de développement à la fois aux basses et hautes températures due à des inhibitions, ainsi que la réponse linéaire aux températures intermédiaires. Il a été développé à partir d'hypothèses concernant le contrôle enzymatique du processus de développement.

L'équation à 6 paramètres modifiée qui décrit ce modèle est la suivante:

$$r(T) = \frac{RHO25 \frac{T}{298.15} \exp\left(\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right)}{1 + \exp\left(\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right) + \exp\left(\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right)}$$

où  $r(T)$  = taux de développement moyen à la température  $T$  (°K)

$R$  = constante universelle des gaz ( $1.987 \text{ cal.degré}^{-1}.\text{mole}^{-1}$ )

$RHO25$  = taux de développement à  $25^\circ\text{C}$  (sans inactivation enzymatique)

$HA$  = enthalpie d'activation de la réaction enzymatique ( $\text{cal.mol}^{-1}$ )

$TL$  = température basse (°K) à laquelle l'enzyme est à moitié active

$HL$  = variation d'enthalpie associée à l'inactivation de l'enzyme à basses températures ( $\text{cal.mol}^{-1}$ )

$TH$  = température haute (°K) à laquelle l'enzyme est à moitié active

$HH$  = variation d'enthalpie associée à l'inactivation de l'enzyme à hautes températures ( $\text{cal.mol}^{-1}$ ).



Le programme informatique utilisé est celui de Wagner *et al.* (1984), qui utilise des procédures SAS (SAS Institute, 1982) afin d'évaluer l'importance de chaque élément de l'équation. Le programme détermine ensuite les valeurs de départ de chacun des paramètres et calcule des estimations des paramètres grâce à une procédure des moindres-carrés utilisant l'algorithme de Marquardt (Marquardt, 1963).

Une autre méthode est utilisée pour l'étude de la relation température / taux de développement, qui prend en compte uniquement la portion linéaire de la relation entre la température et le taux de développement. Le long de cette droite, le nombre de degrés-jours au dessus de la température seuil minimale nécessaires au développement complet de l'insecte est une constante. Les taux de développement sont ajustés à un modèle linéaire dans l'intervalle de températures le plus grand dans lequel l'ajustement est satisfaisant. L'intersection avec l'axe des abscisses représente la valeur du seuil de développement ( $t$ ). La constante thermique ( $K$ ) est ensuite calculée grâce à l'équation suivante:

$$K = d_1(T_1 - t) = d_2(T_2 - t) = \dots = d_n(T_n - t)$$

où  $d_1, d_2 \dots d_n$  représentent les durées de développement aux températures testées  $T_1, T_2 \dots T_n$  et  $t$  est la température seuil de développement ( $^{\circ}\text{C}$ ).

#### **IV - Micromorphologie et équipement sensoriel des antennes et de l'ovipositeur des femelles de parasitoïdes**

La méthode de préparation des échantillons est identique à celle utilisée pour l'étude de la morphologie des stades préimaginaux. Des adultes de parasitoïdes sont conservés dans l'alcool à 70% et préparés pour l'observation dans leur intégralité. Les antennes et l'ovipositeur des femelles des deux espèces de parasitoïdes sont observés avec un Microscope Electronique à Balayage JEOL JSM 6400 pour décrire leur équipement en organes sensoriels.

#### **V – Ecologie comportementale des parasitoïdes: stimuli impliqués dans la recherche de l'hôte et de son habitat**

*A – Etude des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat par les femelles des deux espèces*

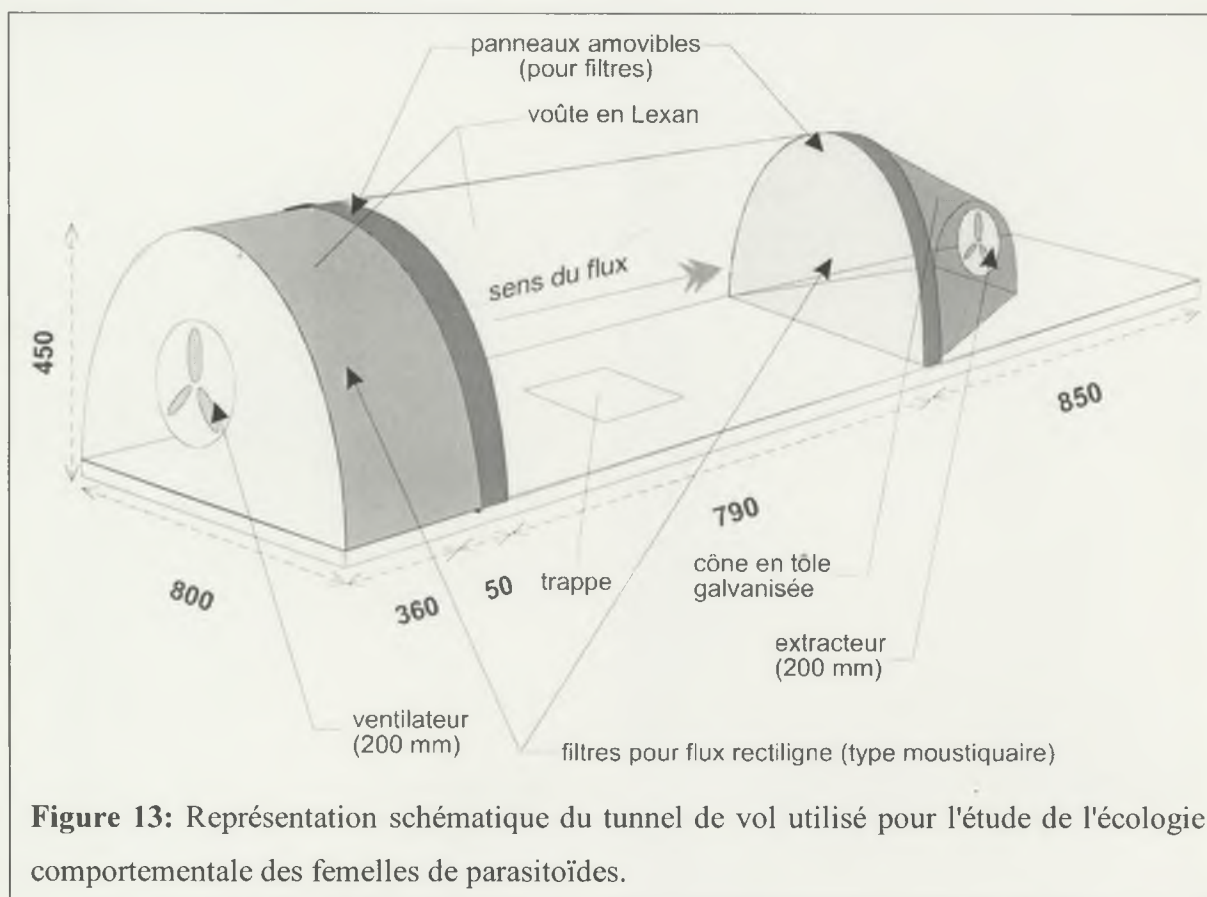
Rapport-gratuit.com

LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES



### 1 – Description du tunnel de vol

Le tunnel de vol utilisé pour les expériences comportementales (Figure 13) est constitué d'une enceinte hémicylindrique en Lexan®.



Deux filtres constitués de moustiquaire plastique sont placés en amont et en aval du flux afin de le rendre le plus homogène possible. Le flux d'air circulant dans la chambre de vol entre les deux filtres est maintenu à une vitesse régulière de  $13 \pm 2 \text{ cm.s}^{-1}$ , mesurée à l'aide d'un anémomètre modèle 8330-M VELOCICHECK® (TSI Inc., St. Paul, MN, USA), grâce à un ventilateur (en amont) et à un extracteur (en aval) (HCM-225M®, Soler & Palau, Barcelona, SP), chacun d'eux couplé à un variateur électronique.

L'extracteur est prolongé d'un flexible en aluminium permettant de rejeter l'air odorant jusqu'à l'extérieur du bâtiment. Un éclairage constant est assuré par 3 projecteurs halogènes de 50W chacun, couplés à un variateur. Un grand drap blanc est tendu entre les murs de la pièce au-dessus du tunnel afin de diffuser la lumière sur toute la longueur de celui-ci. Des bandes d'adhésif marron sont placées sur le plancher du tunnel de vol, perpendiculairement au sens du flux, afin de fournir à l'insecte des repères visuels pendant ses déplacements.

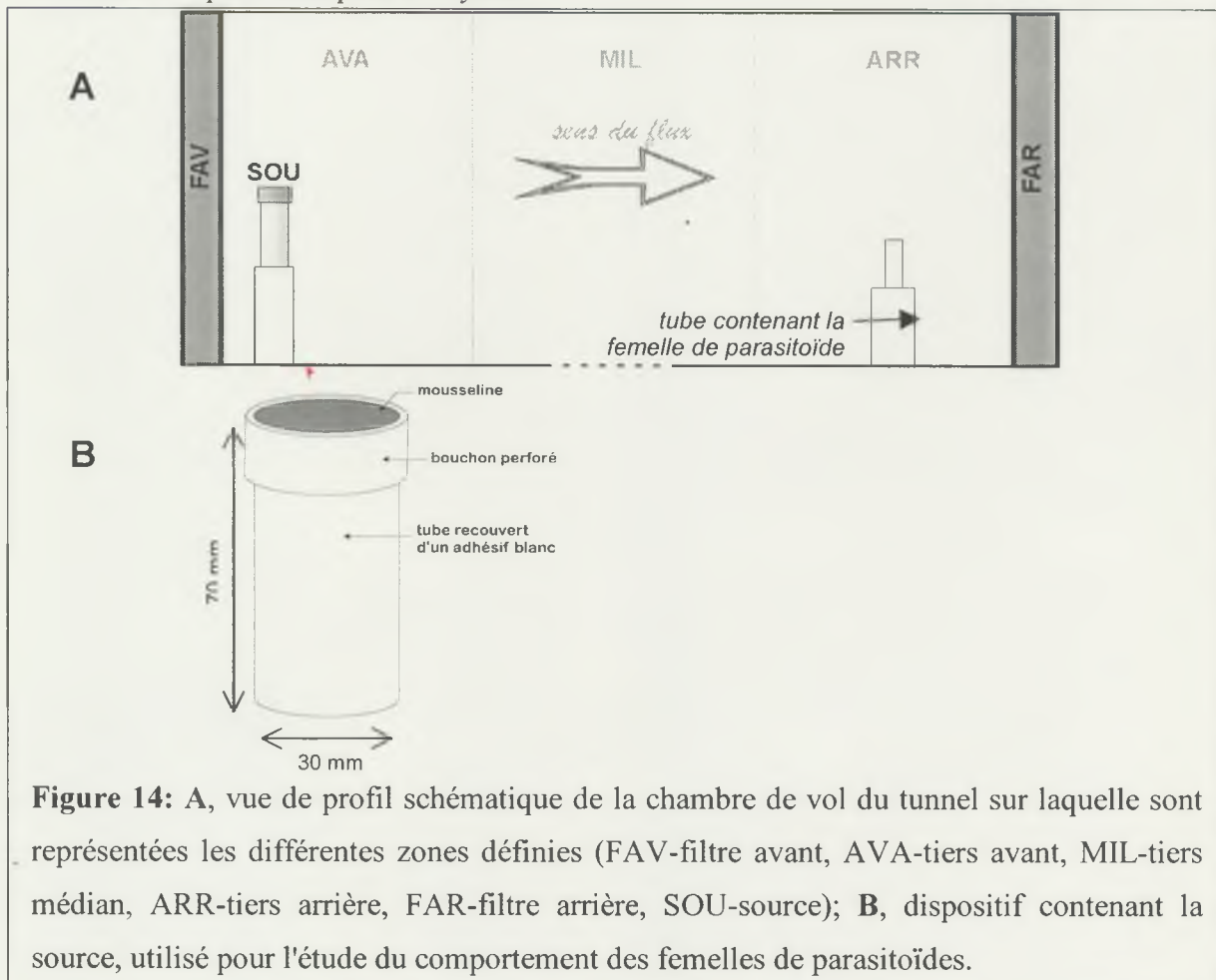
## 2 – Protocole expérimental

### a) Parasitoïdes

Pour les expérimentations comportementales, des femelles de parasitoïdes provenant de l'élevage de routine sont utilisées. Elles sont accouplées, naïves (= sans expérience de ponte) et âgées de 2 à 8 jours. Au moins 20 femelles sont testées pour chacun des stimuli.

### b) Procédure expérimentale

La source odorante (SOU) est placée dans un tube (Figure 14-A,B) disposé en amont du flux d'air et surélevé pour que son ouverture se situe à mi-hauteur du tunnel. Le volume de milieu placé dans le tube est de 30 cm<sup>3</sup>. Les femelles sont lâchées individuellement en aval du flux à l'aide d'un tube (hauteur 50 mm; diam. 15 mm) (Figure 14-A), à une distance de 60 cm de la source d'odeur. L'observation débute lorsque l'insecte a les antennes et les palpes labiaux exposés au flux. Chaque parasitoïde est observé de façon continue pendant 10 min au maximum. L'observation est arrêtée si l'insecte reste immobile pendant 2 min. Les essais comportementaux sont menés à la fin de l'après-midi pour *P. fletcheri* et dans le courant de l'après-midi pour *D. tryoni*.





### c) Acquisition et traitement des données

Les comportements sont saisis en temps réel à l'aide d'un Psion® Organiser II, Model LZ64 (GB) et d'un logiciel d'acquisition comportementale Observer 3.0® (Noldus Information Technology Inc., NL).

Deux classes de comportements sont définies selon la position dans le tunnel et l'item comportemental réalisé :

- Six positions de l'insecte dans le tunnel (Figure 14-A) sont codées en 4 lettres maximum dans l'Observer® et associées à une touche sur le Psion® :

Code OBSERVER®	Touche PSION®	Position dans le tunnel
FAV	(d)	filtre avant
AVA	(a)	tiers avant
MIL	(b)	tiers milieu
ARR	(c)	tiers arrière
FAV	(e)	filtre arrière
SOU	(f)	source

- Neuf items comportementaux sont codés en 4 lettres maximum dans l'Observer® et associés à une touche sur le Psion® :

Code OBSERVER®	Touche PSION®	Comportement
INI	(i)	Antennes et palpes labiaux exposés au flux
VOL	(v)	Vol
WALK	(w)	Marche
STOP	(s)	Arrêt
LAVE	(n)	Nettoyage
HOV	(h)	"Hovering" = vol à moins de 5 cm de la source
ATT	(l)	Atterrissage sur la source
TAP	(t)	Tapotements antennaires
SOND	(o)	Sondage avec l'ovipositeur et/ou oviposition

Les fichiers créés sur le Psion® sont ensuite exportés vers un micro-ordinateur dans lequel sont traitées les données.

Plusieurs variables sont calculées afin de quantifier l'attractivité de chaque source:

- ↳ le **temps de latence** = durée entre l'exposition des antennes et des palpes labiaux au flux d'air et l'envol de l'insecte,
- ↳ la **durée totale de vol**, temps passé par chaque femelle à voler durant toute l'observation,
- ↳ le **temps passé à proximité de la source** = somme des durées passées dans le "tiers avant", sur le "filtre avant", et sur la "source",
- ↳ la **durée de découverte de la source** = durée entre l'envol et l'atterrissage sur la source quand la réponse est positive,
- ↳ le **pourcentage d'envol** = pourcentage des femelles s'étant envolées,
- ↳ le **pourcentage tiers avant** = pourcentage des femelles ayant atteint la zone "avant",
- ↳ le **pourcentage de "hovering"** = pourcentage de femelles ayant réalisé un « hovering »,
- ↳ le **pourcentage de découverte** de la source = pourcentage des femelles ayant atterri sur la source,
- ↳ le **pourcentage de sondage** = pourcentage de femelles ayant sondé sur la source.

Deux facteurs sont pris en compte dans la comparaison de l'attractivité des différentes sources:

- ↳ **type de source** = espèce végétale testée;
- ↳ **état de la source** : fruit infesté par des larves de 3<sup>ème</sup> stade, fruit pourri, fruit sain (=non-infesté).
- ↳ Les réponses obtenues en fonction de ces facteurs sont comparées avec celles obtenues en présence de larves hôtes lavées à l'eau, et avec celles obtenues en l'absence de tout stimulus olfactif (témoin, tube vide).

Les variables de durée sont comparées par une analyse de variance (StatSoft-France, 1997) et les données de pourcentage sont comparées par un test G ou test du rapport de vraisemblance (Scherrer, 1984).

### 3 – Réponse des femelles de *P. fletcheri* à des odeurs du complexe "*Cucurbitaceae*/*B. cucurbitae*"

Une première étude du comportement des parasitoïdes en l'absence de stimulus odorant (le tube placé en amont du flux est vide) est menée afin de servir de témoin pour les analyses des réponses comportementales aux stimuli odorants. Ces dernières sont menées selon la méthodologie suivante :

- 5 espèces végétales (plantes-hôtes de *B. cucurbitae*) sont testées: citrouille, courgette, concombre, pastèque, margoze;
- 3 états de la source sont testées: broyat de fruit sain, broyat de fruit pourri, fruit infesté contenant des larves hôtes;
- Les résultats obtenus avec ces différentes sources sont dans chaque cas comparés avec ceux obtenus avec les larves hôtes lavées à l'eau et avec le témoin.

Les différentes espèces de fruits ayant des périodes de fructification différentes, les fruits mûrs "sains" sont broyés et congelés; ainsi, ils sont disponibles à toute période de l'année.

La courgette mûre est infestée artificiellement au laboratoire, tandis que les autres *Cucurbitaceae* sont infestées naturellement au champ. Ces fruits (citrouille, concombre, pastèque et margoze) sont récoltés jeunes car très infestés dès le début de leur développement. Ils contiennent au minimum une dizaine de larves, ce qui est suffisant pour obtenir une dégradation totale du fruit à la fin du développement larvaire. Les critères de maturité des fruits sont détaillés dans le Tableau 4.

Les méthodes de préparation des sources sont détaillées dans le Tableau 5.

**Tableau 4:** Critères de maturité utilisés pour définir les différents stades phénologiques des *Cucurbitaceae*; Ø= diamètre (en cm), L= longueur (en cm).

		Citrouille	Courgette	Concombre	Pastèque	Margoze
<b>Jeune</b>	Ø	<4	<3	<3	<5	<2
	L	<8	<8	<8	-	<4
<b>Moyen</b>	Ø	[4;10]	[3;4]	[3;6]	[5;15]	[2;3]
	L	[10;30]	[8;15]	[8;20]	-	[4;6]
<b>Mûr</b>	Ø	>10	>4	>6	>15	>3
	L	>30	>15	>20	-	>6



**Tableau 5:** Préparation des sources d'odeur du complexe "Cucurbitaceae / *B. cucurbitae*".

	SAIN	POURRI	INFESTE*
Courgette	Broyat de fruit mûr sain conservé au congélateur	Idem "sain" mais broyat sorti du congélateur 6 jours avant l'essai	Fruit mûr, infesté au laboratoire + 6 jours de développement
Citrouille			Fruit jeune, infesté naturellement, récolté quelques jours avant l'essai
Concombre			
Pastèque			
Margoze			Fruit jeune à moyen, infesté naturellement, récolté quelques jours avant l'essai
L3**	Larves de 3 <sup>ème</sup> stade prélevées au laboratoire juste avant l'essai et lavées à l'eau		

\* : les fruits infestés au champ et au laboratoire contiennent au moment du test en tunnel de vol des larves de 3<sup>ème</sup> stade et sont dans un état avancé de dégradation.

\*\* : ~10 cm<sup>3</sup> de L3 sont disposés dans le tube source, soit 100 à 200 larves

#### 4 – Réponse des femelles de *D. tryoni* à des odeurs du complexe "Fruits de diverses familles / *C. capitata*"

De même que pour *P. fletcheri*, une première étude du comportement des parasitoïdes en l'absence de stimulus odorant (tube vide) est menée afin de servir de témoin pour les analyses des réponses comportementales aux stimuli odorants :

- 2 espèces végétales (fruits-hôtes de *C. capitata*) sont testées: Elengi (ou coing de Chine) et Bibace (ou néflier du Japon);
- 3 états de la source sont testés: fruit sain, fruit pourri, fruit infesté contenant des larves-hôtes;
- Les résultats obtenus avec ces différentes sources sont dans chaque cas comparés avec les résultats obtenus avec des larves hôtes dans leur milieu d'élevage, des larves hôtes lavées à l'eau et le témoin.

Les fruits infestés naturellement contiennent de 10 à 30 larves hôtes. L'essai en tunnel de vol a lieu lorsque celles-ci ont atteint leur 3<sup>ème</sup> stade larvaire.

Les méthodes de préparation des sources sont détaillées dans le Tableau 6.

**Tableau 6:** Préparation des sources d'odeur du complexe "Fruits hôtes / *C. capitata*".

	SAIN	POURRI	INFESTE
Elengi	Fruit mûr sain récolté juste avant l'essai et	Idem "sain" et laissé à l'air ambiant pendant 6 jours avant l'essai	Fruit mûr, infesté naturellement, récolté quelques jours avant l'essai
Bibace	légèrement lacéré*	-----	
L3 + milieu	Larves de 3 <sup>ème</sup> stade dans leur milieu de développement prélevées au laboratoire juste avant l'essai		
L3 **	Larves de 3 <sup>ème</sup> stade prélevées au laboratoire juste avant l'essai et lavées à l'eau		

\* : les fruits sains sont lacérés afin de faciliter le dégagement des odeurs.

\*\* : ~10 cm<sup>3</sup> de L3 sont disposés dans le tube source, soit 100 à 200 larves.

### ***B – Analyse chimique des composés volatils de Cucurbitaceae***

Cette étude a été menée dans le laboratoire d'analyses du CIRAD REUNION à la Maison Régionale des Sciences et de la Technologie située à Saint-Denis, et en collaboration avec le Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles et des Sciences des Aliments de l'Université de la Réunion.

#### ***1 – Mise au point des conditions expérimentales***

Les premiers essais ont consisté à déterminer la programmation de température permettant une bonne séparation des pics sur le chromatogramme. La quantité de matériel végétal à analyser ainsi que le temps d'adsorption ont également été déterminés afin d'obtenir des pics d'une intensité suffisante.

Différentes préparations ont été analysées afin de mettre au point la méthode la plus avantageuse. Cet essai a été effectué avec la citrouille et la courgette:

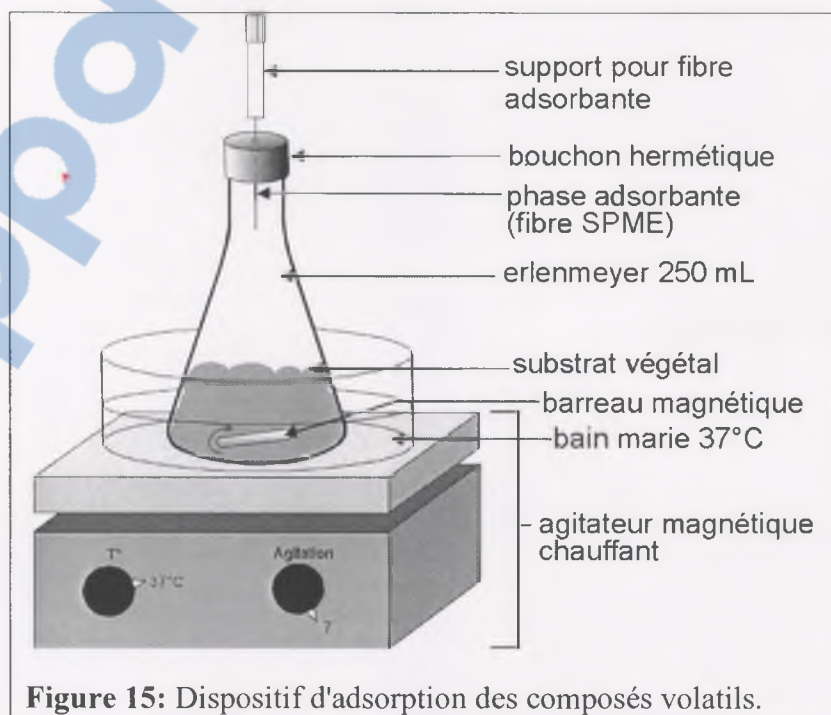
- broyat de fruit mûr,
- broyat de fruit mûr dans une solution de chlorure de sodium (NaCl) à 35%,
- broyat de fruit mûr chauffé à 37°C pendant toute la durée de l'adsorption,
- broyat de fruit mûr dans une solution de NaCl à 35% et chauffé à 37°C.

## 2 – Méthode de collecte d'effluves

Les méthodes traditionnelles d'extraction des composés volatils (distillation, entraînement à la vapeur ...) sont souvent délicates à mettre en œuvre. La microextraction en phase solide (SPME) constitue une technique alternative. Ses principaux avantages résident dans sa simplicité, l'absence de solvants qui évite des manipulations excessives sur les échantillons, et sa rapidité. L'échantillon adsorbé est en fait composé de l'atmosphère présente au dessus de la matière végétale. La technique utilisée pour l'adsorption des composés volatils est la collecte d'effluve (Headspace) statique. Une seringue modifiée à usage manuel est utilisée ; celle-ci est munie d'un piston à ressort qui permet de sortir une fibre de silice (Supelco Inc., Bellefonte, PA) de son tube de protection. Cette fibre est recouverte d'une phase stationnaire: le Carboxen PDMS (Polydiméthylsiloxane), d'épaisseur 75  $\mu\text{m}$ .

Après pesée, l'échantillon végétal est placé dans un erlenmeyer de 250 mL hermétiquement fermé, porté à 37°C et maintenu sous agitation constante (Figure 15). Le septum du bouchon est percé avec la seringue, fibre rétractée. L'extraction est réalisée de façon statique: la fibre est sortie et les composés volatils s'adsorbent sur la phase stationnaire pendant 2 heures. La fibre est de nouveau rétractée avant de retirer l'aiguille.

La désorption est thermique puisqu'elle est réalisée au moment de l'injection dans le chromatographe où la température est portée à 230°C.



**Figure 15:** Dispositif d'adsorption des composés volatils.



## 2 – Techniques d'analyse

L'analyse est réalisée par le couplage CHROMATOGRAPHE EN PHASE GAZEUSE (Hewlett Packard 5890 série II) / SPECTROMETRE DE MASSE (Hewlett Packard série 5971). Le chromatographe est équipé d'une colonne capillaire polaire DB-WAX de longueur 60 m, de diamètre 0,32 mm et d'épaisseur de film 0,25  $\mu\text{m}$ . L'hélium est utilisé comme gaz vecteur (débit, 1 mL/mn ; pression en tête de colonne, 14,5 psi). Les programmations de température sont les suivantes:

- température de l'injecteur : 230°C
- température du détecteur : 250°C
- pas de programmation du four : 50°C  $\rightarrow$  230°C (1°C/mn)  
puis 230°C (15 mn)

L'identification des spectres est réalisée grâce à la base de données WILEY 138K et au registre des spectres de masse (Lafferty & Stauffer, 1988):

L'analyse chromatographique fournit un chromatogramme constitué de pics. A chaque pic correspond en général un composé auquel est associé un spectre de masse, lui-même constitué de plusieurs pics. Chacun de ces pics correspond à une espèce ionisée issue du composé fragmenté lors de son passage dans le détecteur. L'étape-clé de l'identification d'un composé est la comparaison de son spectre de masse avec celui de la banque de données. La banque de données analyse le spectre et fournit une liste des composés ayant un spectre de masse similaire, associés à une probabilité d'exactitude. Le composé est considéré comme identifié lorsque ce pourcentage est supérieur à 90. Si aucun spectre de référence de la base de données ne correspond au spectre obtenu, des comparaisons sont alors effectuées avec le registre des spectres de masse, classés selon leur masse moléculaire.

## 3 – Matériel végétal analysé

Les analyses sont réalisées sur différentes espèces et stades phénologiques de Cucurbitaceae; des fruits infestés de citrouille et de margoze ont été également analysés (Tableau 7).

Les échantillons sont prélevés de préférence le jour même de l'analyse (conservation maximum: 2 jours), conservés dans des bocaux en verre pour éviter les pollutions par d'autres composés volatils, et transportés dans une glacière pour éviter de trop fortes variations de température. Les échantillons sont conservés au réfrigérateur (4°C) jusqu'à

leur analyse. La quantité d'échantillon nécessaire par analyse est de 100 g pour les fruits et de 10 g pour les fleurs. Les fruits sont coupés en morceaux ou légèrement écrasés avec un pilon.

**Tableau 7:** Matériel végétal analysé par headspace / CPG / SM.

	<b>Fruit sain</b>	<b>Fruit infesté</b>
<b>Citrouille</b>	jeune / moyen / mûr	mûr
<b>Courgette</b>	jeune / moyen / mûr	-
<b>Concombre</b>	jeune / moyen / mûr	-
<b>Pastèque</b>	jeune / moyen / mûr	-
<b>Margoze</b>	jeune / mûr	mûr

**PREMIERE PARTIE :**

**DETERMINATION DES OPIINAE DE LA  
REUNION**

**POTENTIEL BIOTIQUE ET BIOLOGIE  
DU DEVELOPPEMENT DES DEUX  
ESPECES DE PARASITOÏDES  
ETUDIEES**



## I – Détermination des Opiinae de la Réunion

La caractérisation morphologique des adultes femelles des différentes espèces d'Opiinae présentes à la Réunion permet d'élaborer une clé d'identification pratique.

Les espèces concernées par cette étude sont :

- espèces importées : *Psytalia fletcheri*  
*Diachasmimorpha tryoni*
- espèces indigènes : *Psytalia insignipennis* } endémiques aux Mascareignes et à  
*Psytalia distinguenda* } Madagascar (Wharton *et al.*, 1999)  
*Diachasmimorpha fullawayi* —originale d'Afrique de l'Ouest  
(Wharton & Gilstrap, 1983)

Les caractéristiques morphologiques discriminantes observées chez les différentes espèces d'Opiinae présentes à la Réunion sont regroupées ci-dessous (Nomenclature *cf.* Annexe 2).

TETE	
<i>D. tryoni</i>	* bord inférieur du clypeus convexe * absence de carène occipitale
<i>D. fullawayi</i>	* bord inférieur du clypeus convexe * présence d'une carène occipitale
<i>P. fletcheri</i>	* bord inférieur du clypeus concave * présence d'une carène occipitale
<i>P. insignipennis</i>	* bord inférieur du clypeus concave * absence de carène occipitale
<i>P. distinguenda</i>	* bord inférieur du clypeus concave * présence d'une carène occipitale
THORAX	
<i>D. tryoni</i>	* mesonotum orange * notauli profonds et larges, séparant 3 lobes bien distincts * mesonotum avec fossette médiane * pas de sculpture entre tergum et propodeum
<i>D. fullawayi</i>	* mesonotum orange, couvert de poils courts * notauli peu profonds * mesonotum avec fossette médiane * sculptures entre tergum et propodeum
<i>P. fletcheri</i>	* mesonotum orange * notauli peu marqués * mesonotum sans fossette médiane * sculptures entre tergum et propodeum
<i>P. insignipennis</i> et <i>P. distinguenda</i>	* mesonotum orange * notauli presque inexistantes * mesonotum sans fossette médiane * sculptures entre tergum et propodeum

### AILE ANTERIEURE

<i>D. tryoni</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* (3RSa) de même longueur ou plus petit que (2RS)</li> <li>* (r) plus de 2 fois plus petit que (2RS)</li> <li>* (m-cu) entre dans la 2<sup>ème</sup> cellule submarginale</li> <li>* (m-cu) non courbé</li> <li>* (1 cu-a) postfurcal par les <math>\frac{3}{4}</math> de sa longueur</li> <li>* ailes fortement fumées avec nervures foncées</li> </ul>
<i>D. fullawayi</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* (3RSa) de même longueur ou plus petit que (2RS)</li> <li>* (r) plus de 2 fois plus petit que (2RS)</li> <li>* (m-cu) entre dans la 2<sup>ème</sup> cellule submarginale</li> <li>* (m-cu) non courbé</li> <li>* (1 cu-a) postfurcal par moins des <math>\frac{3}{4}</math> de sa longueur</li> <li>* ailes hyalines avec nervures foncées</li> </ul>
<i>P. fletcheri</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* (3RSa) plus grand que (2RS)</li> <li>* (r) de même longueur que (2RS)</li> <li>* (m-cu) entre dans la 1<sup>ère</sup> cellule submarginale</li> <li>* (m-cu) très courbé</li> <li>* (1 cu-a) postfurcal par moins des <math>\frac{3}{4}</math> de sa longueur</li> <li>* ailes hyalines avec nervures claires</li> </ul>
<i>P. insignipennis</i> et <i>P. distinguenda</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* (3RSa) plus grand que (2RS)</li> <li>* (r) plus de 2 fois plus petit que (2RS)</li> <li>* (m-cu) entre dans la 1<sup>ère</sup> cellule submarginale</li> <li>* (m-cu) peu courbé</li> <li>* (1 cu-a) postfurcal par plus de sa longueur</li> <li>* ailes fumées avec nervures claires</li> </ul>

### AILE POSTERIEURE

<i>D. tryoni</i>	* présence de (m-cu)
<i>D. fullawayi</i>	* présence de (m-cu)
<i>P. fletcheri</i>	* absence de (m-cu)
<i>P. insignipennis</i> et <i>P. distinguenda</i>	* absence de (m-cu)

### PATTE

<i>D. tryoni</i>	* paire postérieure entièrement noires
<i>D. fullawayi</i>	* tarses des pattes postérieures marron foncé
<i>P. fletcheri</i>	* toutes les pattes testacées
<i>P. insignipennis</i>	* tarses des pattes postérieures marron foncé
<i>P. distinguenda</i>	* toutes les pattes testacées

### ABDOMEN

<i>D. tryoni</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* abdomen jaune pâle</li> <li>* larges taches noires sur tergites</li> </ul>
<i>D. fullawayi</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* abdomen orange</li> <li>* taches noires réduites sur tergites</li> </ul>
<i>P. fletcheri</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* abdomen orange</li> <li>* taches noires réduites sur tergites</li> </ul>
<i>P. insignipennis</i> et <i>P. distinguenda</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>* abdomen orange</li> <li>* pas de taches noires sur tergites</li> </ul>

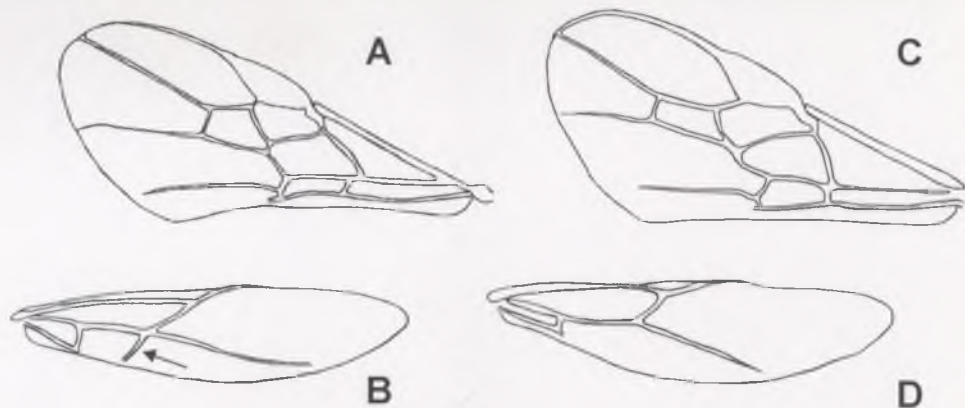
### OVIPOSITEUR

<i>D. tryoni</i>	* sinueux à l'apex * aussi long que le corps tout entier
<i>D. fullawayi</i>	* droit, non sinueux à l'apex * aussi long que les $\frac{3}{4}$ du corps
<i>P. fletcheri</i>	* sinueux à l'apex * aussi long que l'abdomen
<i>P. insignipennis</i>	* sinueux à l'apex * aussi long que les $\frac{3}{4}$ du corps
<i>P. distinguenda</i>	* sinueux à l'apex * aussi long que l'abdomen

De ces différentes caractéristiques se déduit une clé de détermination pratique pour différencier facilement les parasitoïdes Opiinae de l'île de la Réunion:

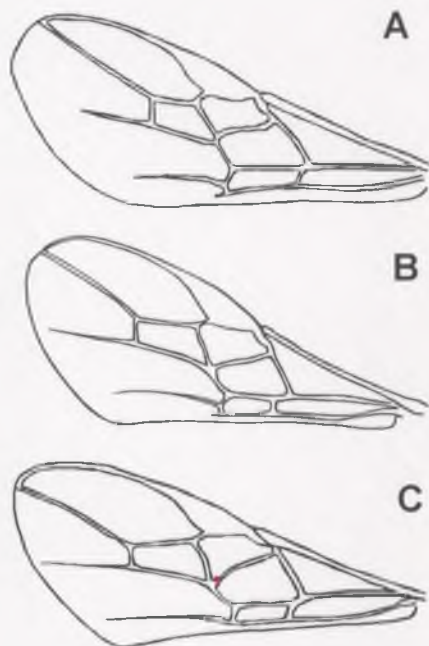
1. - Clypeus convexe. Présence de (m-cu) (post-nervulus) sur l'aile postérieure (Fig. 16-B) ..... 2.  
 - Clypeus concave. Absence de (m-cu) sur l'aile postérieure (Fig. 16-D) ..... 3.
2. - Pattes postérieures entièrement noires. Ovipositeur aussi long que le corps ..... *Diachasmimorpha tryoni*  
 - Tarses des pattes postérieures marron. Ovipositeur aussi long que les  $\frac{3}{4}$  du corps .... *Diachasmimorpha fullawayi*
3. - Absence de carène occipitale (Fig. 18-B). Tarses des pattes postérieures marron foncé. Ovipositeur aussi long que les  $\frac{3}{4}$  du corps ..... *Psytalia insignipennis*  
 - Présence d'une carène occipitale (Fig. 18-A). Pattes testacées. Ovipositeur aussi long que l'abdomen ..... 4.
4. - Tâches noires sur tergites abdominaux. (R) de même longueur que (2RS) (Fig. 16-C). Ailes hyalines ..... *Psytalia fletcheri*  
 - Pas de tâches noires sur tergites abdominaux. (R) plus de 2 fois plus petit que (2RS) (Fig. 17-B). Ailes fumées. .... *Psytalia distinguenda*





**Figure 16:** Ailes antérieures de *D. tryoni* (A) et *P. fletcheri* (C) et ailes postérieures des *Diachasmimorpha* spp. (B) et des *Psyttalia* spp. (D).

La flèche sur B indique la présence d'une nervure "m-cu" chez les *Diachasmimorpha* spp.

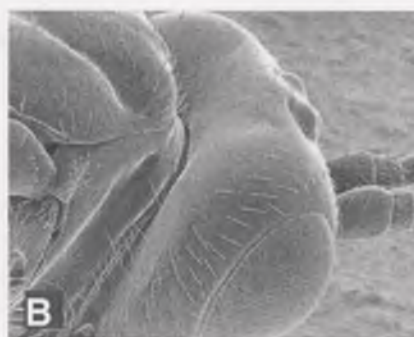


**Figure 17:** Ailes antérieures des Opiinae indigènes de la Réunion.

A, *D. fullawayi*

B, *P. distinguenda*

C, *P. insignipennis*.



**Figure 18:** A, présence d'une carène occipitale chez *P. fletcheri*; B, absence de carène occipitale chez *D. tryoni* (d'après Wharton, 1997).

## II – Potentiel biotique

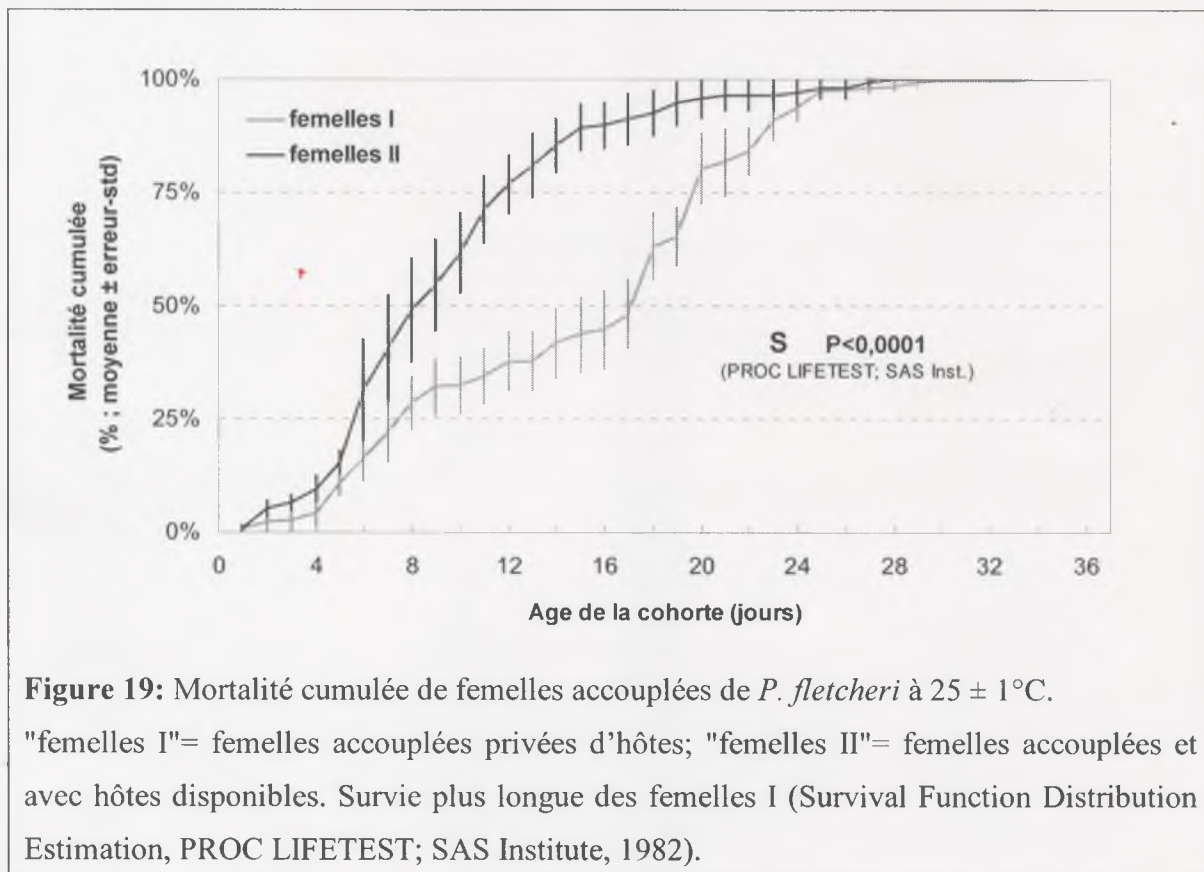
La caractérisation biotique des deux espèces de parasitoïdes est indispensable afin d'évaluer leurs potentialités dans le contrôle biologique des Tephritidae visés. Cette caractérisation consiste dans un premier temps à étudier la longévité et la fécondité des femelles adultes, puis à faire la description morphologique et chronologique du développement préimaginal, ainsi que de déterminer l'influence de différentes températures constantes sur ce développement.

### A – Résultats

#### 1 – Longévité

##### a) *Psytalia fletcheri*

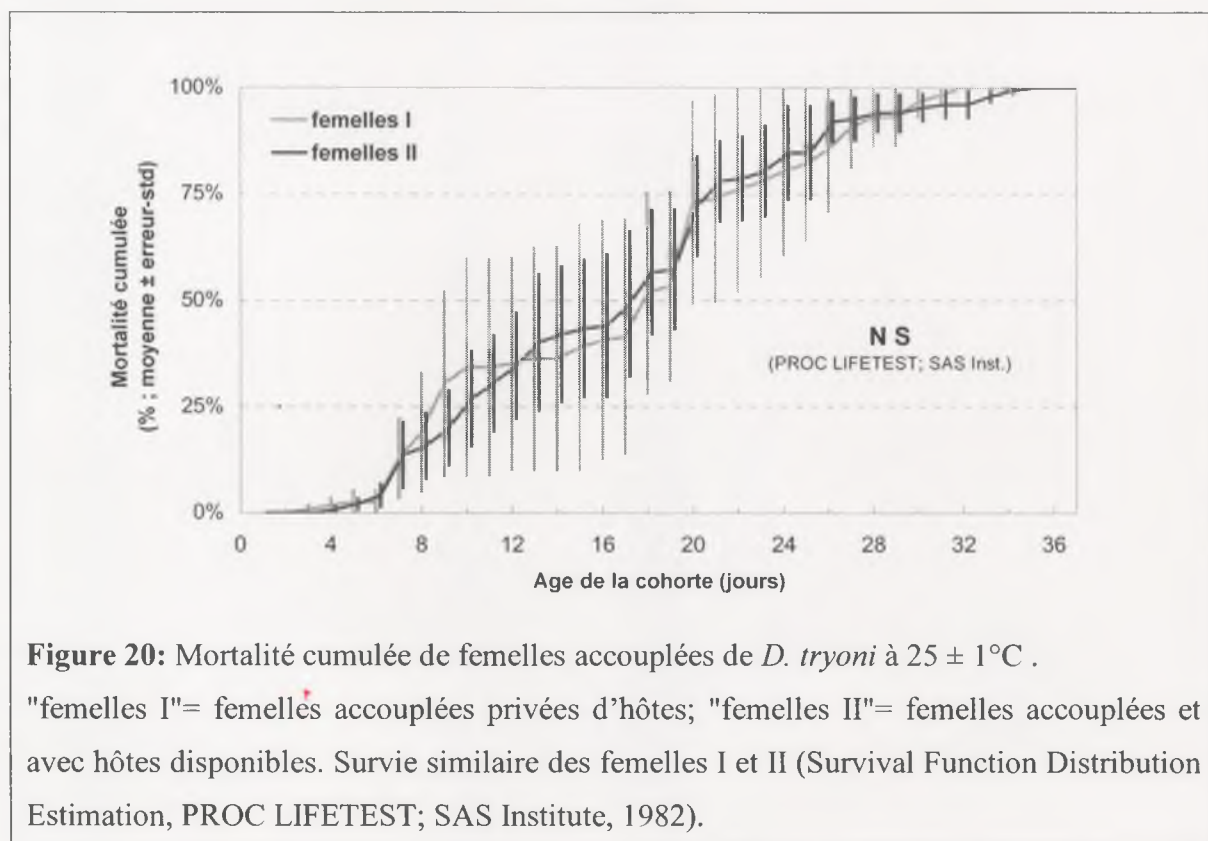
Il apparaît que les deux groupes de femelles présentent des distributions de survie différentes (Figure 19). Les femelles en présence d'hôtes (femelles II) présentent une longévité inférieure à celle des femelles privées d'hôtes (femelles I) :  $9,51 \pm 0,36$  vs.  $14,71 \pm 0,52$  jours (Survival Function Distribution Estimation, PROC LIFETEST; SAS Institute, 1982).



Les profils des courbes de mortalité cumulée diffèrent entre les deux catégories de femelles. La courbe des femelles II est unimodale, tandis que celle des femelles I est bimodale. Il apparaît donc chez les femelles privées d'hôtes une phase ralentie de mortalité entre 9 et 17 jours.

b) *Diachasmimorpha tryoni*

Les femelles de *D. tryoni* présentent une longévité similaire, qu'elles aient la possibilité de pondre ou non (Figure 20) :  $16,78 \pm 0,64$  jours pour les femelles II et  $18,03 \pm 0,74$  jours pour les femelles I ( $p=0.2025$ , Survival Function Distribution estimation; PROC LIFETEST; SAS Institute, 1982).



Contrairement à *P. fletcheri*, les femelles de *D. tryoni* présentent des courbes de mortalité cumulée de forme globalement unimodale, qu'elles soient privées d'hôtes ou non.



## 2 – Anatomie de l'appareil reproducteur femelle

### a) *P. fletcheri*

L'appareil reproducteur femelle de *P. fletcheri* est constitué des deux ovaires, d'une spermathèque, d'une glande alcaline (ou glande de Dufour) et de glandes acides (Figure 21-A).

Chacun des deux ovaires est composé de 2 ovarioles filiformes, très longs (3,5 mm chez *P. fletcheri*), de type méroïstique et polytrophique. Les deux calices ovariens aboutissent dans des oviductes latéraux très courts qui se rejoignent pour former l'oviducte commun s'élargissant en un bref vagin qui s'ouvre dans le canal de ponte de l'ovipositeur. L'oviducte renferme des ovocytes matures. La spermathèque est formée d'une capsule légèrement brunâtre de 20 µm de diamètre qui s'ouvre au niveau du vagin par un canal court et étroit (Figure 21-A).

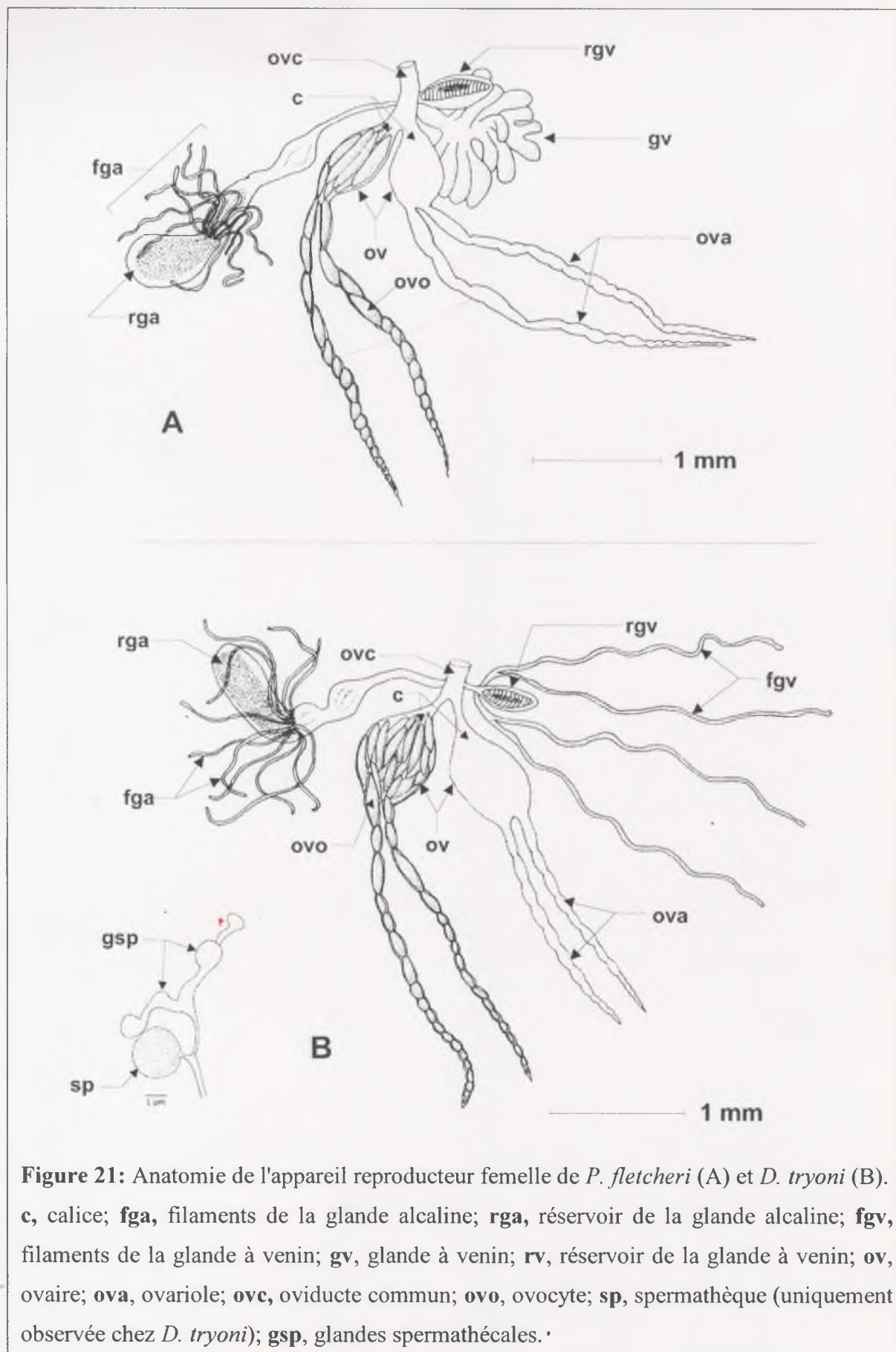
La glande alcaline et les glandes acides constituent les glandes annexes.

La glande alcaline est formée de 3 lobes, dont le plus gros est séparé des deux autres par un rétrécissement duquel partent de nombreux filaments. Son contenu, d'aspect hyalin et visqueux, semble se déverser directement dans le vagin.

Les glandes acides (ou glandes à venin) sont formées de deux parties. Le réservoir est contenu dans un sac ovoïde constitué d'un épithélium cellulaire, d'une forte musculature longitudinale et d'une spirale interne. L'autre partie, qui constitue les glandes proprement dites, est formée de tubes sécrétoires. Chez *P. fletcheri*, ce sont des tubes courts, assez larges et qui présentent des ramifications.

### b) *D. tryoni*

L'appareil reproducteur femelle de *D. tryoni* présente une structure similaire à celui de *P. fletcheri*. Les ovarioles ont une longueur de 3,3 mm. La forme des tubes sécrétoires des glandes acides diffère de ce que l'on observe chez *P. fletcheri*, la glande à venin de *D. tryoni* étant constituée de 4 tubes filiformes très longs (2,8 mm) (Figure 21-B).

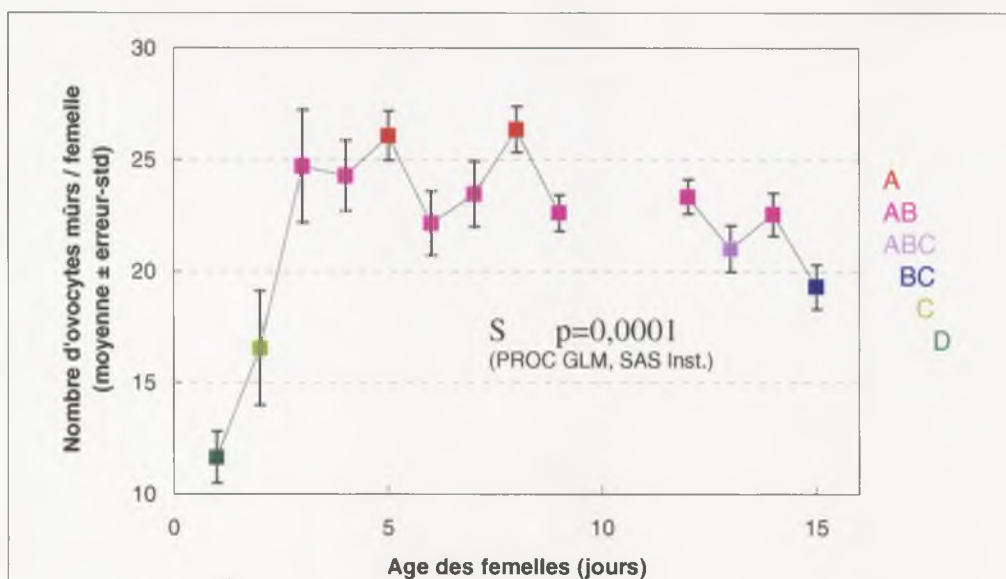


**Figure 21:** Anatomie de l'appareil reproducteur femelle de *P. fletcheri* (A) et *D. tryoni* (B). **c**, calice; **fga**, filaments de la glande alcaline; **rga**, réservoir de la glande alcaline; **fgv**, filaments de la glande à venin; **gv**, glande à venin; **rv**, réservoir de la glande à venin; **ov**, ovaire; **ova**, ovariole; **ovc**, oviducte commun; **ovo**, ovocyte; **sp**, spermathèque (uniquement observée chez *D. tryoni*); **gsp**, glandes spermathécales.

### 3 – Fécondité potentielle

#### a) *P. fletcheri*

L'évolution du nombre d'ovocytes mûrs présents dans les ovaires des femelles de *P. fletcheri* privées d'hôtes en fonction de leur âge est représentée graphiquement sur la Figure 22. Un jour après l'émergence, les femelles présentent un nombre d'ovocytes matures de  $11,64 \pm 1,15$ . La fécondité potentielle augmente ensuite progressivement jusqu'à l'âge de 3 jours. Elle présente ensuite une progression en dents de scie pendant les 10 jours suivants, variant régulièrement entre 22 et 26 ovocytes matures par femelle. Le nombre maximum d'ovocytes matures est atteint avec des femelles âgées de 5 et 8 jours ( $26,07 \pm 1,11$  et  $26,33 \pm 1,03$  respectivement). Une décroissance est ensuite observée à partir de l'âge de 14 jours. Au 15<sup>ème</sup> jour, les femelles possèdent  $19,29 \pm 1,01$  ovocytes mûrs.



**Figure 22:** Evolution de la fécondité potentielle des femelles de *P. fletcheri* au cours de leur vie.

Effet significatif de l'âge des femelles sur leur fécondité potentielle ( $F=7,67$  ddl=12  $p=0,0001$ ; PROC GLM; SAS Institute, 1982).

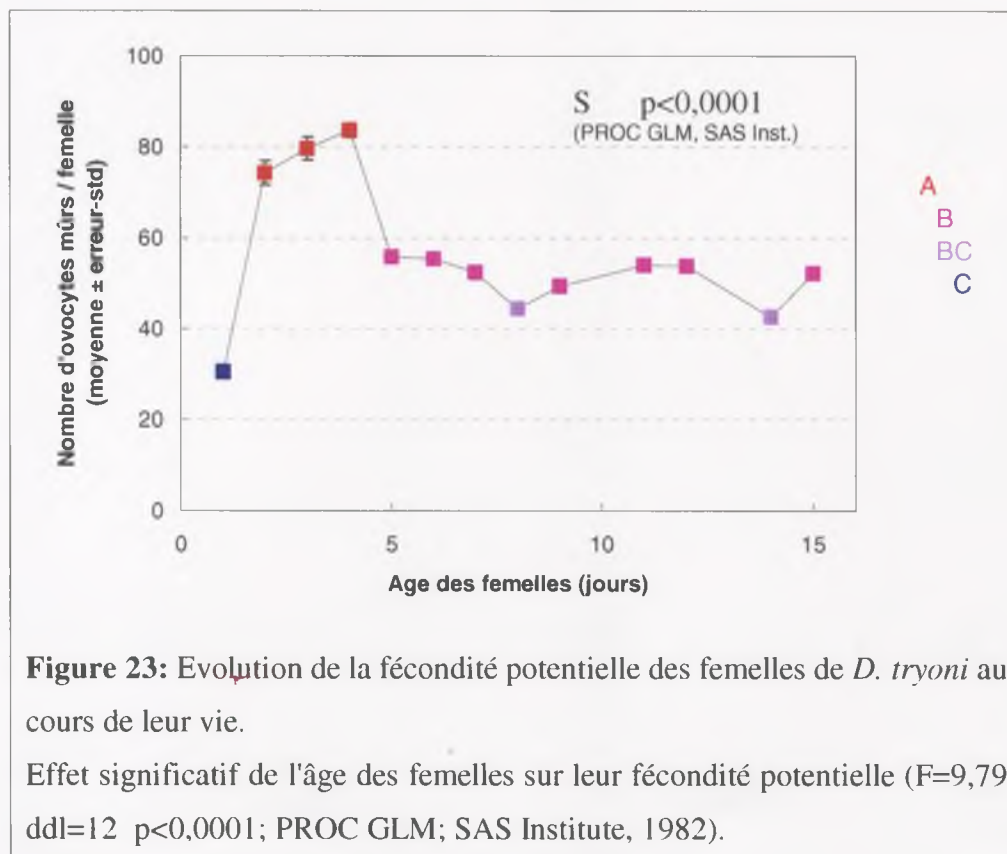
La baisse de fécondité potentielle à partir de 6 jours semble due à une résorption du matériel ovocytaire. En effet, les ovocytes présentent alors des signes de dégénérescence (perte de turgescence, apparition d'une turbidité).





b) *D. tryoni*

L'évolution du nombre d'ovocytes mûrs présents dans les ovaires des femelles de *D. tryoni* privées d'hôtes en fonction de leur âge est représentée graphiquement sur la Figure 23. Un jour après l'émergence, les femelles présentent un nombre d'ovocytes matures de  $30,5 \pm 5,2$ . La maturation ovocytaire s'accélère ensuite et atteint un plateau à 4 jours. La fécondité potentielle est maximale à 2, 3 et 4 jours, avec des valeurs respectives de  $74,2 \pm 10,0$ ,  $79,6 \pm 3,5$ ,  $83,6 \pm 1,4$  ovocytes mûrs / femelle. La fécondité chute ensuite à  $55,8 \pm 3,5$  à l'âge de 5 jours et reste stable pendant les 10 jours suivants, variant entre 43 et 55 ovocytes matures par femelle.



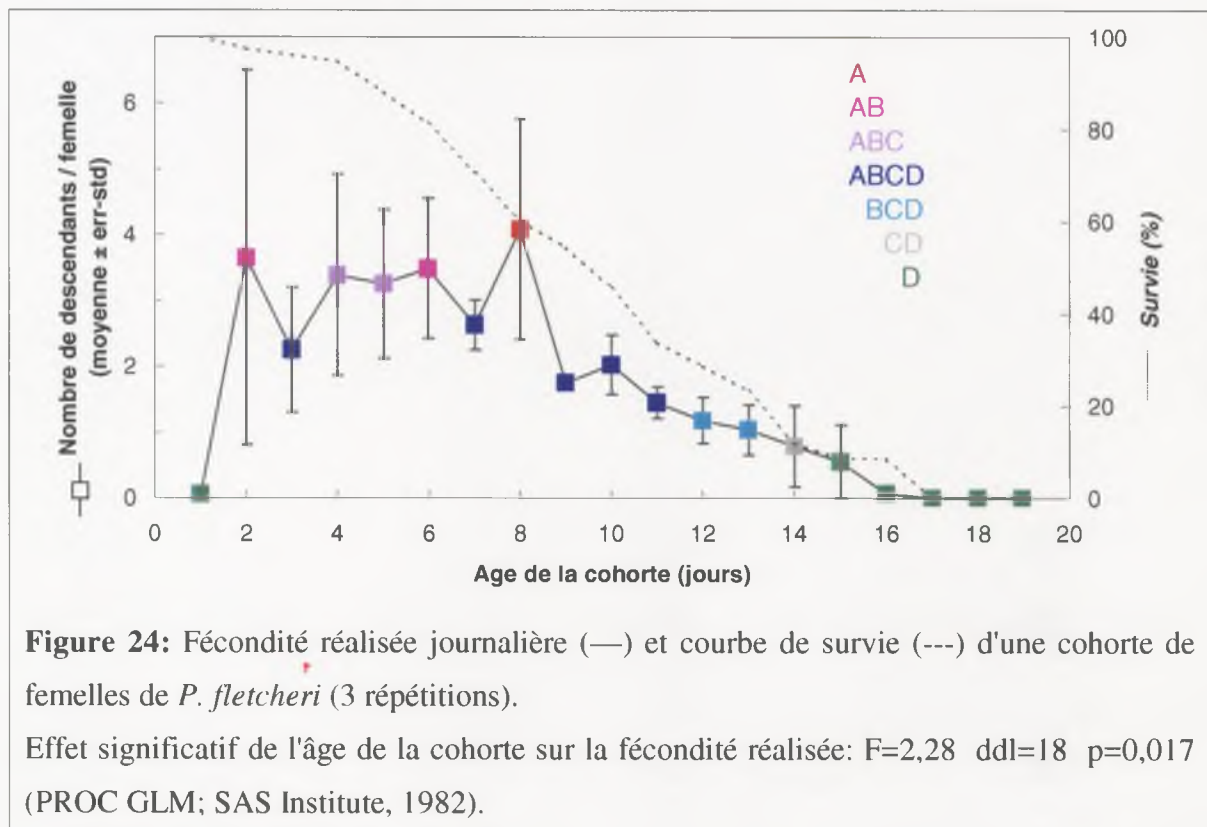
Chez *D. tryoni* également est observé le phénomène d'oosorption qui est responsable de cette forte baisse de la fécondité potentielle à partir de l'âge de 5 jours.

#### 4 – Fécondité réalisée

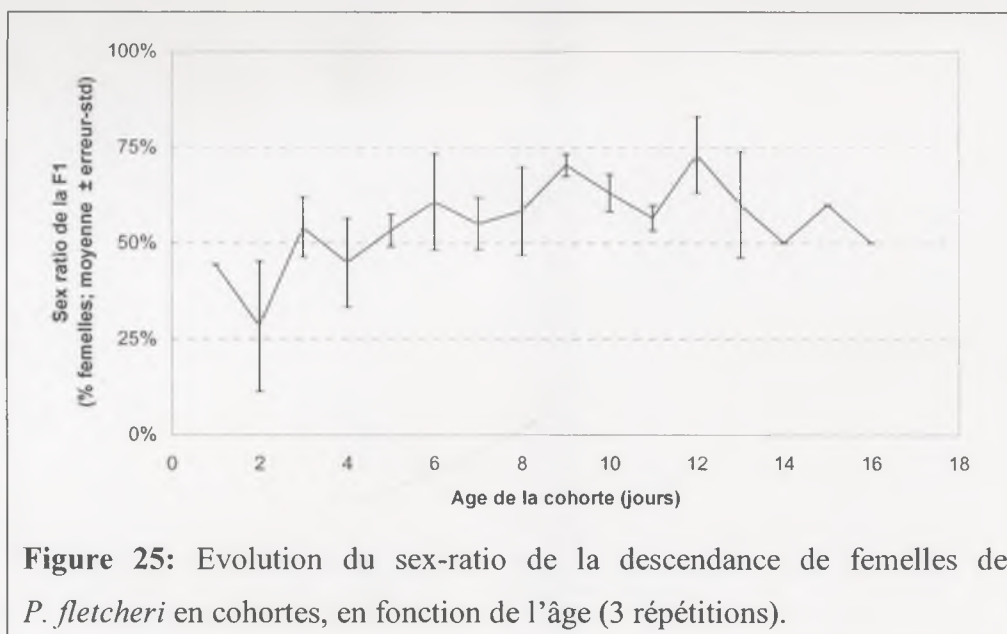
##### a) *Psytalia fletcheri*

###### Etude sur des cohortes :

Les données de fécondité réalisée journalière par femelle (Figure 24) sont soumises à une analyse de variance (PROC GLM ; SAS Institute, 1982). Un effet de l'âge de la cohorte est mis en évidence. La fécondité apparaît plus importante entre le 2<sup>ème</sup> et le 8<sup>ème</sup> jour, ce qui n'est pas confirmé statistiquement. La fécondité réalisée par femelle sur toute sa vie est de  $31,7 \pm 6,3$  descendants. Le maximum journalier est obtenu à l'âge de 8 jours avec une fécondité réalisée de  $4,08 \pm 1,67$  descendants. Les femelles durant cette expérimentation présentent une longévité moyenne de  $9,84 \pm 0,32$  jours.



Le sex ratio est au départ en faveur des mâles puis la tendance s'inverse à partir du 6<sup>ème</sup> jour et le sex ratio est progressivement dévié en faveur des femelles (Figure 25).

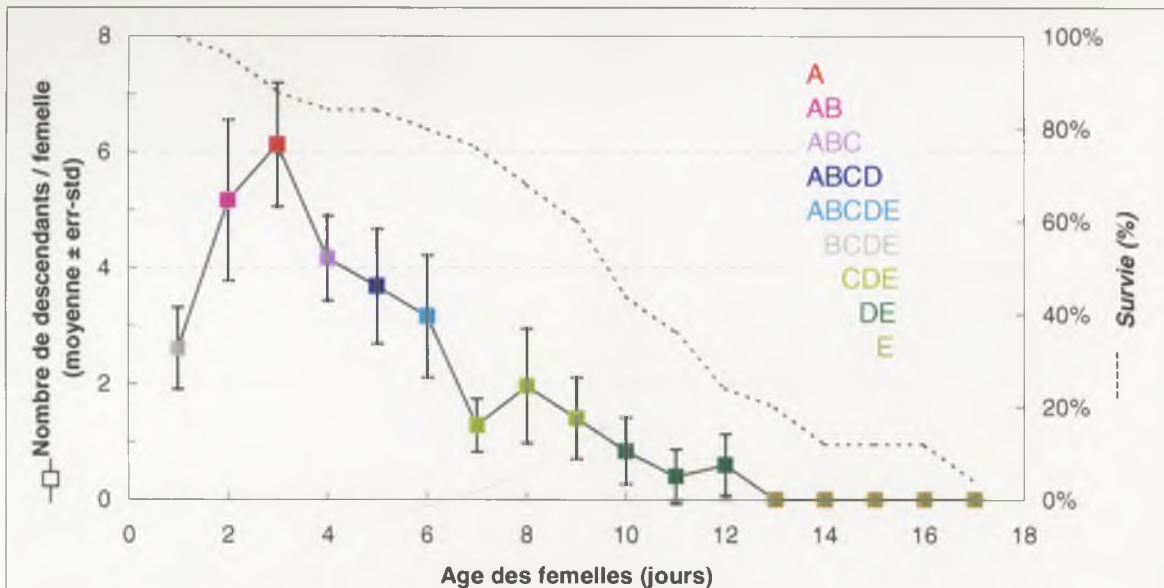


#### Etude sur des femelles isolées :

Les femelles isolées présentent une survie moyenne de  $9,00 \pm 0,87$  jours. La ponte débute dès le premier jour après l'émergence pour environ 50% de l'effectif et se poursuit jusqu'au 12<sup>ème</sup> jour (Figure 26). La fécondité réalisée quotidienne maximale par femelle est réalisée à l'âge de 3 jours avec  $6,12 \pm 1,07$  descendants. La fécondité réalisée globale sur toute la vie est de  $31,12 \pm 5,17$  descendants. Dans la première répétition, 2 femelles sont mortes à l'âge de 2 jours sans avoir pondu, alors que toutes les femelles de la deuxième répétition ont pondu.

Une analyse de variance (PROC GLM; SAS Institute, 1982) réalisée sur les données de fécondité réalisée de femelles individuelles montre un effet de l'âge sur la fécondité réalisée.

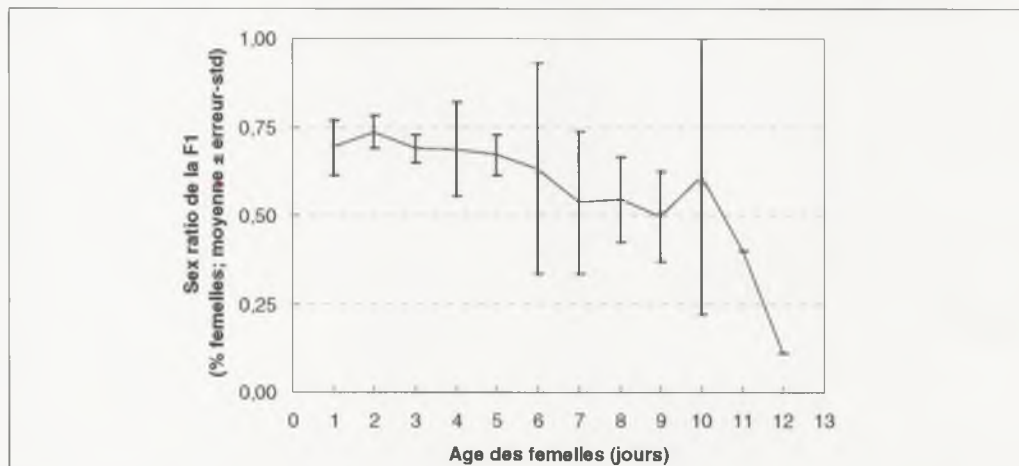




**Figure 26:** Fécondité réalisée (—) et courbe de survie (---) de femelles de *P. fletcheri* isolées; 2 répétitions (10 et 15 femelles).

Effet significatif de l'âge des femelles sur la fécondité réalisée:  $F=6,41$  ddl=16  $p=0,0001$  (PROC GLM; SAS Institute, 1982).

Le sex-ratio (Figure 27) est très en faveur des femelles et peu variable entre les deux répétitions jusqu'à l'âge de 5 jours. Il décroît ensuite progressivement et devient très variable entre les deux répétitions, avant de chuter brutalement à partir du 10<sup>ème</sup> jour.



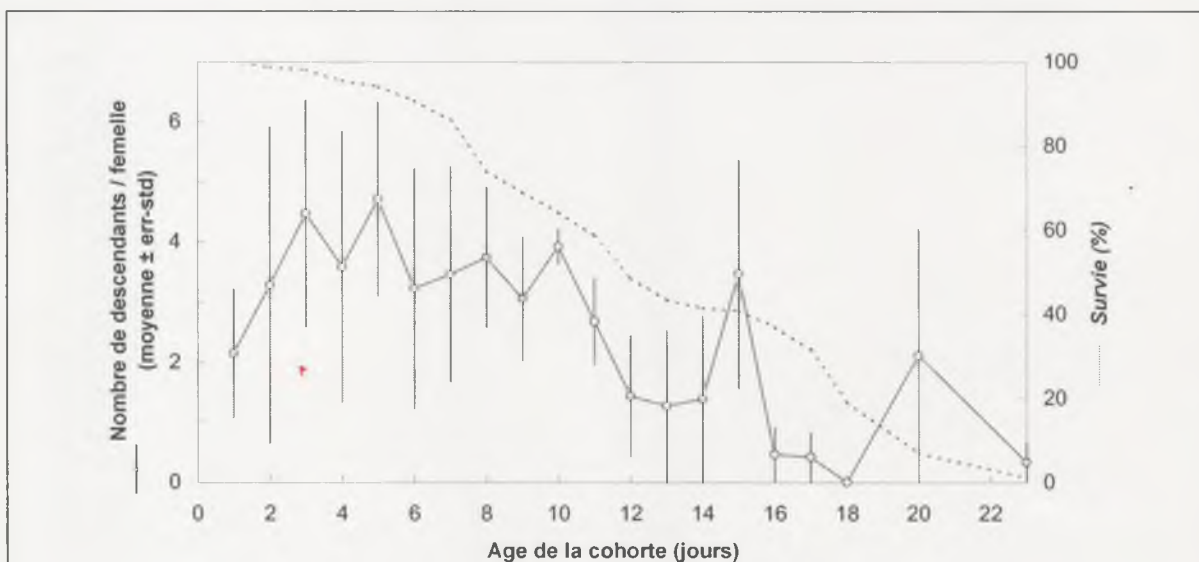
**Figure 27:** Evolution du sex-ratio de la descendance de femelles isolées de *P. fletcheri* en fonction de l'âge; 2 répétitions (10 et 15 femelles).

Les résultats de fécondité réalisée de femelles individuelles sont comparés à ceux obtenus avec des femelles groupées grâce à une ANOVA d'Ordre 2 (StatSoft-France,

1997). Un effet de l'âge peut de nouveau être mis en évidence ( $p=1.10^{-6}$ ). Les femelles groupées ou individualisées ne montrent pas une fécondité réalisée significativement différente ( $p=0,32$ ). Cependant, il faut noter une différence de fécondité à l'âge de 1 jour :  $0,09 \pm 0,09$  descendants sont obtenu lorsque les femelles sont en cohortes, contre  $2,6 \pm 0,7$  lorsque les femelles sont individualisées. Ceci pourrait laisser penser à du superparasitisme dans le cas de cohortes. Or, ce superparasitisme semble se réduire dès le 2<sup>ème</sup> jour, ce qui peut laisser supposer que les femelles auraient alors acquis une capacité discriminatoire.

#### b) *Diachasmimorpha tryoni*

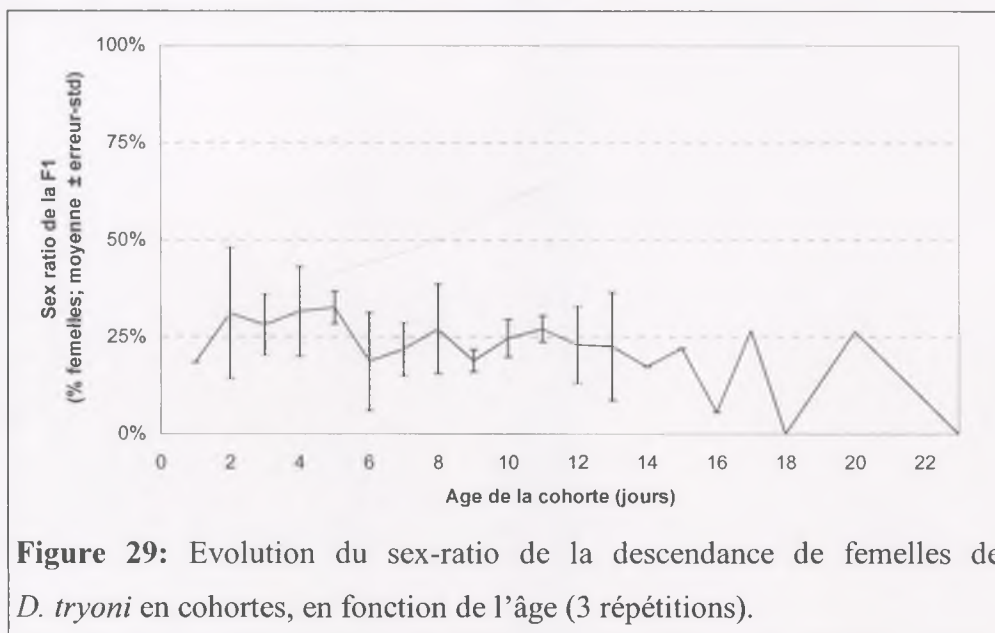
La fécondité réalisée de cette espèce présente une très forte variabilité (Figure 28). L'analyse de variance (PROC GLM ; SAS Institute, 1982) ne révèle pas d'effet âge sur la fécondité. Cependant, au vu de la forte mortalité à partir de 11 jours (Figure 28), la fécondité est plus importante entre 3 et 10 jours. Le plus grand nombre de descendants sont obtenus lorsque les femelles sont âgées de 5 jours, avec  $4,71 \pm 1,63$  desc./femelle. La fécondité réalisée totale par femelle est de  $48,13 \pm 8,52$  descendants. Les femelles durant cette expérimentation présentent une longévité moyenne de  $12,52 \pm 0,46$  jours.



**Figure 28:** Fécondité réalisée journalière (—) et courbe de survie (---) d'une cohorte de  $43 \pm 7$  femelles de *D. tryoni*.

Pas d'effet de l'âge sur la fécondité journalière ( $p=0,49$  – PROC GLM; SAS Inst., 1982).

Le sex ratio de la descendance de *D. tryoni* (Figure 29) est fortement dévié en faveur des mâles quel que soit l'âge de la cohorte mère. Cela semble indiquer que les conditions d'élevage ne sont pas idéales; il est probable qu'il existe une influence de la densité de femelles exploitant un lot d'hôtes sur le sex ratio des descendants.



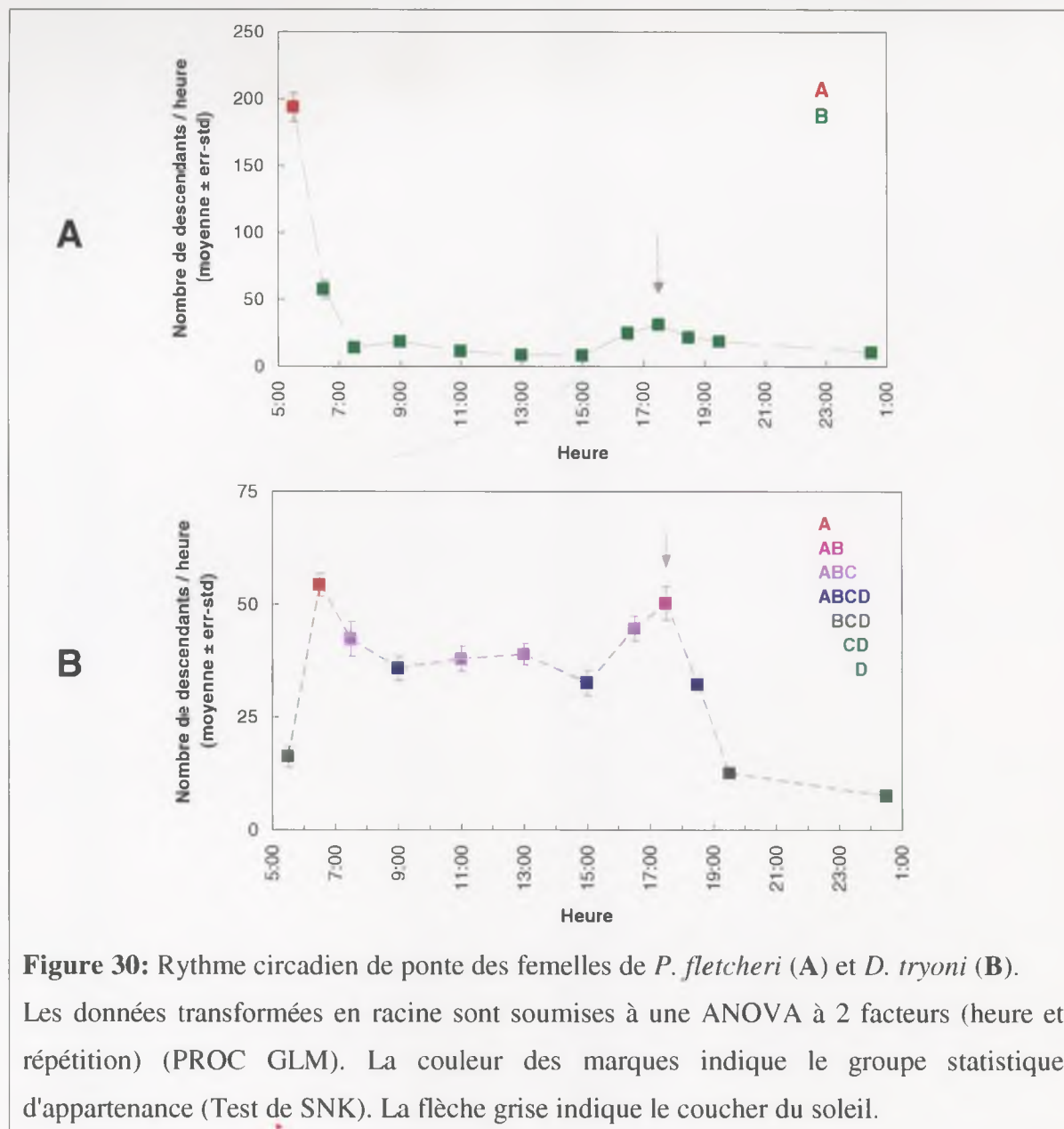
### 5 – Rythme nycthéméral de ponte

Chez *P. fletcheri*, un maximum de descendants est obtenu au lever du soleil (Figure 30A), entre 05h00 et 06h00 ( $F = 5,24$  ddl = 11  $p = 0,0005$ ). , et celles de *D. tryoni* entre 06h00 et 07h00, ( $F = 4,32$  ddl = 11  $p = 0,0017$ ) (PROC GLM; SAS Institute, 1982). Il semble qu'il y ait une légère reprise de l'activité de ponte avant le coucher du soleil mais cette reprise ne peut être mise en évidence statistiquement en raison de l'importance du pic de ponte de la première heure.

Chez *D. tryoni* (Figure 30B), deux légers pics sont observés au lever et au coucher du soleil et un effet de l'heure sur le nombre de descendants engendrés est mis en évidence. Cependant, les valeurs obtenues à 06h00 et 18h00 ne sont pas statistiquement supérieures à celles obtenues aux autres intervalles.

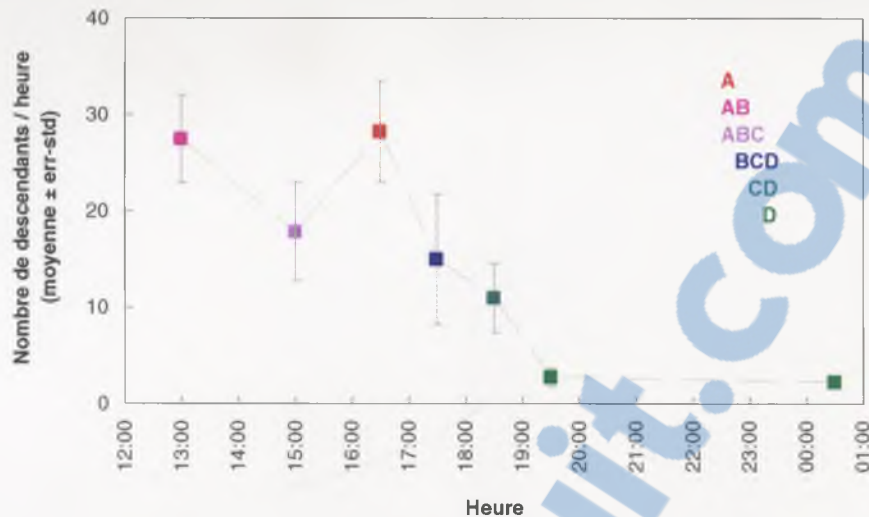
Chez les deux espèces, une baisse de l'activité d'oviposition est observée pendant la scotophase.





**Figure 30:** Rythme circadien de ponte des femelles de *P. fletcheri* (A) et *D. tryoni* (B). Les données transformées en racine sont soumises à une ANOVA à 2 facteurs (heure et répétition) (PROC GLM). La couleur des marques indique le groupe statistique d'appartenance (Test de SNK). La flèche grise indique le coucher du soleil.

Chez *P. fletcheri*, la ponte maximale a lieu juste avant le lever du jour (entre 5h00 et 6h00). Il faut remarquer qu'il s'agit également de la première présentation de larves-hôtes aux parasitoïdes. Il apparaît que deux effets ont pu se cumuler pendant cette première heure de ponte: l'effet "heure" et l'effet "premier accès aux hôtes". Une deuxième expérience est donc menée en débutant la présentation des larves en début d'après-midi. Entre 12h00 et 14h00, la forte ponte observée ici et non dans l'essai précédent est donc seulement due à l'effet "1<sup>er</sup> accès aux hôtes". La reprise de l'activité de ponte avant le coucher du soleil est partiellement confirmée statistiquement (Figure 31); en effet, le nombre de descendants obtenus entre 16 et 17h00 est supérieur à celui obtenu à l'intervalle suivant (17-18h00). Cependant, cette descendance est comparable à celle obtenue entre 12 et 14h00 et entre 14 et 16h00.



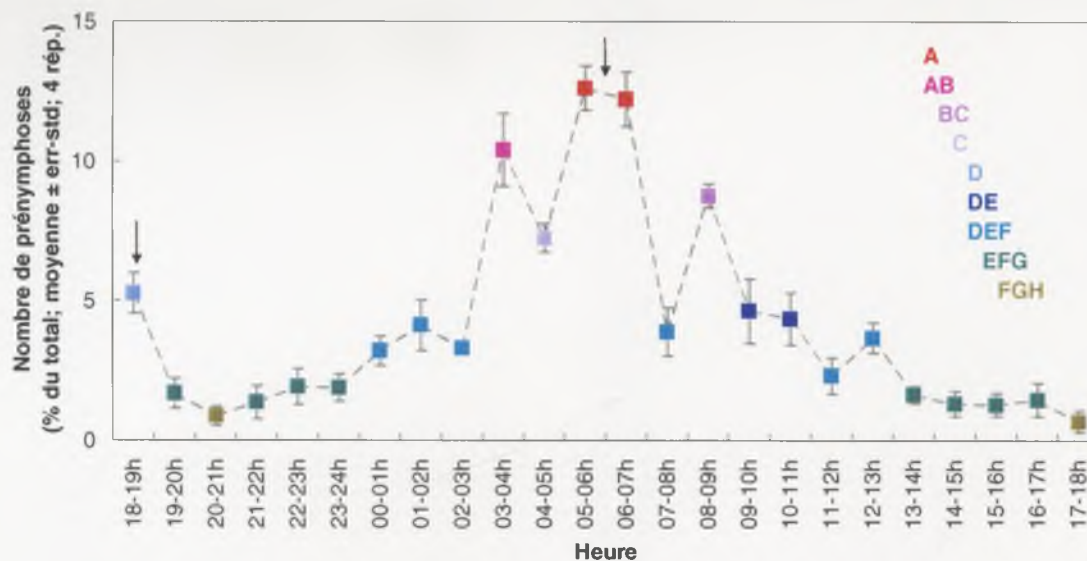
**Figure 31:** Rythme de ponte des femelles de *P. fletcheri* pendant l'après midi.

Les données sont transformées en racine et soumises à une ANOVA. La couleur des marques indique le groupe statistique d'appartenance (Test LSD ; StatSoft-France, 1997).

#### 6 – Rythme nycthéral de prénymphose des larves de *B. cucurbitae* et *C. capitata*

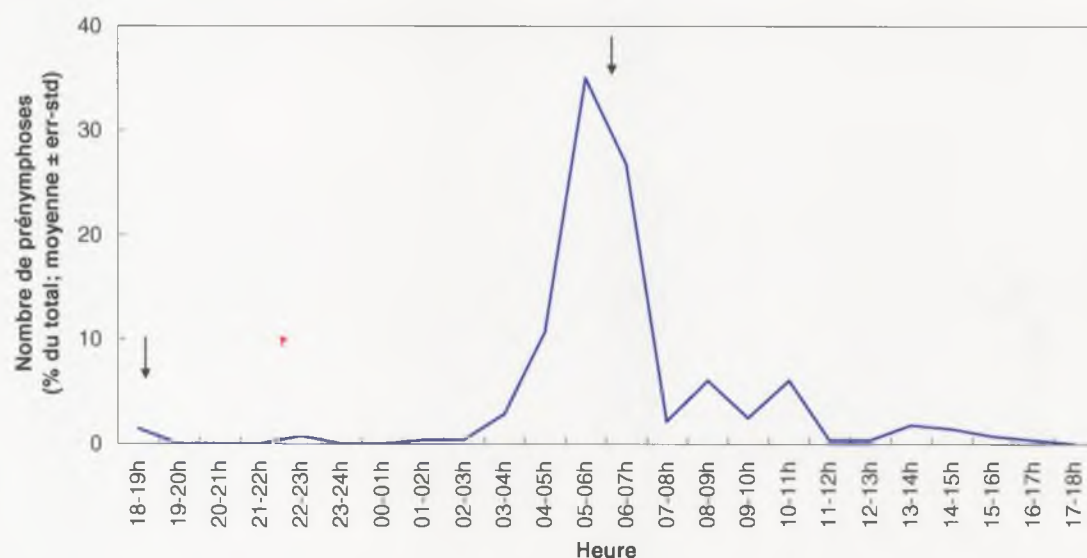
Les larves de *B. cucurbitae* effectuent préférentiellement leur prénymphose pendant le lever du soleil (ANOVA-SNK; StatSoft-France, 1997) (Figure 32). Près de 25% de l'effectif saute du milieu pour réaliser sa pupaison dans la sciure entre 05h00 et 07h00. Une première forte hausse de prénymphoses est observée pendant l'intervalle 03-04h00, soit à partir de 3 heures avant le lever du soleil. La dernière forte proportion de sauts est enregistrée entre 08 et 09h00, soit jusqu'à 3 heures après le lever du soleil. Après 09h00, le nombre de prénymphoses diminue progressivement pour atteindre un minimum de 0,7% à 17-18h00. Un nouveau pic est observé pendant l'intervalle 18-19h00 (5,3% de prénymphoses pendant cet intervalle), correspondant à l'heure précédant le coucher du soleil.

Les larves de *C. capitata* semblent également effectuer leur prénymphose préférentiellement au lever du soleil. En effet, 61,8% des prénymphoses se déroulent entre 06 et 08h00, correspondant aux 2 heures autour du lever du soleil (Figure 33). Une seule répétition a pu être effectuée, ne permettant pas d'analyse de variance. Ce résultat apparaît toutefois fortement significatif et permet de confirmer ceux obtenus par Myburgh (1963) et Causse (1974).



**Figure 32:** Rythme de prénymphose (saut avant pupaison) des larves de 3<sup>ème</sup> stade de *B. cucurbitae* à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et photopériode naturelle.

La couleur des marques indique le groupe statistique d'appartenance (ANOVA:  $F(23,72)=26,5$   $p<0,0001$ ; classement des moyennes par test SNK ; StatSoft-France, 1997). Les flèches noires indiquent les heures de coucher et de lever du soleil (18h56 et 06h08).



**Figure 33:** Rythme de prénymphose des larves de 3<sup>ème</sup> stade de *C. capitata* à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et photopériode naturelle.

Les flèches noires indiquent les heures de coucher et de lever du soleil (18h56 et 06h08).



## *B – Discussion et conclusion*

### APPAREIL GENITAL FEMELLE :

Les femelles des deux espèces étudiées sont pro-synovogéniques : elles possèdent un certain nombre d'ovocytes matures dès l'émergence et ont la capacité de continuer la maturation de leurs œufs au cours de leur vie. Leur appareil reproducteur est constitué de deux ovaires (chacun composé de deux ovarioles de type méroïstique polytrophique), d'une spermathèque, d'une glande alcaline (ou glande de Dufour) et de glandes acides (ou à venin).

La structure des ovarioles est assez homogène au sein de l'ordre des Hymenoptera. Elles sont de type méroïstique. Leur nombre est très variable suivant la famille considérée. Le plus petit nombre d'ovarioles est de une paire, chez les Braconidae Aphidiinae du genre *Aphidius*. Le plus grand nombre d'ovarioles se rencontre chez les Ichneumonidae Eucerotinae (genre *Euceros*), avec près de 200 ovarioles par ovaire et quelques 3000 à 5000 ovocytes matures (Iwata, 1960a), et chez les Trigonalysidae, avec près de 700 ovarioles par ovaire (Iwata, 1960b). Cependant, la plupart des espèces de parasitoïdes possèdent entre 2 et 20 paires d'ovarioles.

La présence d'une spermathèque est commune à tous les Hymenoptera (Quicke, 1997). Cet organe présente une structure constante au sein de cet ordre. Il est constitué d'un petit réservoir sphérique (capsule) qui s'ouvre dans la partie antérieure de l'oviducte commun (vagin) par l'intermédiaire d'un canal étroit (Quicke, 1997).

La glande alcaline existe chez la plupart des Hyménoptères et la fonction de sa sécrétion fait l'objet d'hypothèses : certains lui attribuent un rôle de lubrifiant (Bender, 1943), et d'autres un rôle phéromonal dans l'accouplement ou dans la discrimination des hôtes déjà parasités (Guillot & Vinson, 1972; Vinson & Guillot, 1972; Weseloh, 1976; Hubbard *et al.*, 1987; Syvertsen *et al.*, 1995). Le contenu du réservoir se déverse dans le canal de ponte, en aval de l'utérus. Divers rôles ont été attribués aux sécrétions de la glande acide. Elle servirait à paralyser l'hôte (Flanders, 1950), à le marquer pour éviter le superparasitisme (King & Ratcliffe, 1969), ou à modifier son équilibre immunitaire et empêcher ainsi l'encapsulation de l'œuf du parasitoïde (Osman & Führer, 1979).

Chez *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), Lawrence (1988) puis Lawrence & Akin (1990) ont mis en évidence la présence de deux types de particules virales



(VLP=Virus-Like Particles) dans la glande à venin. Ces particules sont transmises à l'hôte (*Anastrepha suspensa* (Loew)) lors de la ponte; l'une se retrouve dans les cellules épidermiques et l'autre dans les hémocytes. Leur rôle serait de protéger les œufs et les larves du parasitoïde de l'encapsulation par les défenses immunitaires de l'hôte et/ou d'inhiber la métamorphose de ce dernier (Lawrence, 1988).

#### LONGEVITE – FECONDITE :

*D. tryoni* présente une longévité supérieure à *P. fletcheri*. La longévité moyenne des femelles ayant la possibilité de pondre (femelles II) est de  $9,5 \pm 0,4$  jours pour *P. fletcheri* et  $16,8 \pm 0,6$  jours pour *D. tryoni*. Les femelles de *P. fletcheri* privées d'hôtes (femelles I) vivent plus longtemps ( $14,7 \pm 0,5$  jours) que les femelles en présence d'hôtes. Chez *D. tryoni*, la longévité des femelles I ( $18,0 \pm 0,7$  jours) n'est pas statistiquement différente de celle des femelles II. Les deux espèces de parasitoïdes présentent la capacité de résorption de leurs ovocytes lorsque les femelles sont privées d'hôtes. Cependant, les effets de cette résorption sont différents suivant l'espèce considérée. Il semble que les femelles de *P. fletcheri* puissent recycler ce matériel afin de prolonger leur vie, tandis que les femelles de *D. tryoni* n'en semblent pas capables. D'ailleurs, ce phénomène peut s'observer facilement sur les courbes de mortalité cumulée:

- Les femelles de *P. fletcheri* privées d'hôtes présentent une courbe bimodale avec une phase de mortalité ralentie de 9 à 17 jours qui pourrait correspondre à une phase de résorption ovocytaire.
- Les femelles de *D. tryoni* présentent la même courbe unimodale qu'elles soient privées d'hôtes ou non, ce qui semble indiquer que la résorption ovocytaire n'influence pas la longévité des femelles.

Le résultat de longévité des femelles II de *D. tryoni* n'est pas différent de celui obtenu par Ramadan *et al.* (1989a). Par contre, ces auteurs ont mis en évidence chez *D. tryoni* une durée de vie des femelles I deux fois plus grande que celle des femelles II. Par un dénombrement précis du nombre d'ovocytes dans les ovaires des femelles de *D. tryoni* au cours de leur vie, ils concluent que les femelles I résorbent leurs ovocytes matures. Selon ces auteurs, cette capacité de résorption serait corrélée avec une augmentation de la durée de vie chez les femelles I. Cependant, dans notre étude sur *D. tryoni*, même si une résorption des ovocytes est observée, elle ne s'accompagne pas d'une longévité plus grande des femelles I. Cela est également observé chez deux autres espèces d'Opiinae, *Fopius*

*vandenboschi* (Fullaway) et *F. arisanus* (Sonan) (Ramadan *et al.*, 1992, 1995). Les femelles de ces espèces, bien qu'étant capables de résorber leurs ovocytes matures, auraient besoin d'apports nutritionnels extérieurs supplémentaires pour l'augmentation de leur longévité.

Les femelles des deux espèces commencent à pondre dès l'âge de 1 jour. La fécondité réalisée est de  $31,7 \pm 6,3$  descendants par femelle pour *P. fletcheri* et  $48,1 \pm 8,5$  descendants par femelle pour *D. tryoni*.

La fécondité de ces deux espèces de parasitoïdes a également été étudiée par Ramadan *et al.* (1989a,b) et Wong & Ramadan (1992). La fécondité potentielle maximale de *D. tryoni* est de 85 ovocytes matures par femelle âgée de 7 jours (Ramadan *et al.*, 1989a), ce qui est conforme à nos résultats. Ces auteurs n'ont pas étudié la fécondité potentielle des femelles de *P. fletcheri*. La fécondité réalisée journalière maximale (= nombre de descendants issus de la ponte d'une femelle en une journée) est estimée à 1,08 descendants par femelle de *D. tryoni* âgée de 11 à 15 jours et à 1,21 par femelle de *P. fletcheri* âgée de 5 jours (d'après Wong & Ramadan, 1992). Les valeurs obtenues au cours de notre étude sont supérieures à celles obtenues par ces auteurs puisque ce même paramètre est de  $4,71 \pm 1,62$  descendants par femelle de *D. tryoni* âgée de 5 jours et de  $4,08 \pm 1,67$  par femelle de *P. fletcheri* âgée de 8 jours. Cette différence de fécondité réalisée pourrait provenir des conditions expérimentales différentes; en effet, dans l'expérience de Wong & Ramadan (1992), la fécondité est étudiée sur des cohortes de 200 couples (contre 50 couples dans notre expérience). De plus, les galettes présentées aux parasitoïdes dans l'expérience hawaïenne contenaient environ 500 larves hôtes, ce qui est similaire, et même inférieur pour *D. tryoni*, aux effectifs présentés dans notre expérience. Ainsi, il apparaît que la densité hôtes:parasitoïdes adoptée par Wong & Ramadan (1992) est le principal facteur responsable de la faible fécondité réalisée observée par ces auteurs.

Des données de fécondité sont également disponibles pour d'autres espèces d'Opiinae. La fécondité potentielle maximale de *Fopius persulcatus* (Silvestri), *F. vandenboschi* (Fullaway), *F. arisanus* (Sonan) et *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) est respectivement de 35, 50, 120 et 90 ovocytes matures par femelle; chez toutes ces espèces, ce paramètre atteint son maximum lorsque les femelles sont âgées de 6 jours. Notre étude montre une fécondité potentielle beaucoup plus grande chez *D. tryoni* que chez *P. fletcheri*. En effet, les femelles de *D. tryoni* âgées de 4 jours ont plus de 80 ovocytes matures dans



les ovaires alors que celles de *P. fletcheri* en possèdent au maximum 26 à 5 et 8 jours. Ainsi, la valeur de la fécondité potentielle varie considérablement d'une espèce d'Opiinae à l'autre. Par contre, l'âge auquel la femelle est la plus féconde apparaît comme assez constant chez les différentes espèces.

Bien que les femelles de *D. tryoni* et *P. fletcheri* aient une fécondité potentielle très différente, leur fécondité réalisée semble assez comparable. Ainsi, le nombre moyen de descendants obtenus par femelle et par jour ne semble pas lié à la quantité d'œufs matures disponibles dans les ovaires des femelles. En effet, les femelles de *D. tryoni*, qui présentent une fécondité potentielle maximale 3 fois supérieure à celle de *P. fletcheri*, produisent  $2,46 \pm 0,33$  descendants par femelle et par jour, contre  $1,67 \pm 0,26$  pour *P. fletcheri*. En outre, "seulement" 58% des descendants sont produits en 8 jours par les femelles de *D. tryoni* alors que pendant ce même intervalle, les femelles de *P. fletcheri* en produisent 72%.

Ramadan *et al.* (1995) observant également des pontes faibles et étalées dans le temps chez les femelles de *F. vandenboschi*, émettent l'hypothèse que ce comportement de ponte pourrait leur permettre de distribuer leur descendance lentement et dans des "patches" éloignés, plutôt que de déposer la majorité de leurs œufs en quelques pontes. Ce comportement pourrait en outre limiter la compétition intraspécifique.

Un autre facteur qui pourrait expliquer cette absence de corrélation entre la fécondité potentielle et la fécondité réalisée de ces parasitoïdes serait une différence entre les espèces de la capacité de maturation des ovocytes. On peut penser qu'un parasitoïde ayant une forte fécondité potentielle et une faible fécondité réalisée, a une capacité de maturation ovarienne plus limitée qu'un parasitoïde ayant une faible fécondité potentielle. Ceci pourrait être vérifié par des dissections des ovaires de femelles autorisées à pondre afin de calculer le nombre total d'ovocytes produits pendant toute sa vie.

La comparaison du nombre de descendants produits par des femelles de *P. fletcheri* en cohortes ou individualisées ne révèle pas de différence significative. Cependant, l'évolution du sex ratio de cette descendance avec l'âge des femelles est très différente. En effet, dans le cas de femelles en cohortes, le sex ratio est dévié en faveur des mâles lorsque les mères sont jeunes puis la tendance s'inverse lorsque les mères vieillissent. Par contre, dans le cas de femelles individualisées, le sex ratio est tout d'abord en faveur des femelles puis est dévié en faveur des mâles après quelques jours. Plusieurs hypothèses peuvent être émises

pour expliquer ce phénomène. Un superparasitisme observé dans le cas de cohortes pourrait favoriser le développement des mâles par rapport à celui des femelles. La forte proportion de femelles dans la descendance de femelles individualisées jeunes pourrait provenir d'un faible taux de superparasitisme. Ainsi, il apparaît qu'une femelle serait capable de discriminer un hôte déjà parasité par elle-même mais pas un hôte qui a été parasité par une autre femelle.

Les femelles de *D. tryoni* en cohortes pondent une descendance dont le sex ratio est dévié en faveur des mâles, quel que soit l'âge des mères. Ceci pourrait s'expliquer comme chez *P. fletcheri* par un fort taux de superparasitisme. Une autre hypothèse pourrait concerner le choix du sexe de la descendance par la femelle lors de la ponte. En conditions normales, le contrôle du sexe chez les hyménoptères parasitoïdes résulte dans une prépondérance de femelles (Flanders, 1939). Cependant, en présence d'hôtes de petite taille ("unpreferred hosts"), les femelles ne fertiliseraient pas leurs œufs lors de la ponte (Flanders, 1939). La présence d'hôtes de petite taille peut être corrélée avec une forte densité en hôtes. Ainsi, les femelles pourraient traduire les stimuli indiquant une forte densité d'hôtes en présence de "unpreferred hosts", et ne pas fertiliser leurs œufs, ce qui résulterait comme dans notre expérience en une forte proportion de mâles dans la descendance.

#### RYTHME DE PONTE :

L'étude du rythme nycthémeral de ponte des femelles des deux espèces a permis de déterminer les périodes de la journée préférentielles pour la ponte. Les femelles des deux espèces présentent une forte activité de ponte au lever du soleil. L'hypothèse peut être émise que ce rythme d'activité pourrait être synchronisé à celui de la prénymphose des larves hôtes. En effet, les deux expériences menées sur le rythme de saut des larves de *B. cucurbitae* et *C. capitata* montrent que les larves de 3<sup>ème</sup> stade de ces deux espèces réalisent leur prénymphose principalement pendant les heures proches du lever du soleil. Ce phénomène a déjà été observé chez *C. capitata* (Myburgh, 1963; Causse, 1974) et chez d'autres espèces de mouches des fruits, comme *Ceratitis rosa* (Myburgh, 1963) et *Dacus ciliatus* (Malan & Giliomee, 1968). Sachant que les larves de Tephritidae, avant de s'extraire du fruit, doivent migrer vers la périphérie du fruit, il est possible que les parasitoïdes aient acquis cet avantage adaptatif de synchroniser leur période de ponte avec

celle de la migration des larves vers la périphérie du fruit afin d'augmenter leur chance d'accéder à une larve hôte juste avant que celle-ci ne sorte du fruit.

Chez les femelles de *P. fletcheri*, le pic observé au lever du soleil cumule l'effet du rythme nyctéméral et l'effet de la première présentation d'hôtes. Cette forte ponte à la première présentation d'hôtes est d'ailleurs retrouvée si l'expérience débute à une heure qui semble peu favorable à la ponte (12h00).

Chez les deux espèces de parasitoïdes, un deuxième pic de ponte, non significatif, peut être observé avant le coucher du soleil. Notons ici qu'un deuxième pic de prénymphose est également observé chez les larves de *B. cucurbitae* au coucher du soleil, ce qui n'est pas observé chez les larves de *C. capitata*.

En se basant sur les résultats de rythme de ponte des deux espèces, les heures idéales pour les études d'écologie comportementale semblent se situer autour du lever du soleil. Cependant, pour des aspects pratiques et considérant que les femelles naïves, sous la pression de ponte, présentent un comportement de ponte important quelle que soit l'heure de la journée, les créneaux horaires suivants sont choisis pour l'étude des comportements liés à la recherche d'un site de ponte: pour *P. fletcheri*, en fin d'après midi (entre 1 et 2 heures avant le coucher du soleil), et pour *D. tryoni* au milieu de l'après midi.

### III – Cycle de développement préimaginal

#### A – Résultats

##### 1 – Description des stades préimaginaux

###### a) *P. fletcheri*

Le développement préimaginal de *P. fletcheri* comporte 1 stade oeuf, 4 stades larvaires (notés L1, L2, L3, L4) et 1 stade nymphal.

L'oeuf est pondu par la femelle juste sous le tégument de la larve-hôte où il reste solidement attaché (Figure 34-A). La larve de 1<sup>er</sup> stade (Figures 34-B) est caractérisée par sa capsule céphalique chitinisée munie de fortes mandibules (Figures 34-C). Ce stade constitue la période la plus active de la vie préimaginale. En effet, en cas de superparasitisme, des combats entre les larves de 1<sup>er</sup> stade permettent d'éliminer les individus surnuméraires. Les L1 portent une paire d'expansions pronotales sur la face dorsale du premier segment thoracique.

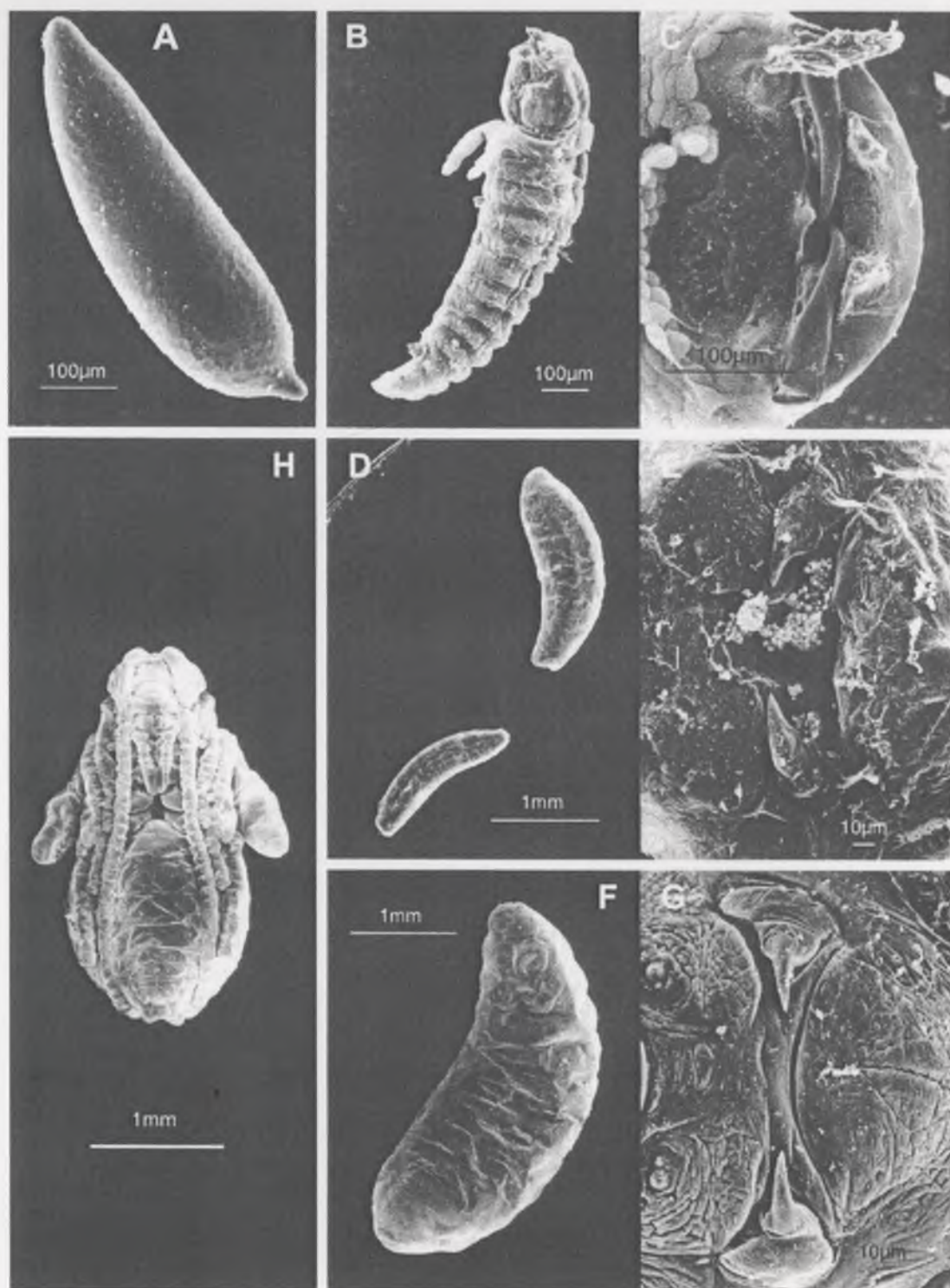


Les stades L2 et L3 (Figures 34-D) sont très différents du stade L1. La capsule céphalique ainsi que les fortes mandibules ont disparu et le corps est entièrement glabre. Les mandibules sont difficiles à distinguer (Figures 34-E) et aucun caractère morphologique ne permet de distinguer facilement ces deux stades. De plus, la variabilité individuelle en taille est trop importante pour différencier les deux stades d'après ce critère. En raison de cette absence de caractère discriminant, les deux stades larvaires intermédiaires sont regroupés dans une catégorie, notée L2-3.

La larve de quatrième stade (Figures 34-F) est beaucoup plus grosse et occupe presque entièrement le puparium hôte. Ce stade se caractérise par la présence d'épines aiguës, présentes sur la partie dorsale des 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> segments et sur les parties latérales des segments 4 à 12. Ce stade larvaire présente également des mandibules plus fortes que les stades précédents. Ces mandibules mesurent environ 75 µm de long (Figure 34-G). Des corps gras sont visibles par transparence juste sous le tégument. Le passage au stade nymphe est progressif, débutant par une contraction de la partie antérieure du corps qui formera la tête et le thorax. En début de stade, la nymphe (Figure 34-H) est entièrement blanche sauf les yeux qui sont orange. Mais, en quelques heures, elle commence à acquérir une teinte de plus en plus jaune, puis orangée, et ceci jusqu'à l'émergence de l'imago. C'est à partir du début du stade nymphe que l'on peut différencier les femelles des mâles, l'ovipositeur entourant l'abdomen entre les 2 antennes.

#### b) D. tryoni

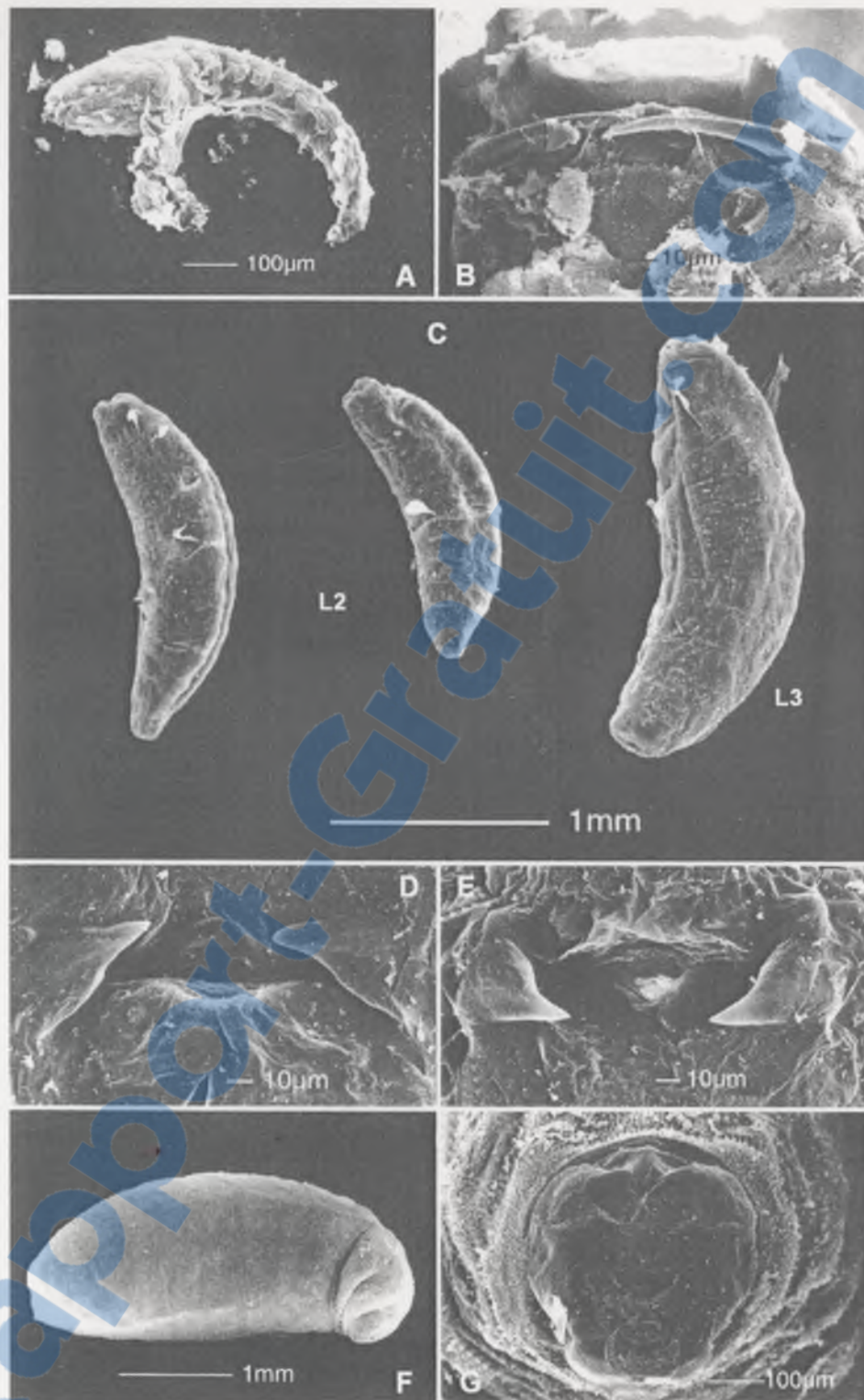
Le développement préimaginal de cette espèce comporte également 1 stade œuf, 4 stades larvaires, notés L1 (Figure 35-A,B), L2 (Figure 35-C,D), L3 (Figure 35-C,E), L4 (Figure 35-F,G) et 1 stade nymphal. Les différents stades présentent les mêmes caractéristiques que ceux de *P. fletcheri*, à l'exception de la larve de 4<sup>ème</sup> et dernier stade. Celle-ci porte des épines sur toute la surface du corps à l'exception de la tête. Ses mandibules (Figure 35-G) sont plus grandes que celles de la L4 de *P. fletcheri* (0,12 vs. 0,075 mm).



**Figure 34:** Les stades de développement préimaginaux de *P. fletcheri*.

A, œuf (vue générale); B, 1<sup>er</sup> stade larvaire (vue générale); C, 1<sup>er</sup> stade larvaire (détail de la tête); D, stades larvaires intermédiaires (vue générale); E, stades larvaires intermédiaires (détail des mandibules); F, 4<sup>ème</sup> stade larvaire (vue générale); G, 4<sup>ème</sup> stade larvaire (détail des mandibules); H, Nymphe mâle.





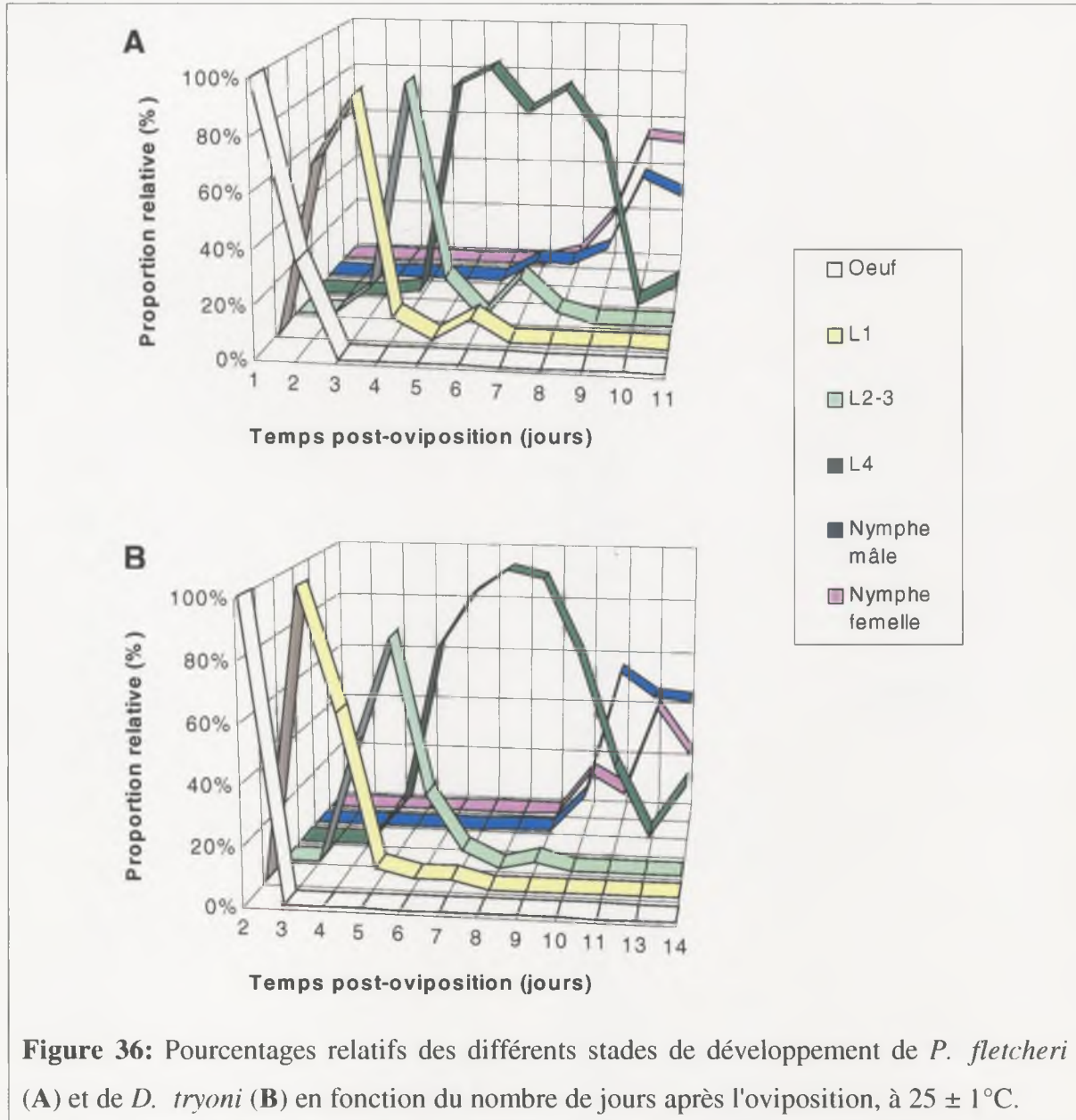
**Figure 35:** Les stades de développement préimaginaux de *D. tryoni*.

A, 1<sup>er</sup> stade larvaire (vue générale); B, 1<sup>er</sup> stade larvaire (détail de la tête); C, stades larvaires intermédiaires (vue générale): L2-2<sup>ème</sup> stade larvaire, L3-3<sup>ème</sup> stade larvaire; D, L2 (mandibules); E, L3 (mandibules); F, 4<sup>ème</sup> stade larvaire (vue générale); G, 4<sup>ème</sup> stade larvaire (mandibules).



## 2 – Etude chronologique et biométrique

Le suivi quotidien du développement permet de déterminer les proportions relatives des différents stades de développement en fonction du temps à la température de l'élevage pour les deux espèces (Figure 36).



Le Tableau 8 donne la durée de chaque stade à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , qui est le temps pendant lequel au moins 50% des individus se trouvent au stade considéré. La durée du stade œuf est de 1,75 jours pour *P. fletcheri* et 2,5 jours pour *D. tryoni*. La durée du 1<sup>er</sup> stade larvaire est de 1,75 jours pour les deux espèces. La durée des deux stades intermédiaires (L2-3) est très courte (1,25 jours pour les deux espèces). Celle du 4<sup>ème</sup> stade larvaire est de 4,5 jours pour *P. fletcheri* et 5 jours pour *D. tryoni*. La durée du stade nymphal est plus courte pour les

mâles que pour les femelles chez les deux espèces (*P. fletcheri*: 7,25 vs. 9,25 jours; *D. tryoni*: 9 vs. 11 jours).

**Tableau 8:** Durée des stades de développement à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  chez *P. fletcheri* et *D. tryoni*.

Stade	Durée (jours)	
	<i>P. fletcheri</i>	<i>D. tryoni</i>
Œuf	1,75	2,50
L1	1,75	1,75
L2-3	1,25	1,25
L4	4,50	5,00
Nymphe mâle	7,25	9,00
Nymphe femelle	9,25	11,00
Œuf → Imago (mâle)	16,5	19,5
Œuf → Imago (femelle)	18,5	21,5

La largeur de la capsule céphalique de la larve de 1<sup>er</sup> stade a été mesurée sur les photographies de MEB : elle est de 250  $\mu\text{m}$  chez *P. fletcheri* et de 225  $\mu\text{m}$  chez *D. tryoni*. Les dissections des hôtes parasités permettent de suivre l'évolution de la longueur des individus en fonction du stade de développement (Tableau 9 et Figure 37). Une augmentation progressive de la longueur du corps est observée. Pour *P. fletcheri*, cette longueur progresse de  $0,80 \pm 0,07$  mm pour l'œuf à  $4,45 \pm 0,09$  mm pour la larve de dernier stade. Pour *D. tryoni*, elle va de 0,77 mm pour l'œuf (N=1) à  $4,05 \pm 0,04$  mm pour la L4. Le début de la nymphose se traduit par un léger raccourcissement chez les deux espèces. Les nymphes femelles sont plus grandes que les mâles pour les deux espèces également: *P. fletcheri*,  $F(1,50)=4,28$ ;  $p=0,044$  ; *D. tryoni*,  $F(1,64)=6,71$ ;  $p=0,012$  (ANOVA; StatSoft-France, 1997).

**Tableau 9:** Longueur moyenne de chaque stade de développement préimaginal chez *P. fletcheri* et *D. tryoni*, à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ .

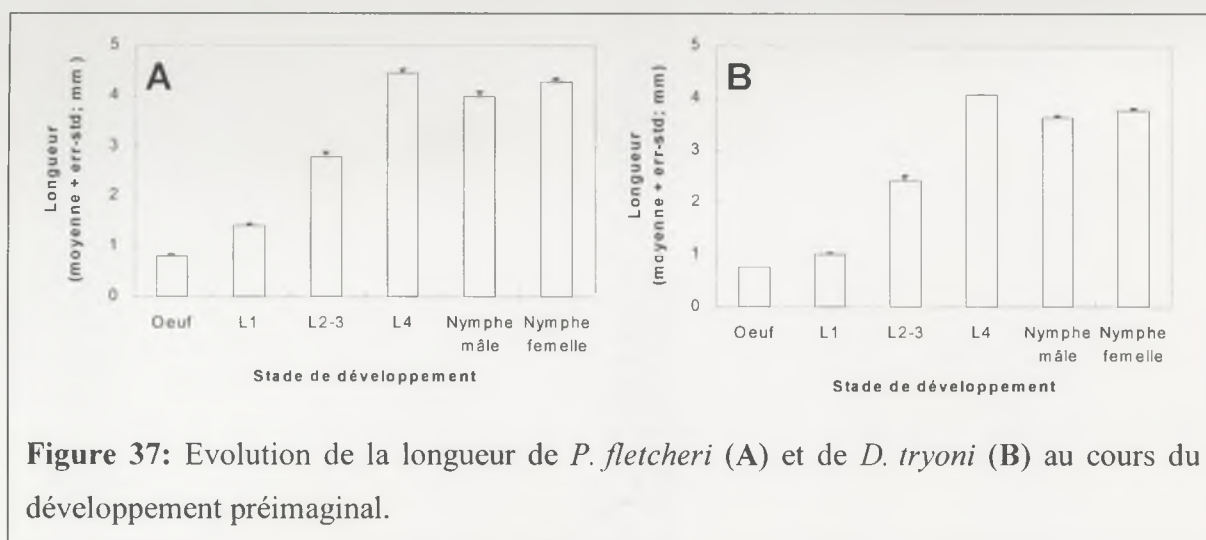
Stade de développement <sup>a</sup>	<i>P. fletcheri</i>		<i>D. tryoni</i>	
	Longueur (moyenne $\pm$ e.s; mm)	N <sup>b</sup> (total N = 173)	Longueur (moyenne $\pm$ e.s; mm)	N <sup>b</sup> (total N = 293)
Œuf	$0,80 \pm 0,07$	15	$0,77 \pm \text{---}$	1
L1	$1,42 \pm 0,12$	16	$0,99 \pm 0,04$	33
L2-3	$2,77 \pm 0,09$	36	$2,41 \pm 0,09$	43
L4	$4,45 \pm 0,09$	54	$4,05 \pm 0,04$	150
Nymphe mâle	$3,98 \pm 0,04$	21	$3,63 \pm 0,03$	47
	***		***	
Nymphe femelle	$4,27 \pm 0,10$	31	$3,76 \pm 0,04$	19

<sup>a</sup> L1, 1<sup>er</sup> stade larvaire; L2-3, stades larvaires intermédiaires; L4, 4<sup>ème</sup> stade larvaire

<sup>b</sup> N = Nombre de mesures

\*\*\*: Nymphe femelle plus longue que nymphe mâle (ANOVA-Ordre-un;  $\alpha=0,05$ ).





### 3 – Influence de la température sur la durée du développement préimaginal

#### a) *Psytalia fletcheri*

La durée de développement des mâles varie de  $48,44 \pm 0,52$  jours à  $15^{\circ}\text{C}$ , à  $14,50 \pm 0,50$  jours à  $30^{\circ}\text{C}$ . La durée de développement des femelles varie de  $52,18 \pm 0,30$  jours à  $15^{\circ}\text{C}$ , à 14 jours à  $30^{\circ}\text{C}$  (N=3) (Tableau 10). Le développement des mâles est plus court que celui des femelles ( $F(1;736)=19,1$   $P=0,000014$ , ANOVA; StatSoft-France, 1997), mais cet écart se réduit avec l'augmentation de la température, et s'inverse même à  $30^{\circ}\text{C}$ . Le faible pourcentage d'éclosion observé à  $17^{\circ}\text{C}$  peut s'expliquer par une très faible infestation des hôtes par les parasitoïdes le jour de l'infestation; les données de durée de développement obtenues à cette température sont conservées pour le calcul du seuil de développement et de la constante thermique de *P. fletcheri*.

Les données expérimentales sur le taux de développement s'ajustent à un modèle biophysique à 6 paramètres (Figure 38) avec inhibition enzymatique à basse et haute températures. TL a été estimée à  $7,8^{\circ}\text{C}$  et TH à  $31,6^{\circ}\text{C}$ . Ces températures représentent respectivement les températures basse et haute auxquelles 50% des enzymes contrôlant la vitesse de développement sont dans une configuration active. Ainsi, au-delà de cet intervalle de températures, l'insecte subit un stress. Ces températures doivent donc être assez proches des températures minimale et maximale. L'estimation des paramètres est donnée dans le Tableau 11.

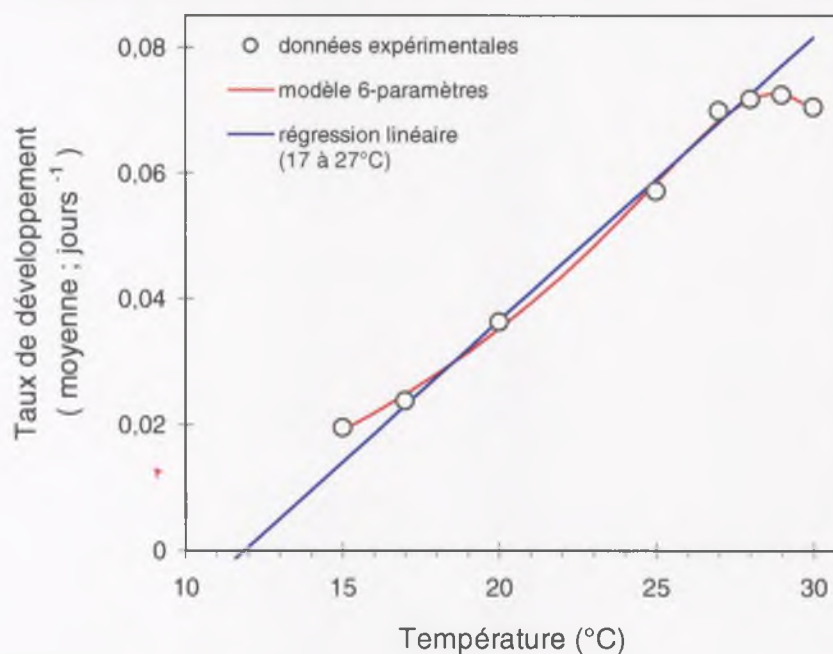
Une régression linéaire appliquée sur les données de vitesse de développement ( $\text{durée}^{-1}$ ) entre  $17$  et  $27^{\circ}\text{C}$  (Figure 38) permet de calculer une température seuil minimale de



développement (t) de 11,87°C et une constante thermique (K) de  $242,6 \pm 22,5$  degrés-jours.

**Tableau 10:** Durée du développement préimaginal de *P. fletcheri* à températures constantes.

Sexe	Variable	Température (°C)							
		15	17	20	25	27	28	29	30
Mâle	Durée de développement (moyenne; en jours)	48,44	42,50	26,35	16,63	14,11	13,43	13,40	14,50
	Erreur-standard	0,52	1,50	0,15	0,20	0,05	0,14	0,24	0,50
	Nombre d'individus émergés (moyenne/100 pupes)	6	1	7,1	8,6	15	2,3	2,5	2
Femelle	Durée de développement (moyenne; en jours)	52,18	42,00	28,10	18,44	14,44	14,34	14,00	14,00
	Erreur-standard	0,30	0,63	0,10	0,20	0,07	0,10	0,18	0,00
	Nombre d'individus émergés (moyenne/100 pupes)	25,7	1,7	21,8	9,8	39,7	4,1	4,7	1,5
Pourcentage d'émergence		31,7	2,7	28,9	18,4	54,7	6,4	7,2	3,5



**Figure 38:** Relations entre la température et le taux de développement basées sur les modèles linéaire et biophysique chez *P. fletcheri* (mâles et femelles confondus).

- données expérimentales,
- prédictions du modèle biophysique Sharpe-DeMichele modifié (Wagner *et al.*, 1984);  $R^2 = 0,998$ ,
- régression linéaire de 17 à 27°C:  $y = 0,0045x - 0,0535$ ,  $R^2 = 0,994$ ; l'intersection avec l'axe des abscisses donne un seuil minimal de température de 11,87°C, d'où une constante thermique de  $242,6 \pm 22,5$  degrés-jours.

**Tableau 11:** Estimation des paramètres caractérisant le taux de développement de *P. fletcheri*, d'après le modèle modifié Sharpe-DeMichele (Wagner *et al.*, 1984).

Paramètre	Estimation
$RHO25$ , jours <sup>-1</sup>	0,06
$HA$ , cal.mol <sup>-1</sup>	16 465,85
$TH$ , °K (°C)	304,75 (31,6)
$HH$ , cal.mol <sup>-1</sup>	112 464,15
$TL$ , °K (°C)	280,94 (7,8)
$HL$ , cal.mol <sup>-1</sup>	-40 610,31

b) *Diachasmimorpha tryoni*

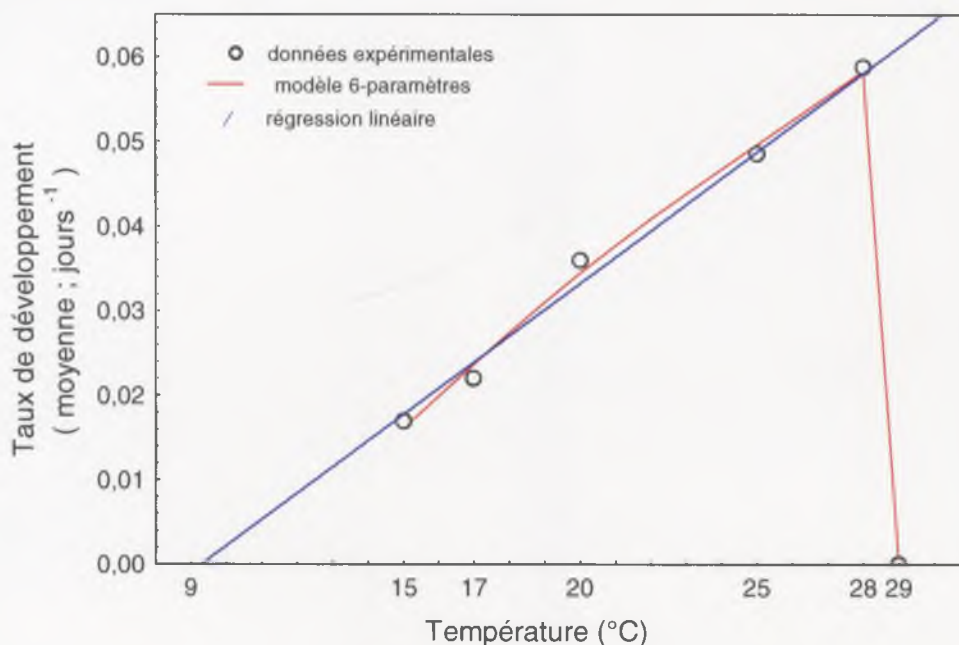
La durée moyenne du développement préimaginal des mâles varie de  $57,62 \pm 0,51$  jours à 15°C à  $16,52 \pm 0,17$  jours à 28°C et celle des femelles de  $63,6 \pm 0,68$  jours à 15°C à  $18,00 \pm 0,18$  jours à 28°C (Tableau 12). Le développement des mâles est toujours plus court que celui des femelles ( $F(1,263)=17,2$   $P=9,5.10^{-8}$ , ANOVA; StatSoft-France, 1997). Aucun parasitoïde n'a émergé à 29 et 30°C.

**Tableau 12:** Durée de développement préimaginal de *D. tryoni* à températures constantes.

Sexe	Variable	Température (°C)						
		15	17	20	25	28	29	30
Mâle	Durée de développement (moyenne; en jours)	57,62	39,00	26,72	19,80	16,52	-	-
	Erreur-standard	0,51	0,00	0,19	0,17	0,17	-	-
	Nombre d'individus émergés (moyenne/100 pupes)	8	2	9,1	5,8	3,4	0	0
Femelle	Durée de développement (moyenne; en jours)	63,60	41,75	30,13	21,47	18,00	-	-
	Erreur-standard	0,68	0,53	0,17	0,11	0,18	-	-
	Nombre d'individus émergés (moyenne/100 pupes)	1,7	2,7	5,3	6,3	2,2	0	0
Pourcentage d'émergence		9,7	4,7	14,4	12,2	5,7	0	0

Les données expérimentales s'ajustent à un modèle biophysique à 6 paramètres (Figure 39) avec inhibition enzymatique à basse et haute températures.  $TL$  a été estimée à 14,8°C et  $TH$  à 28,7°C, qui doivent respectivement être proches des températures minimale et maximale. L'estimation des paramètres du modèle est donné dans le Tableau 13.

Une régression linéaire est appliquée aux données de taux de développement (durée<sup>-1</sup>) (Figure 39) et donne une constante thermique de  $322,6 \pm 7,9$  degrés-jours (K) au-dessus d'une température seuil de développement (t) de  $9,19$  °C.



**Figure 39:** Relations entre la température et le taux de développement basées sur les modèles linéaire et biophysique chez *D. tryoni* (mâles et femelles confondus).

- données expérimentales,
- prédictions du modèle biophysique Sharpe-DeMichele modifié (Wagner *et al.*, 1984):  $R^2 = 0,997$ ,
- régression linéaire de 15 à 28°C:  $y = 0,0031x - 0,0288$ ,  $R^2 = 0,994$ ; l'intersection avec l'axe des abscisses donne un seuil minimal de température de  $9,19$ °C, d'où une constante thermique de  $322,6 \pm 7,9$  degrés-jours.

**Tableau 13:** Estimation des paramètres caractérisant le taux de développement de *D. tryoni*, d'après le modèle modifié Sharpe-DeMichele (Wagner *et al.*, 1984).

Paramètre	Estimation
$RHO_{25}$ , jours <sup>-1</sup>	0,05
$HA$ , cal.mol <sup>-1</sup>	7 995,00
$TH$ , °K	301,84
(°C)	(28,7)
$HH$ , cal.mol <sup>-1</sup>	17 013 427,00
$TL$ , °K	287,90
(°C)	(14,8)
$HL$ , cal.mol <sup>-1</sup>	-59 560,00



## ***B – Discussion et conclusion***

Des durées de développement préimaginal de 2 à 3 semaines sont fréquemment rencontrées chez les Braconidae, idiobiontes et koïnobiontes. Elles semblent être une norme pour les individus non-diapausants (Wharton, 1993). *P. fletcheri* et *D. tryoni* présentent une durée de développement comparable à celle d'autres Braconidae, d'un peu plus de 2 semaines à  $25 \pm 1$  °C. A cette température, le développement est plus court chez *P. fletcheri* que chez *D. tryoni* (17,5 vs. 20,5 jours). Vargas *et al.* (1984), au laboratoire à 26°C, ont obtenu une durée de développement pour *D. tryoni* de 16 à 18 jours pour les mâles et 2 jours de plus pour les femelles. Ces résultats sont similaires aux nôtres.

Pemberton & Willard (1918) observent un phénomène de diapause durant le dernier stade larvaire de *D. tryoni*: à partir de 1198 pupes parasitées placées au réfrigérateur entre 15,6 et 17,8°C, 67,7% des larves sont entrées en diapause, alors qu'à des températures comprises entre 23,7 et 25,9°C, un peu plus d'1% des individus entrent en diapause. Une étude plus récente (Jessup & Walsh, 1998) mentionne qu'en conditions de laboratoire (photopériode 12:1:10:1 – jour:crépuscule:nuit:aube, à 26°C et 60% de H.R.), 6% de l'effectif d'une cohorte de *D. tryoni* entrent en diapause. L'émergence des adultes diapausants débute deux à neuf semaines après celle des non-diapausants et s'échelonne ensuite sur plusieurs mois. Dans notre étude à températures constantes, l'éventualité d'une diapause n'est pas considérée, mais il est possible que ce phénomène influence certains des résultats obtenus, notamment aux basses températures.

Les deux espèces présentent 6 stades préimaginaux: 1 stade œuf, 4 stades larvaires et 1 stade nymphal. L'œuf des deux espèces est hydropique passant de 0,58 mm un jour après la ponte à 1,03 mm juste avant l'éclosion chez *P. fletcheri* et de 0,45 mm à 0,65 mm chez *D. tryoni* (Pemberton & Willard, 1918; Willard, 1920). Chez les deux espèces, la larve de premier stade porte une capsule céphalique fortement chitinisée dotée d'une forte paire de mandibules, déjà observée chez d'autres Opiinae comme *D. longicaudata* (N'Guetta, 1990) ou *Psytalia concolor* (Szepligeti) (Biliotti & Delanoue, 1959). Des combats entre les larves de 1<sup>er</sup> stade ont déjà été observés chez d'autres espèces d'Opiinae (Van den Bosch & Haramoto, 1953; Clausen *et al.*, 1965). Les expansions pronotales observées sur la face dorsale des L1 chez ces deux espèces ont également été signalées chez *D. longicaudata* (N'Guetta, 1990) et *P. concolor* (Pemberton & Willard, 1918; Cals-Usciat, 1975). Les stades larvaires intermédiaires (2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> stades larvaires) sont très proches morphologiquement chez les deux espèces. Pemberton & Willard (1918) et Willard (1920) ayant étudié ces deux espèces, admettent l'existence de deux stades larvaires

intermédiaires, donc de quatre stades larvaires au total. Ces auteurs utilisent la taille des mandibules pour distinguer ces deux stades intermédiaires. Cals-Usciati (1975) démontre l'existence de ces deux stades larvaires chez un autre Opiinae, *P. concolor*. Cet auteur prend en compte non-seulement la taille des mandibules mais également la largeur de la pompe alimentaire, la longueur du tentorium, ainsi que la taille des expansions pronotales.

Les parasitoïdes et leurs hôtes sont intimement liés physiologiquement lors du développement préimaginal. A l'éclosion, l'hôte est encore au stade larvaire. Les deux espèces sont koïnobiontes puisque l'hôte continue son développement alors qu'il est parasité et va jusqu'à la pupaison qui permet au parasitoïde d'effectuer sa première mue larvaire.

Wong *et al.* (1990) observent chez *D. tryoni* une influence de l'âge de l'hôte à l'infestation sur le taux d'émergence du parasitoïde. Lorsque la ponte s'effectue dans des larves de 3<sup>ème</sup> stade âgées, le pourcentage de pupes non-émergées atteint les 34,4%, dont 53% contiennent un cadavre de parasitoïde au 1<sup>er</sup> stade larvaire. Par contre, ce pourcentage se réduit fortement (16,1-29,5%) lorsque la ponte a lieu dans une larve de 3<sup>ème</sup> stade jeune ou moyen. Il semble donc qu'il y ait une période adéquate pour que l'œuf éclore de façon à ce que la larve de 1<sup>er</sup> stade du parasitoïde puisse se développer dans un hôte présentant des concentrations hormonales favorables. Cette observation est confortée par le travail de Ramadan & Beardsley (1992) qui constatent la présence de plusieurs exuvies de larve de 1<sup>er</sup> stade dans un même hôte, particulièrement lorsque la ponte est réalisée dans une larve de 1<sup>er</sup> ou 2<sup>ème</sup> stade. Le développement préimaginal des Opiinae étant fortement lié aux événements associés aux mues de l'hôte (Cals-Usciati, 1975; Lawrence *et al.*, 1976, 1978; Lawrence, 1982; Lawrence & Hagendron, 1986), ces auteurs émettent l'hypothèse que lors d'une mue larvaire de l'hôte, l'augmentation de la concentration d'ecdystéroïde, ou de ses métabolites (20-hydroxyecdysone), en présence d'hormone juvénile, pourrait provoquer une mue surnuméraire inhabituelle de la larve de 1<sup>er</sup> stade du parasitoïde. Ils suggèrent qu'un taux particulier d'hormones dans l'hémolymphe de l'hôte au moment de la pupaison pourrait initier la mue du parasitoïde en larve de 2<sup>ème</sup> stade.

Les durées des différents stades de développement préimaginal obtenues sont proches de celles observées par Pemberton & Willard (1918) pour *D. tryoni* et par Willard (1920) pour *P. fletcheri*. Les dimensions larvaires sont plus grandes dans notre étude que dans celles de ces deux auteurs. Cette différence peut être due à une différence dans la taille des larves hôtes.

Les deux espèces présentent des stades de développement morphologiquement très proches, puisque les différences ne concernent que les dimensions moyennes des différents stades et la distribution des épines sur le corps de la L4.

*P. fletcheri* est capable de se développer entre 15 et 30°C, en 52,18 et 14 jours respectivement. D'une façon générale, les taux d'émergence obtenus au cours des différents essais sont faibles, le taux maximum obtenu étant de 55% à 27°C. Cette forte mortalité n'est pas uniquement imputable à la température, mais peut être influencée également par d'autres facteurs abiotiques ou biotiques. Parmi les causes possibles, l'humidité relative apparaît comme un facteur important conditionnant la survie préimaginale du parasitoïde (Gourdon, comm. pers.). Or, les chambres climatisées utilisées ne disposent pas de régulateur d'humidité; ainsi, suivant la saison, le pourcentage d'humidité relative varie de 70 à 100%. Une deuxième cause de ces faibles taux d'émergence pourrait être le superparasitisme, bien qu'il ait dû être restreint grâce à la limitation de la durée d'exposition des larves aux parasitoïdes à 6 heures. Des infections bactériennes pourraient également intervenir dans cette mortalité, l'activité des parasitoïdes en conditions d'élevage confiné favorisant les proliférations de micro-organismes (An-Ly, 1986).

Enfin, un autre facteur de mortalité pourrait être une défense immunitaire des larves hôtes. En effet, lors de l'étude du développement préimaginal, des dissections ont montré une présence sporadique d'encapsulation. En outre, plusieurs auteurs montrent l'existence d'une immunité chez *B. cucurbitae* (Pemberton & Willard, 1918; Nishida & Haramoto, 1953). Bien que *P. fletcheri* ait la capacité de contourner la défense immunitaire de son hôte, des phénomènes d'encapsulation peuvent intervenir et ainsi causer la mort du parasitoïde ou des deux acteurs du couple hôte-parasitoïde.

Le pourcentage d'émergence est meilleur entre 20 et 27°C, avec un maximum à cette dernière température. Si l'on considère à la fois la survie générale et la vitesse de développement, la température "optimale" pour le développement préimaginal se situe vers 27°C pour *P. fletcheri*. Ces résultats sont comparables à ceux de Willard (1920) qui



observa seulement 2,6% de mortalité à des températures ambiantes fluctuant entre 24 et 29°C (75 à 85°F). Dans notre étude, les pourcentages d'émergence des adultes se sont révélés assez similaires à 15°C et 20°C (environ 30%). Ces résultats concordent avec ceux de Willard (1920) qui a observé, en conditions de laboratoire, 73% de mortalité à 18,3°C (65°F). Ce même auteur a obtenu, pour des pupes prélevées au champ à des températures variant de 15,5 à 21,1°C et ramenées au laboratoire pour dissections, moins de 3% de mortalité des parasitoïdes.

Très peu d'individus ont émergé à 30°C, qui semble être une température proche de la température maximale. Les paramètres TH et TL ont été définis et interprétés par Hultin (1955). Lorsque la température descend en-dessous de 25°C (sous l'hypothèse de la non-inactivation des enzymes à 25°C), l'inactivation à basse température devient significative, alors que l'inactivation à haute température devient négligeable. Le paramètre TL représente la température basse à laquelle 50% des enzymes contrôlant le taux de développement sont dans la configuration active. L'interprétation de TH est analogue à celle de TL. Le paramètre TH est estimé par le modèle biophysique à 31,6°C, ce qui est proche de la température maximale estimée expérimentalement.

Le seuil minimal de température déterminé par la régression linéaire est de 11,87°C. Cette température apparaît très supérieure à la valeur du paramètre TL estimé par le modèle biophysique (7,79°C). Il conviendrait de tester d'autres températures basses afin d'affiner l'adéquation du modèle biophysique à basses températures et de préciser la valeur de TL.

Le sex ratio des individus émergés est largement dévié en faveur des femelles à la plupart des températures étudiées (à l'exception de 25°C). Cette caractéristique biologique est favorable au potentiel de multiplication de l'espèce.

*D. tryoni* peut se développer entre 15 et 28°C, en 63,60 et 16,52 jours respectivement (sexes confondus). En conditions naturelles à Honolulu, c'est-à-dire avec des températures fluctuantes, Pemberton & Willard (1918) ont mis en évidence des temps de développement de 18,5 jours au milieu de l'été (température moyenne d'environ 25°C) et de 25 jours pendant les mois les plus froids (température moyenne d'environ 21,2°C). Si l'on compare la durée de développement obtenue par ces auteurs à des températures fluctuantes de moyenne 25°C (18,5 jours) à celle obtenue lors de la présente étude à 25°C constants (19,8 jours), il semble que le développement soit sensiblement plus long à températures

constantes que dans des conditions naturelles de températures fluctuantes. Dans la plupart des travaux comparant les vitesses de développement à température constante ou fluctuante, le développement à températures fluctuantes s'avère plus court qu'aux températures constantes à basses températures et plus long à hautes températures. Dans l'intervalle médian de températures autorisant le développement, la vitesse de développement est généralement similaire à températures fluctuantes ou constantes (Messenger & Flitters, 1958, 1959; Hagstrum & Milliken, 1991).

Les meilleurs taux d'émergence ont été obtenus à 20 et 25°C. En considérant à la fois la survie générale et la vitesse de développement, la température "optimale" pour le développement préimaginal se situe aux alentours de 25°C pour *D. tryoni*.

Peu d'adultes ont émergé à 28°C et aucun aux températures constantes de 29 et 30°C, qui doivent donc correspondre au seuil thermique maximal. Ces valeurs sont en outre supérieures à celle du TH estimé par le modèle biophysique (28,7°C), confirmant ainsi qu'elles constituent des températures très défavorables.

Le seuil minimal de température obtenu par la régression linéaire est de 9,19°C. Ce seuil calculé à partir des résultats de Pemberton & Willard (1918) par une régression linéaire est de 10,25°C. Ces deux estimations sont nettement inférieures à la valeur du TL estimée par le modèle à 14,75°C. TL représente la température à laquelle l'insecte commence à subir un stress. Dans notre expérimentation à 15°C, on peut noter une déviation du sex-ratio en faveur des mâles (18% de femelles) qui pourrait indiquer une première manifestation de ce stress et/ou traduire une plus forte sensibilité des femelles aux basses températures. Des tests à températures inférieures à 15°C sont nécessaires pour vérifier la valeur de la température seuil minimale.

Les exigences thermiques peuvent en partie expliquer le succès ou l'échec de l'acclimatation de parasitoïdes exotiques. En effet, un parasitoïde ayant des exigences thermiques proches de celles de son hôte pourra se développer dans toutes les zones où celui-ci est présent.

*B. cucurbitae* est capable de se développer dans une gamme de températures plus large que *P. fletcheri*: 11,4 à 36,4°C (Messenger & Flitters, 1958) vs. 11,9 à 30°C. La température maximale du parasitoïde est donc plus basse que celle de son hôte. Dans le contexte de l'île de La Réunion, certaines zones côtières, où règnent de plus fortes

températures, pourraient être défavorables à l'installation et au développement des populations de ce parasitoïde.

La gamme de températures autorisant le développement de *C. capitata* est également plus large que celle de son parasitoïde *D. tryoni*. La température seuil minimale de *C. capitata* varie suivant les auteurs de 9,3°C à 11,6°C (Messenger & Flitters, 1958; Delrio *et al.*, 1986) alors que le seuil maximal est estimé à 35°C (Shoukry & Hafez, 1979); *D. tryoni* est capable de se développer entre 9,2 et 28°C. Les températures seuils minimales de *D. tryoni* et de son hôte semblent donc similaires. A La Réunion, la limite altitudinale supérieure de répartition pourrait potentiellement être la même pour le parasitoïde et son hôte. La valeur plutôt basse du seuil thermique maximum de *D. tryoni* peut laisser supposer que son développement sera probablement difficile dans les zones de basse altitude de l'île. Par conséquent, le programme actuel d'acclimatation de *D. tryoni* devrait restreindre les sites de lâchers de ce parasitoïde à des zones de moyenne altitude, son hôte étant présent entre 0 et 1000 m, mais tout de même en plus forte densité à basse altitude.

Les hypothèses décrites ci-dessus sont toutefois basées uniquement sur des contraintes thermiques. D'autres facteurs abiotiques et biotiques peuvent évidemment influencer la distribution géographique de ces auxiliaires.



## **DEUXIEME PARTIE :**

### **MORPHOLOGIE ET EQUIPEMENT SENSORIEL DES ANTENNES ET DE L'OVIPOSITEUR DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES**

## **I – Les antennes**

### ***A – Morphologie***

#### *1 – P. fletcheri*

L'antenne de *P. fletcheri* (Figure 9A) est fine et non coudée. Sa longueur totale est de 6-7 mm pour les femelles (N=5) et de 5 mm pour les mâles (N=5). Elle se compose d'un scape (longueur 200  $\mu$ m) inséré dans la fossette antennaire, d'un pédicelle (100  $\mu$ m) et d'un fouet (ou flagellomère) dont le premier article mesure 180  $\mu$ m et le dernier 130  $\mu$ m. Elle comprend 49 articles (scape + pédicelle + fouet) pour les femelles ( $\pm 0,0$  ; N=5) et 41 à 51 articles pour les mâles ( $47,5 \pm 1,5$  articles; N=8).

#### *2 – D. tryoni*

L'antenne de *D. tryoni* (Figure 9B) présente la même morphologie générale que celle de *P. fletcheri*. Sa longueur totale est de 4,5-5 mm pour les deux sexes (N=5 pour chaque sexe). Son scape a une longueur de 150  $\mu$ m et son pédicelle de 70  $\mu$ m. Elle comprend 41 à 45 articles (scape + pédicelle + fouet) pour les femelles ( $43,1 \pm 0,48$  ; N=10) et 44 à 48 articles pour les mâles ( $45,3 \pm 0,42$  articles; N=10).

### ***B – Equipement sensoriel***

#### *1 – P. fletcheri (Figure 40 ; Tableau 14)*

##### **Sensilles de Böhm :**

- Deux groupes se distinguent sur l'articulation de la fossette antennaire et le scape (Fig. 40-A). Dans l'un des groupes sont dénombrés 17 sensilles dont la longueur varie entre 5 et 8  $\mu$ m.
- Un groupe est visible sur l'articulation entre le scape et le pédicelle, et comprend 5 sensilles ( $\sim 5$   $\mu$ m) (Fig. 40-B).
- Ces sensilles ne se retrouvent sur aucun autre article de l'antenne.

##### **Sensilles trichoïdes :**

Du scape à l'extrémité de l'antenne se trouvent des sensilles trichoïdes.

- Sur le scape, se distinguent deux types : des t2 de longueur moyenne (30  $\mu$ m) et des t3 plus longues (60  $\mu$ m).

- Sur le pédicelle se trouvent trois types : des t1 plus courtes que les t2 (12  $\mu$ m), des t2 et des t3. Ces 3 types de sensilles sont disposées sur 3 lignes (Fig. 40-B).
- Sur le fouet se retrouvent les t2 et t3 qui sont présents en densité plus importante que sur le scape et le pédicelle (Fig. 40-C). Un autre type (t4) peut être distingué (Fig. 40-D) : il s'agit de sensilles longues et arquées (50  $\mu$ m) qui sont présentes sur tous les articles du fouet, à raison de 2 groupes de 2 sensilles par article, disposés latéralement et à l'extrémité apicale de l'article.
- Sur le dernier article du fouet se retrouvent les t2 et t3, toujours à forte densité. Des t4 en plus grand nombre que sur les autres articles sont concentrées à l'extrémité (Fig. 40-D). Sur l'apex est insérée une dernière sensille t4 (Fig. 40-E).

#### **Sensilles campaniformes :**

- Sur le pédicelle, deux sensilles campaniformes sont visibles près de la bordure apicale (Fig. 40-B,G).
- Sur le fouet se trouvent également des sensilles campaniformes.

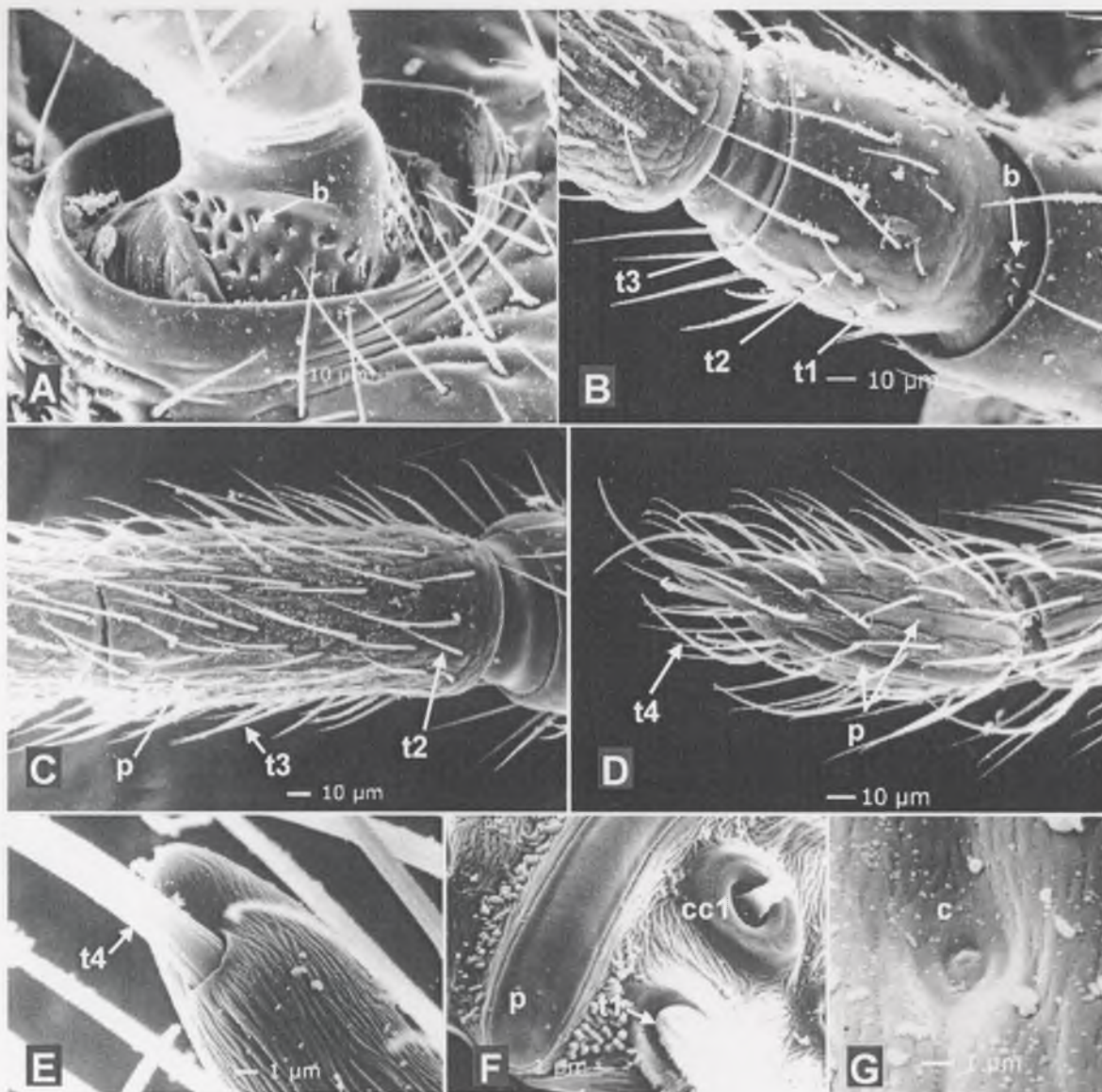
#### **Sensilles placoïdes :**

- Aucune sensille placoïde ne se trouve sur le scape et le pédicelle.
- Trois sensilles sont visibles sur chacun des articles du fouet (donc probablement 6 sensilles / article) et s'étendent sur toute la longueur de l'article (Fig. 40-C,F), sauf sur le dernier article où les sensilles sont moins grandes (80  $\mu$ m) (Fig. 40-D).

#### **Sensilles coeloconiques :**

- Une seule sensille de ce type (cc1) est observée sur l'avant dernier article du fouet (Fig. 40-F).





**Figure 40:** Equipement sensoriel de l'antenne de *P. fletcheri*.

A, sensilles de Böhm (b) au niveau de l'articulation tête et scape; B, sensilles de Böhm (b) et sensilles trichoïdes (t1-2-3) sur le pédicelle; C, sensille placoïdes (p) et sensilles trichoïdes (t2-3) sur le 1<sup>er</sup> article; D, sensilles placoïdes (p) et trichoïdes (t4) sur le dernier article; E, détail des sensilles trichoïdes (t4) à l'extrémité du dernier article; F, sensilles placoïde (p), trichoïde (t1) et cœloconique (cc1) sur l'avant dernier article du fouet; G, détail d'une sensille campaniforme (c) sur le pédicelle.

2 – *D. tryoni* (Figure 41 ; Tableau 14)

#### Sensilles de Böhm :

- Ces sensilles sont présentes sur l'articulation de la fossette antennaire et le scape et sur l'articulation entre le scape et le pédicelle (Fig. 41-A).

- Ces sensilles ne se retrouvent sur aucun autre article de l'antenne.

#### **Sensilles trichoïdes :**

Du scape à l'extrémité de l'antenne se trouvent des sensilles trichoïdes.

- Sur le scape, elles se concentrent entre les antennes (Fig. 41-A). Deux types se retrouvent: des t2 de longueur moyenne (30  $\mu\text{m}$ ) et des t3 plus longues (60  $\mu\text{m}$ ).
- Sur le pédicelle se trouvent des t1 (12  $\mu\text{m}$ ), et t2 (60  $\mu\text{m}$ ) en plus grand nombre que sur le scape (Fig. 41-A).
- Sur le premier article du fouet se retrouvent de nombreuses t2 et t3 qui sont présentes sur tout l'article sauf du côté externe (zone de sensilles placoïdes) (Fig. 41-B).
- Au moins sur les trois derniers articles du fouet se trouvent des t2 et des t3, ainsi que des t4, à raison de 2 par article disposées latéralement et près de la bordure apicale de l'article (Fig. 41-C). Sur l'apex du dernier article du fouet est insérée une dernière sensille t4.

#### **Sensilles campaniformes :**

- Sur le pédicelle, une sensille campaniforme est visible près de la bordure apicale (Fig. 41-A,D).
- Une sensille se retrouve sur chacun des articles 28 à 42.

#### **Sensilles placoïdes :**

- Aucune sensille placoïde ne se trouve sur le scape et le pédicelle.
- Sur le premier article du fouet, face externe, se trouve une zone de 6 sensilles placoïdes (Fig. 41-B), dont 5 mesurent 70  $\mu\text{m}$  de long et 1 mesure 50  $\mu\text{m}$ . Ces sensilles semblent être sécrétrices (Fig. 41-E).
- Sur l'avant dernier article du fouet, 5 sensilles sont visibles et occupent toute la longueur de l'article (100  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 41-C). Ces sensilles sont séparées les unes des autres par une ligne de sensilles trichoïdes.
- La même architecture se retrouve sur le dernier article, mais avec des sensilles placoïdes moins longues (90  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 41-C).

#### **Sensilles coeloconiques :**

- Trois types de sensilles coeloconiques se rencontrent :  
 Type 1 (cc1) : diam. 5  $\mu\text{m}$  avec un mamelon important (3,5  $\mu\text{m}$  de long) au centre (Fig. 41-G); 1 sensille / article sur les articles n°19 à 39.  
 Type 2 (cc2) : diam. 6  $\mu\text{m}$  avec une protubérance moyenne au centre (Fig. 41-H); 1 sensille / article sur les articles n° 1, 2, 3 et 5.

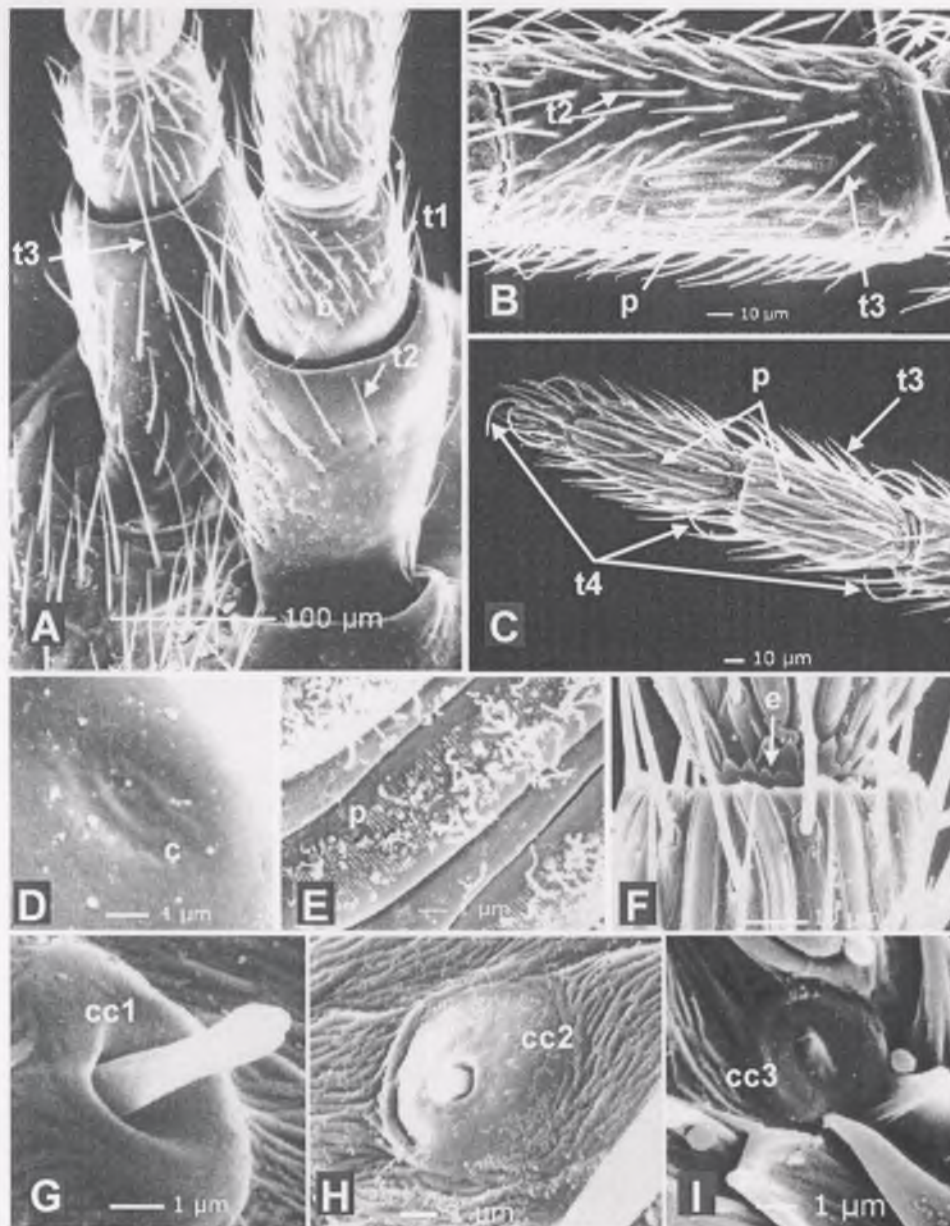
Type 3 (cc3) : diam. 3  $\mu$ m avec une très légère protubérance au centre (Fig. 41-I); 1 sensille par article sur les 15 articles apicaux.

Des structures en forme d'écailles sont visibles à la base des deux derniers articles (Fig. 41-F).

**Tableau 14 :** Répartition qualitative des organes sensoriels sur les antennes de *P. fletcheri* et *D. tryoni*.

Article	Scape		Pédicelle		Fouet (sauf dernier article)		Dernier article du fouet	
	<i>P. f.</i>	<i>D. t.</i>	<i>P. f.</i>	<i>D. t.</i>	<i>P. f.</i>	<i>D. t.</i>	<i>P. f.</i>	<i>D. t.</i>
<i>parasitoïde</i>								
<b>s. de Böhm</b>	+	+	+	+	-	-	-	-
<b>s. trichoïde</b>	<b>t1</b>	-	-	+	+	-	-	-
	<b>t2</b>	+	+	+	+	+	+	+
	<b>t3</b>	+	+	+	-	+	+	+
	<b>t4</b>	-	-	-	-	+	+	+
<b>s. campaniforme</b>	-	-	+	+	+	+	-	-
<b>s. placoïde</b>	-	-	-	-	+	+	+	+
<b>s. cœloconique</b>	-	-	-	-	+	+	-	-





**Figure 41:** Equipement sensoriel de l'antenne de *D. tryoni*.

**A**, sensilles de Böhm (b), trichoïdes (t1-2-3) et campaniformes (c) sur scape et pédicelle; **B**, sensilles trichoïdes (t2-3) et placoïdes (p) sur 1<sup>er</sup> article du fouet; **C**, sensilles trichoïdes (t3-4) et sensilles placoïdes (p) sur les derniers articles du fouet; **D**, détail d'une sensille campaniforme (c) du scape; **E**, détail d'une sensille placoïde (p) du 1<sup>er</sup> article; **F**, structures en écaille (e) à la base des 41 et 42<sup>èmes</sup> articles; **G**, sensille cœloconique cc1 sur les articles 19 à 39; **H**, sensille cœloconique cc2 sur articles 1, 2, 3 et 5; **I**, sensille cœloconique cc3 sur les 15 derniers articles apicaux.

## II – L'ovipositeur

### A – Morphologie

#### 1 – *P. fletcheri*

L'ovipositeur de *P. fletcheri* a une longueur de 3 mm. Il est constitué de cinq paires de pièces, à savoir trois paires de valves portées par deux paires de valvifères. Les trois paires de valves forment l'ovipositeur proprement dit (Fig. 42-A) :

Les valves 3 sont des pièces palpiformes, au moins dans leur partie terminale. Elles entourent, entre leurs faces internes concaves, la hampe de l'ovipositeur, constituée des valves 1 et 2. A l'extrémité, leur face interne est tapissée de microtriches (m) (Fig. 42-B) qui pourraient intervenir dans les processus de nettoyage du stylet après la ponte.

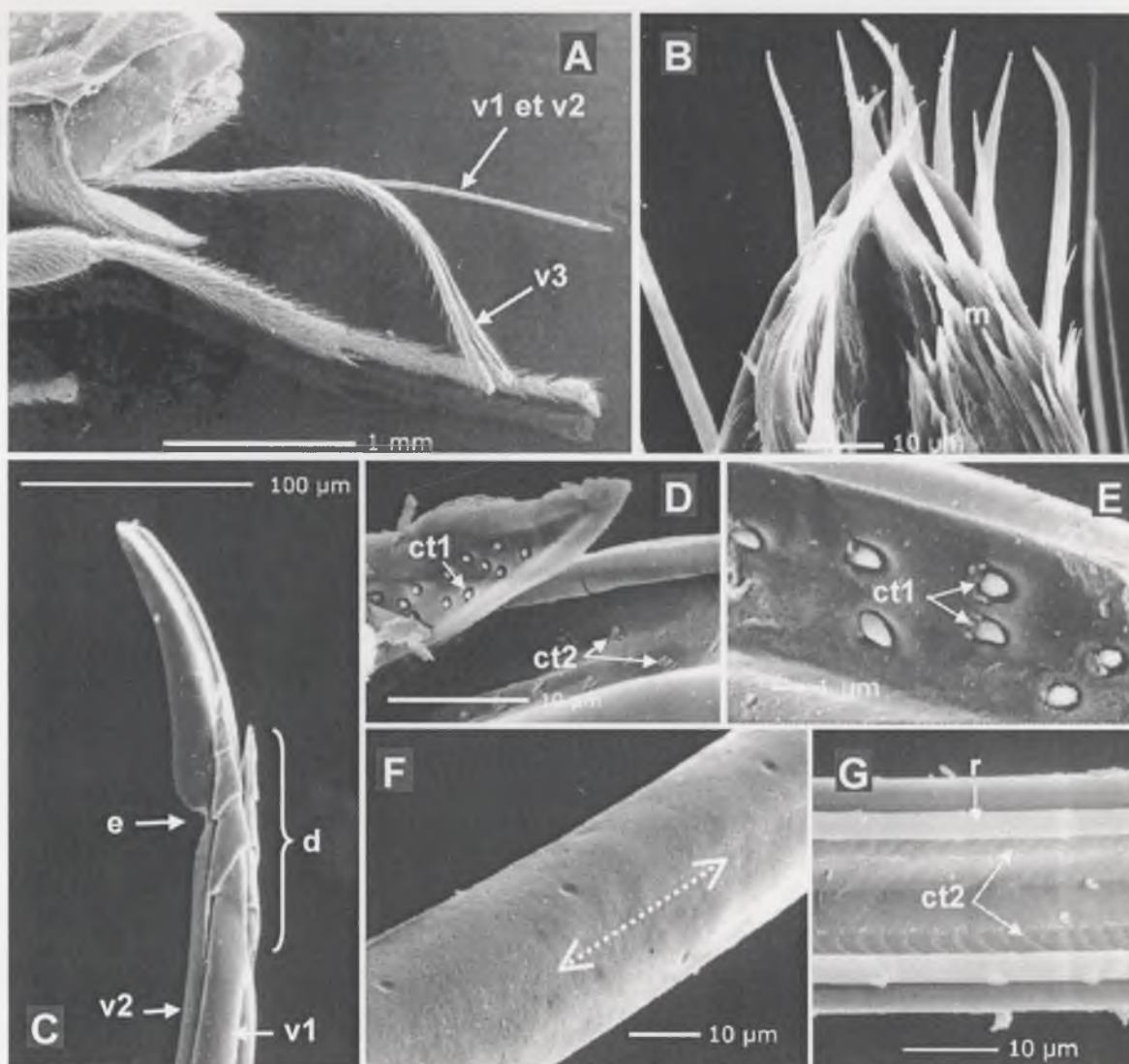
Les valves 1 sont de forme allongée et très effilée. Sur la face externe, l'extrémité de chaque valve présente 5 denticulations (Fig. 42-C). Chaque valve présente sur sa face interne une gouttière (aulax). Les V1 portent, au moins sur leur face interne distale, d'épaisses épines (ct1) orientées vers la sortie du canal de ponte (Fig. 42-D,E).

Les valves 2 sont soudées sur toute leur longueur. Une trace de la soudure de ces deux valves est visible (Fig. 42-F). A 0,12 mm de l'extrémité existe une encoche cuticulaire profonde (Fig. 42-G). Sur leur face interne se trouvent des rails (rhachis) qui s'emboîtent sur chacune des gouttières des V1, formant un système de coaptation, appelé olistheter. Entre les rails se trouvent un grand nombre de cténidies alignées et perpendiculaires à l'axe longitudinal du stylet (Fig. 42-H). L'emboîtement des valves 1 et 2 délimite le canal de ponte.

#### 2 – *D. tryoni*

L'ovipositeur de *D. tryoni* a une longueur de 4,5 mm. Il présente la même organisation que celui de *P. fletcheri*. Chez cette espèce, deux encoches sont visibles sur les V2 (Fig. 44-D). Une encoche profonde (e) se situe à 0,17 mm de l'extrémité des V2. Une deuxième encoche (e'), plus apicale et moins profonde, se trouve à 0,10 mm de l'extrémité.





**Figure 42:** L'ovipositeur de *P. fletcheri*.

A, vue générale de l'ovipositeur; B, microtriches (m); C, denticulations (d) sur V1 et encoche cuticulaire profonde (e) sur V2; D, épines (ct1) sur V1 et cténidies (ct2) sur V2; E, détail des épines sur V1; F, trace de la soudure des V2; G, rhachis (r) et cténidies (ct2) sur la face interne des V2.



## ***B - Equipement sensoriel***

### *1 – P. fletcheri*

Les sensilles trichoïdes se répartissent sur la face externe des valves 3, et sur toute leur longueur, avec toutefois une concentration particulière à l'apex. Trois types de sensilles trichoïdes peuvent être distinguées : des courtes droites (t1), des longues droites (t3) et des longues arquées (t4) (Fig. 43-A). En zone intermédiaire, les V3 portent également des sensilles campaniformes (Fig. 43-B).

Les valves 1 et 2 ne portent pas de sensilles trichoïdes. Sur les V1, en arrière de la lancette, sont visibles des sensilles campaniformes (c1) (Fig. 43-C,D). Les V1 présentent sur chacune des denticulations 2, 4 et 5 un autre type de sensille en forme de dôme (sd) présentant un renflement au centre (Fig. 43-E). Des sensilles campaniformes sont régulièrement réparties sur toute la longueur des V2 et alignées latéralement (Fig. 43-F). Juste après l'encoche se trouvent 4 sensilles campaniformes rapprochées, puis 3 autres de plus en plus espacées (Fig. 43-G). Les V2 présentent à leur extrémité des sensilles "en dôme" (d) (Fig. 43-H) semblables à celles des denticulations des V1 : 14 sont dénombrées à l'extrémité et 2 légèrement en retrait.

### *2 – D. tryoni*

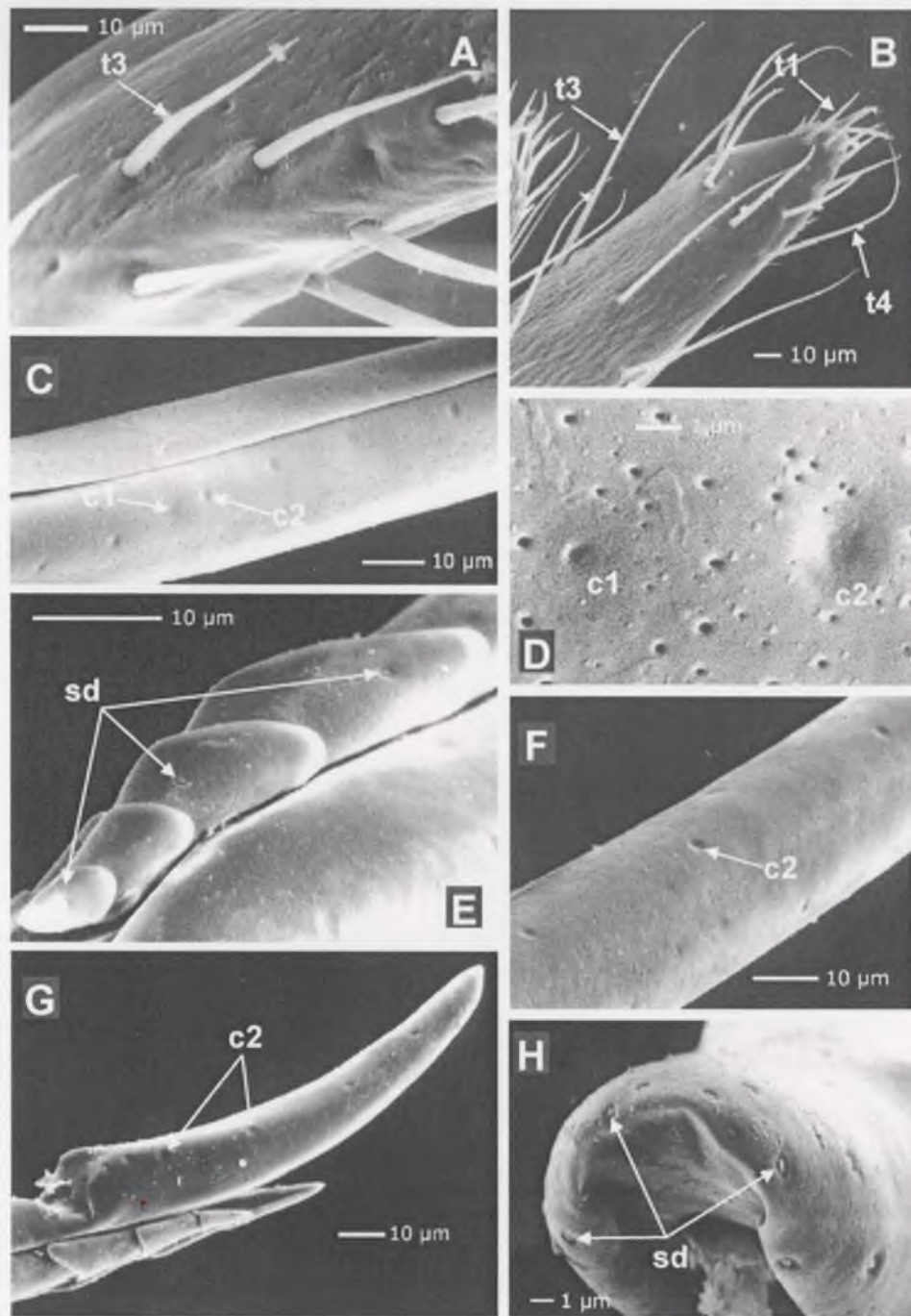
Les valves 3 portent des sensilles trichoïdes longues et droites (t3 ; 100 µm) sur toute leur longueur, sur leur face externe (Fig. 44-A). Vers l'apex se trouvent des sensilles de type t2 (60 µm). Chez cette espèce, les deux valves 3 ne sont pas identiques: l'une porte à son extrémité un groupe de 4 sensilles trichoïdes courtes et arquées (t5) (30 µm) (Fig. 44-B). L'autre V3 porte 2 groupes de 3 sensilles trichoïdes courtes et droites (t1) disposés latéralement et séparés par une brosse de microtriches (m), et, un peu en arrière des t1, d'autres sensilles courtes et arquées (t6) différentes de celles trouvées sur l'autre V3 (Fig. 44-C).

Comme chez *P. fletcheri*, les valves 1 et 2 ne portent pas de sensilles trichoïdes.

Chacune des valves 2 présente sur sa face externe une ligne de sensilles campaniformes (c1) sur toute sa longueur. Sur le renflement qui suit l'encoche, 6 sensilles sont rapprochées (Fig. 44-D). Plus vers la zone apicale, près de la deuxième encoche se trouvent 3 autres c1. A l'apex des V2, 4 sensilles "en dôme" sont visibles (Fig 44-E).

Les valves 1 portent également des c1 sur toute leur longueur. Sur les denticulations 4 et 5 se trouvent des sensilles "en dôme" (sd) (Fig. 44-D).

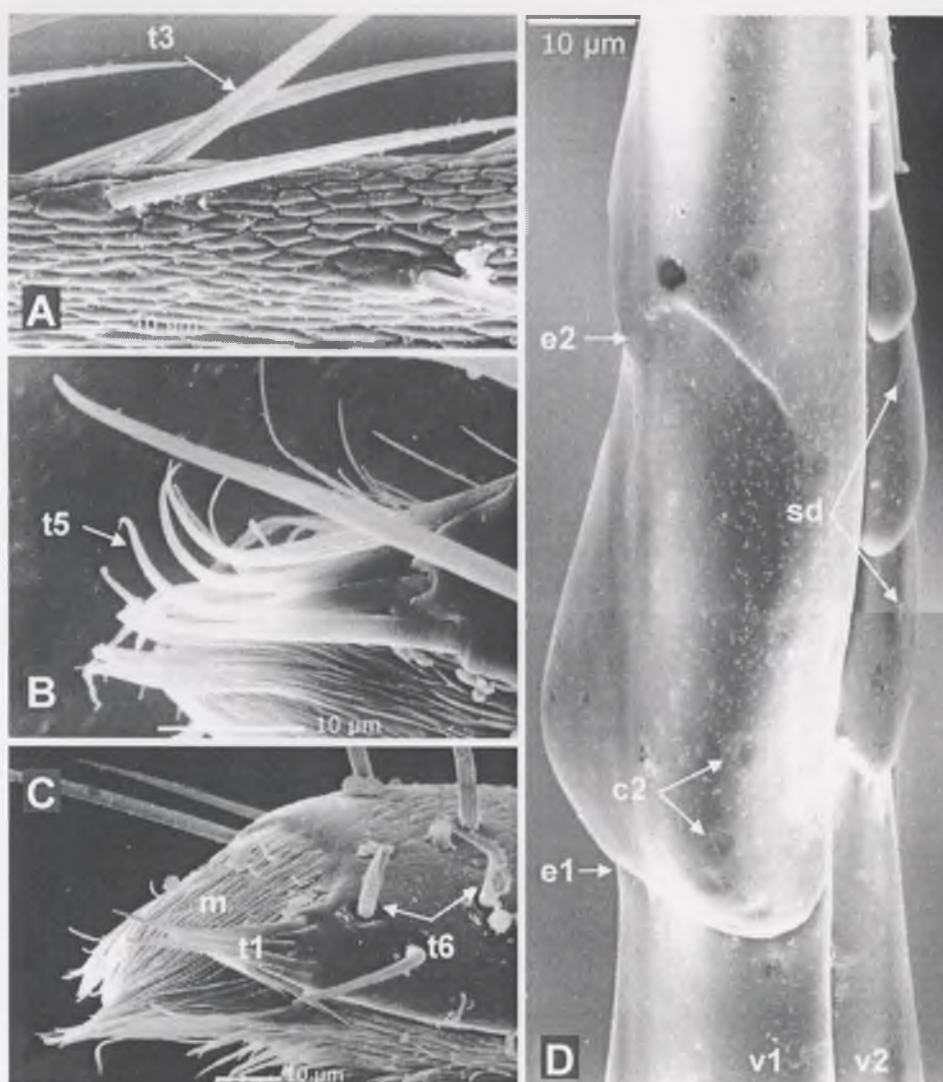




**Figure 43:** Equipement sensoriel de l'ovipositeur de *P. fletcheri*.

A, sensilles trichoïdes (t3) sur zone moyenne des V3; B, sensilles trichoïdes (t1-3-4) à l'apex des V3; C, sensilles campaniformes (c1-2) sur zone moyenne des V1; D, détail des c1 et c2 sur zone moyenne des V1; E, sensilles "en dôme" (sd) sur denticulations des V1; F, sensilles campaniformes (c2) alignées en zone moyenne des V2; G, sensilles campaniformes (c2) entre l'encoche et l'apex des V2; H, sensilles "dôme" (sd) sur la bordure apicale des V2.





**Figure 44:** Equipement sensoriel de l'ovipositeur de *D. tryoni*.

A, sensilles trichoïdes (t3) en zone moyenne des V3; B: sensilles trichoïdes courtes et arquées (t5) à l'extrémité des V3; C, deux groupes de 3 sensilles trichoïdes courtes et droites (t1) séparées par des microtriches (m), en arrière desquelles se trouvent des sensilles trichoïdes courtes et arquées (t6). D: sensilles campaniformes (c1) au niveau des encoches (e1 et e2) des V2, et sensilles "en dôme" (sd) sur les denticulations 4 et 5 des V1.



### III – Discussion – conclusion

#### Les antennes :

Les antennes jouent un rôle important dans la localisation de l'hôte chez tous les parasitoïdes, comme le montrent à plusieurs reprises des expériences d'excision partielle ou totale des antennes (Hays & Vinson, 1971; Weseloh, 1972).

Les sensilles trichoïdes et placoïdes sont les organes sensoriels majoritaires sur les antennes des deux espèces de parasitoïdes.

Les sensilles trichoïdes ont été décrites chez de nombreuses familles d'hyménoptères parasitoïdes dont les Trichogrammatidae (Voegelé *et al.*, 1975; Olson & Andow, 1993), les Aphelinidae (Viggiani & Mazzone, 1982), les Pteromalidae (Slifer, 1969) et les Eulophidae (Barlin *et al.*, 1981). Leur rôle peut être mécano- ou chimiorécepteur.

Les sensilles placoïdes ont été décrites chez la plupart des Hyménoptères étudiés (Olson & Andow, 1993) et leur ultrastructure a été décrite par Barlin & Vinson (1981a,b) pour les Braconidae et les Chalcididae. Il est montré que ces sensilles ont une fonction chimioréceptrice, confirmée notamment chez l'abeille par des études électrophysiologiques (Lacher, 1964; Kaissling & Renner, 1968; Vareschi, 1971).

Outre les sensilles trichoïdes et placoïdes, d'autres types de sensilles se rencontrent sur les antennes des deux espèces : des sensilles de Böhm, des sensilles campaniformes et des sensilles coeloconiques.

Les sensilles de Böhm sont présentes sur les antennes de tous les insectes (Faucheux, 1987) et situées à la base articulaire des antennes, notamment sur le scape et le pédicelle. Elles ont une fonction mécanoréceptrice et certains auteurs leur attribuent une fonction de déclencheur des réflexes proprioceptifs assurant la direction du vol (Callahan *et al.*, 1968; Callahan, 1975; Sellier, 1975).

Les sensilles campaniformes, découvertes par Hicks (1857), sont considérées comme des propriocepteurs (Pringle, 1938). Elles sont généralement localisées dans des zones soumises à une distorsion de la cuticule.

Les sensilles coeloconiques sont signalées aussi chez *T. rapae* (Westw.) qui en présente également trois types. Slifer (1970) leur attribue un rôle de thermo-hygrorécepteur.

### L'ovipositeur :

Les cténidies présentes sur les deux paires de valves 1 et 2 permettent de guider l'œuf tout le long du canal de ponte et d'empêcher son reflux lors du mouvement des valves (Austin & Browning, 1981).

Les microtriches présentes sur la face interne des valves 3 permettraient le nettoyage du stylet après la ponte.

Les encoches présentes à l'extrémité des valves 2 permettraient un écartement distal des valves qui, à ce niveau, ne sont plus coaptées par les olistheters. Ceci faciliterait sans doute l'expulsion de l'œuf hors du canal de ponte. Ce type d'encoche se rencontre chez d'autres parasitoïdes, notamment des Figitidae : *Leptopilina boulardi*, *L. heterotoma*, *Ganaspis xanthopoda*, *Trybliographa rapae* (Le Ralec, 1991). Ces espèces sont toutes parasitoïdes de larves de Diptères. Outre ces encoches, leur ovipositeur présente également des denticulations sur les valves 1. Ces parasitoïdes appartiennent à une famille différente de celle des espèces étudiées ici ; ces structures communes de l'ovipositeur pourraient résulter d'une convergence fonctionnelle au parasitisme des Diptères. On peut supposer par exemple que les denticulations présentes sur les valves 1 permettent non seulement de transpercer le tégument de l'hôte, mais également le substrat végétal dans lequel est niché l'hôte.

Malgré ces convergences, il existe une grande différence dans la structure des ovipositeurs de ces espèces de Figitidae et des deux espèces de Braconidae : l'ovipositeur des premières est en effet enroulé dans l'abdomen lorsque la femelle n'est pas en position de ponte.

L'ovipositeur des Hyménoptères parasitoïdes se caractérise par la multiplicité de ses fonctions. Il permet à la femelle d'atteindre un hôte parfois enfoui dans le substrat végétal, ce qui implique un sondage ou un forage dans un matériau plus ou moins résistant. Il assure la perforation des téguments de l'hôte, le guidage et le dépôt de l'œuf sur ou dans l'insecte hôte. Cet organe sert également à l'injection des substances issues des glandes annexes qui accompagnent la ponte. Enfin, il a une fonction sensorielle, intervenant dans les différentes étapes citées ci-dessus mais également dans la sélection de l'hôte.

L'existence de soies sensorielles sur les valves 3 est citée par différents auteurs (Copland & King, 1972; Copland *et al.*, 1973; Stary, 1976) qui leur attribuent une fonction de palpation. Selon Le Ralec (1991), il s'agit dans la majorité des cas de mécanorécepteurs

stricts. Chez les deux espèces de parasitoïdes étudiés, les valves 3 n'entrent pas en contact avec l'hôte mais uniquement avec le substrat (Pemberton & Willard, 1918; Willard, 1920). Les sensilles trichoïdes particulières observées à l'extrémité distale de ces valves pourraient intervenir dans le choix d'un substrat de ponte et dans le déclenchement du sondage.

Les organes sensoriels des valves 1 et 2 sont les seuls à entrer en contact avec le milieu interne de l'hôte. Les sensilles campaniformes observées sur toute la longueur des valves 1 et 2, probablement mécanoréceptrices, pourraient intervenir lors de la pénétration de l'ovipositeur dans le substrat et dans l'hôte. Elles renseignent la femelle sur le franchissement des téguments puis sur le niveau d'insertion de l'ovipositeur dans l'hôte (Le Ralec, 1991). Les organes sensoriels de l'ovipositeur de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) ont fait l'objet d'une étude en Microscopie Electronique à Transmission pour en déterminer la fonction (Greany *et al.*, 1977). Ces auteurs mettent en évidence la présence de chimiorécepteurs gustatifs et de mécanorécepteurs sur l'appareil de ponte des parasitoïdes. Ils identifient un type de sensille particulier ("dome-shaped" sensilla) le long de la bordure apicale des V2 et sur les denticulations des V1, auquel ils attribuent une fonction gustative. Ces récepteurs sont à rapprocher des sensilles "en dôme" mises en évidence dans la présente étude chez *P. fletcheri* et *D. tryoni* et situées aux mêmes endroits. Ce type de récepteur peut être assimilé à celui mis en évidence sur les denticulations des valves 1 de l'ovipositeur de *T. rapae* (Kacem-Haddj el Mrabet, 1999), de *G. xanthopoda*, de *L. boulandi* et de *L. heterotoma* (sensille de type A) (Le Ralec, 1991), qui sont également des chimiorécepteurs de contact. Ces organes doivent servir tout d'abord à localiser l'hôte dans le substrat. Ils peuvent ensuite intervenir lors de la sélection de l'hôte, dans la dernière étape juste avant la ponte (Le Ralec, 1991). Plusieurs études montrent que des substances kairomonales contenues dans l'hémolymphe de l'hôte provoquent la ponte (Arthur *et al.*, 1969, 1972; Hedgekar & Arthur, 1973; Rajendran & Hagen, 1974; Wu & Qin, 1982; Nettles *et al.*, 1983). De telles substances pourraient donc être perçues par ces chimiorécepteurs de contact.



## **TROISIEME PARTIE :**

# **ECOLOGIE COMPORTEMENTALE DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES EN SYSTEMES TRITROPHIQUES**

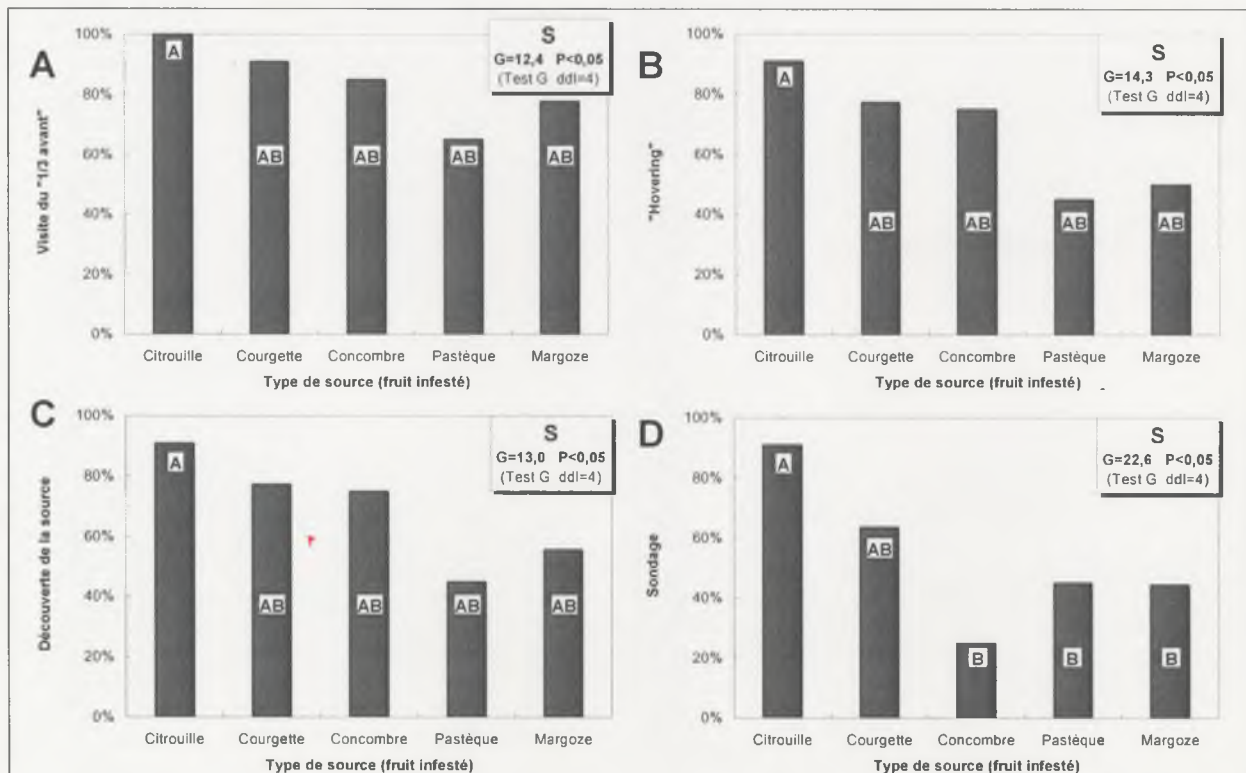
## I – Stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat

### A – Réponse des femelles de *P. fletcheri* à des odeurs du complexe "*Cucurbitaceae/B. cucurbitae*"

#### 1 - Influence du type de source

↳ Paramètres qualitatifs :

Aucune influence de l'espèce du fruit sur la réponse comportementale des femelles de *P. fletcheri* n'est mise en évidence lorsque ces fruits sont sains ou pourris (Tableau 15). Par contre, une influence de l'espèce de fruit sur la proportion de visite du tiers avant, le "hovering", la découverte de la source et la proportion de sondage est démontrée par des essais avec des fruits infestés (Figure 45-A,B,C,D). Il apparaît que la citrouille infestée provoque un taux de découverte similaire à ceux de la courgette et du concombre infestés, mais supérieur à ceux de la pastèque et de la margoze.



**Figure 45:** Influence de l'espèce du fruit infesté sur la réponse comportementale des femelles de *P. fletcheri* (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984); paramètres qualitatifs.

A, visite du tiers avant; B, "hovering"; C, découverte de la source; D, sondage.

effectifs: citrouille 22; courgette 22; concombre 20; pastèque 20; margoze 18.

**Tableau 15:** Comparaison de l'influence des différentes espèces de Cucurbitaceae, dans un état donné (sain, pourri ou infesté), sur les différents paramètres qualitatifs caractérisant l'attraction des femelles de *P. fletcheri*. Effets non-significatifs (Test G; Scherrer, 1984).

	Source	Citrouille	Courgette	Concombre	Pastèque	Margoze	G (4ddl)
% envol	sain	80,0	80,0	75,0	95,0	65,0	6,1
	pourri	95,0	100,0	90,0	89,5	95,0	2,9
	infesté	100,0	100,0	100,0	95,0	94,4	2,5
% tiers avant	sain	42,5	40,0	35,0	60,0	25,0	5,3
	pourri	60,0	42,1	55,0	68,4	65,0	3,2
% hovering	sain	30,0	40,0	10,0	35,0	15,0	7,3
	pourri	45,0	21,0	35,0	68,4	45,0	9,3
% atterrissage	sain	30,0	40,0	15,0	35,0	15,0	5,4
	pourri	40,0	26,3	25,0	57,9	40,0	5,6
% sondage	sain	2,5	5,0	0,0	0,0	5,0	2,0
	pourri	5,0	15,8	0,0	5,3	0,0	5,8

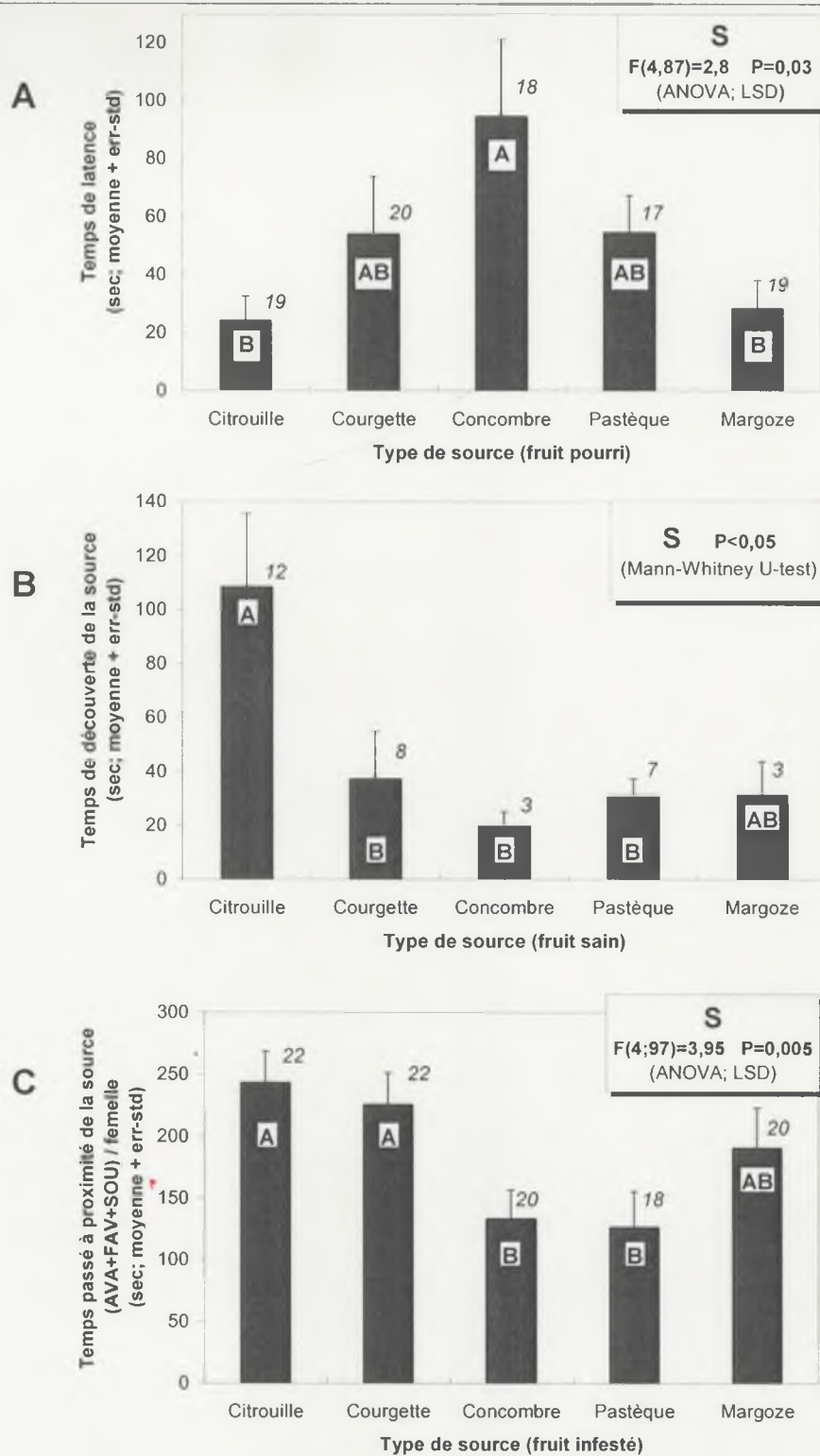
Pour comparaison, les larves hôtes lavées à l'eau ne provoquent pas de "hovering" ni aucune découverte.

#### ↳ Paramètres quantitatifs :

L'influence de l'espèce de Cucurbitaceae sur l'attraction des femelles s'est révélée significative sur le temps de latence différents en présence de fruits pourris (Figure 46-A), sur le temps pour découvrir la source en présence de fruits sains (Figure 46-B) et sur le temps passé à proximité de la source (en zone avant, sur le filtre avant et sur la source) en présence de fruits infestés (Figure 46-C).

Aucun effet de l'espèce du fruit n'est mis en évidence sur tous les autres résultats (Tableau 16).





**Figure 46:** Influence de l'espèce du fruit infesté sur la réponse comportementale des femelles de *P. fletcheri* (Mann-Whitney U-Test; Statsoft France, 1997); paramètres quantitatifs.

A, temps de latence; B, temps de découverte de la source; C, temps à proximité de la source.

**Tableau 16:** Comparaison de l'influence des différentes espèces de Cucurbitaceae, dans un état donné (sain, pourri ou infesté), sur les différents paramètres quantitatifs (en sec) caractérisant l'attraction des femelles de *P. fletcheri*. Effets non-significatifs (ANOVA; Statsoft France, 1997).

	Source	Citrouille	Courgette	Concombre	Pastèque	Margoze	P
<b>Temps de latence</b>	sain	96,6 ± 21,9	72,3 ± 28,9	22,9 ± 6,6	51,7 ± 13,6	57,9 ± 21,1	0,15
	infesté	51,5 ± 16,1	14,3 ± 3,8	38,35 ± 13,4	55,3 ± 16,4	40,7 ± 9,9	0,16
<b>Durée de vol</b>	sain	13,5 ± 2,7	21,3 ± 6,0	9,2 ± 1,7	32,5 ± 13,0	9,7 ± 3,1	0,051
	pourri	32,6 ± 8,4	13,5 ± 3,9	19,3 ± 4,7	32,4 ± 5,8	35,0 ± 7,3	0,07
	infesté	18,2 ± 3,4	24,9 ± 3,9	16,4 ± 2,7	22,9 ± 5,2	26,6 ± 7,9	0,51
<b>Temps de découverte de la source</b>	pourri	176,6 ± 76,8	129,8 ± 97,7	84,8 ± 72,9	70,9 ± 31,2	44,1 ± 18,4	0,46
	infesté	64,7 ± 17,7	66,8 ± 16,6	108,3 ± 31,5	63,2 ± 21,7	98,2 ± 25,2	0,50
<b>Temps à proximité de la source</b>	sain	118,1 ± 28,1	61,2 ± 20,4	57,2 ± 19,9	80,5 ± 24,5	35,2 ± 16,11	0,15
	pourri	139,9 ± 39,2	69,8 ± 28,5	68,3 ± 23,0	75,3 ± 16,7	93,1 ± 26,2	0,33

## 2 - Influence de l'état de la source

L'état de la source joue un rôle primordial dans l'attraction des parasitoïdes. En effet, toutes espèces de fruits confondues, un effet significatif de ce facteur est mis en évidence pour certains paramètres de l'attraction. Le Tableau 17 récapitule les différentes variables calculées.

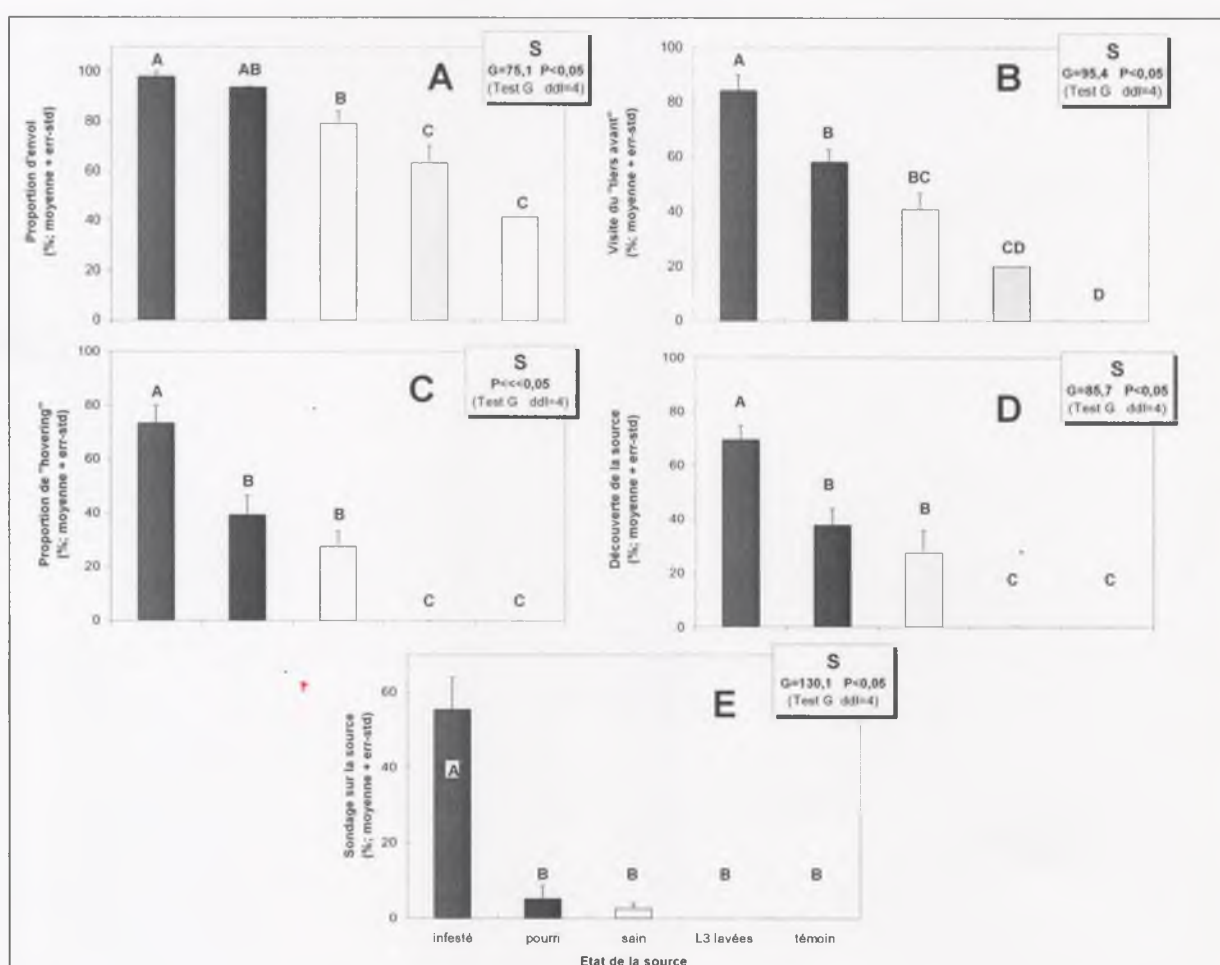
### Paramètres qualitatifs :

Le pourcentage d'envol (Figure 47-A) des femelles en présence de fruits infestés est similaire à celui obtenu en présence de fruits pourris, mais supérieur à celui obtenu avec des fruits sains. Cependant, les fruits sains provoquent un envol plus important que les larves hôtes lavées. Les larves lavées ne provoquent pas un envol plus important que le témoin (sans source odorante).

Le pourcentage de femelles visitant le tiers avant (Figure 47-B) est plus grand en présence de fruits infestés qu'en présence de fruits pourris ou sains (réponse similaire à ces deux états de la source). Les fruits pourris, bien que moins attractifs que les fruits infestés, provoquent plus de visites du tiers avant que les larves lavées ou le témoin.

Les pourcentages de "hovering" et de découverte de la source (Figure 47-C,D) sont plus importants en présence de fruits infestés qu'en présence de fruits pourris ou sains. Cependant, les fruits pourris ou sains entraînent plus de "hovering" et de découvertes de la source que les larves lavées ou le témoin.

Le comportement de sondage sur la source (au travers de la mousseline couvrant le tube) (Figure 47-E) quant à lui est observé principalement en présence de fruits infestés ; moins de 10% des femelles sondent les fruits pourris ou sains.



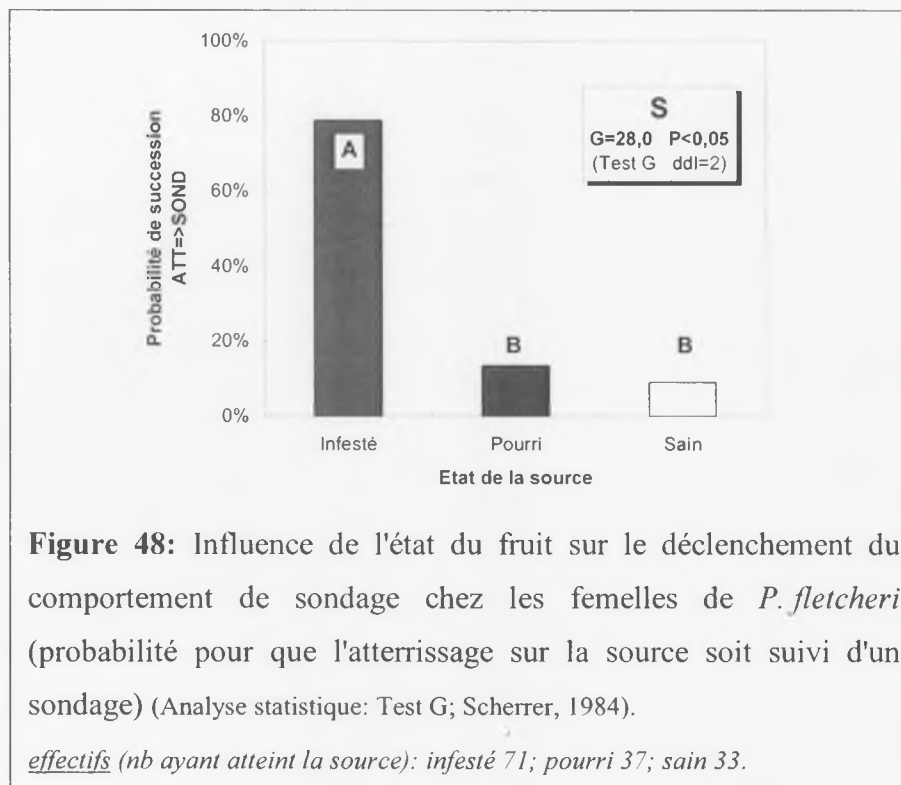
**Figure 47:** Influence de l'état de la source sur le comportement des femelles de *P. fletcheri* (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984).

A, envol; B, visite du tiers avant; C, "hovering"; D, découverte de la source; F, sondage sur la source.

effectifs: infesté 101; pourri 97; sain 120; L3 lavées 30; témoin 20.

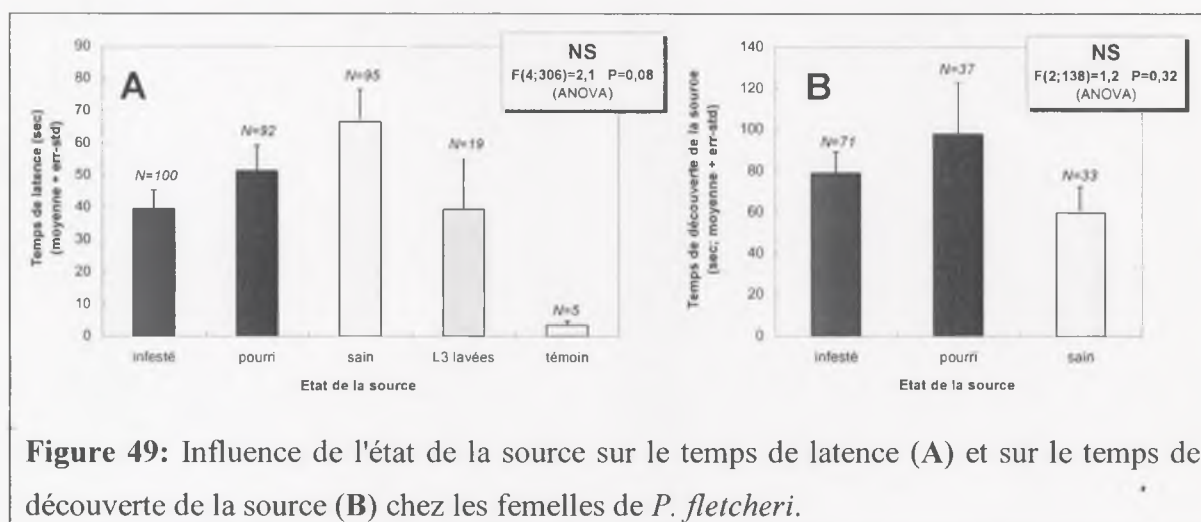


Un dernier calcul concerne la probabilité de sondage lorsque l'insecte a découvert la source. En présence d'un fruit infesté, la découverte de la source est suivie dans 80% des cas d'un sondage (Figure 48). Par contre, en présence de fruits pourris ou sains, la succession de l'atterrissage sur la source et du sondage devient plus rare.



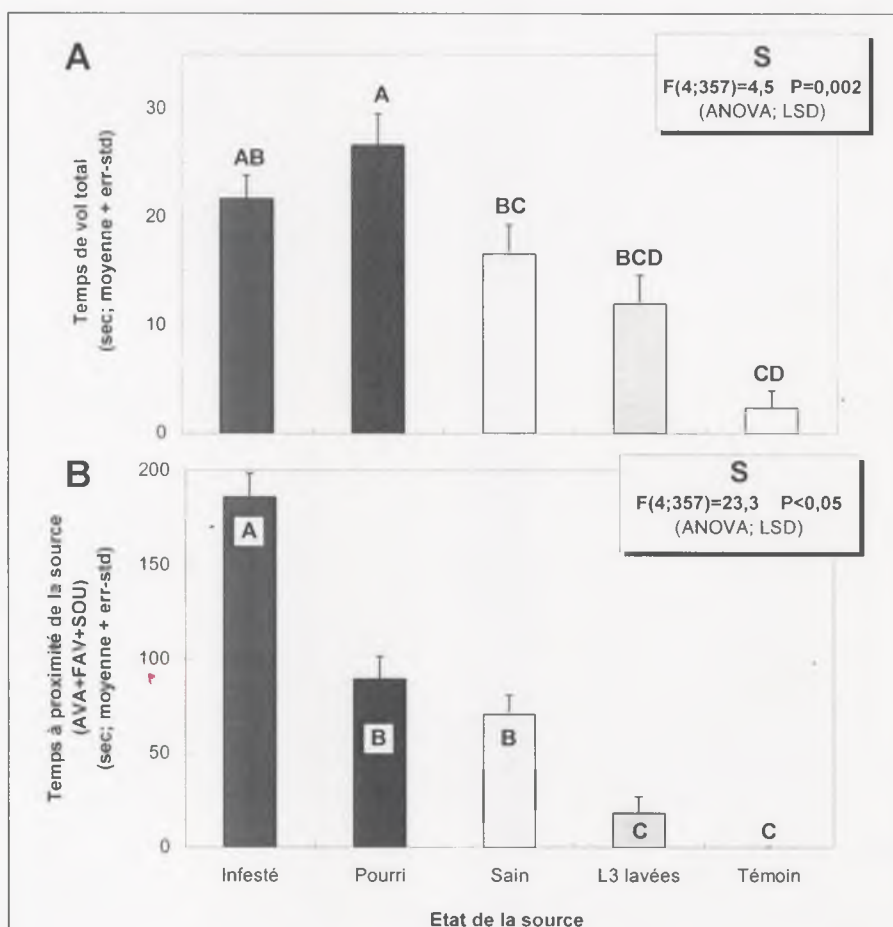
#### Paramètres quantitatifs:

Aucun effet significatif de l'état de la source sur le "temps de latence" (de INI à l'envol) ainsi que sur le "temps de découverte de la source" (de l'envol à l'atterrissage sur la source) n'est mis en évidence (Figure 49).



Le durée totale de vol est influencée par l'état de la source ; la présence de fruits pourris provoque une durée totale de vol des femelles plus importante que les fruits sains ou les larves hôtes lavées (Figure 50-A). A noter qu'en l'absence de source odorante (Témoin), la durée moyenne de vol par femelle testée est très courte ( $2,33 \pm 1,64$  sec) mais non différente de la durée de vol en présence de larves lavées.

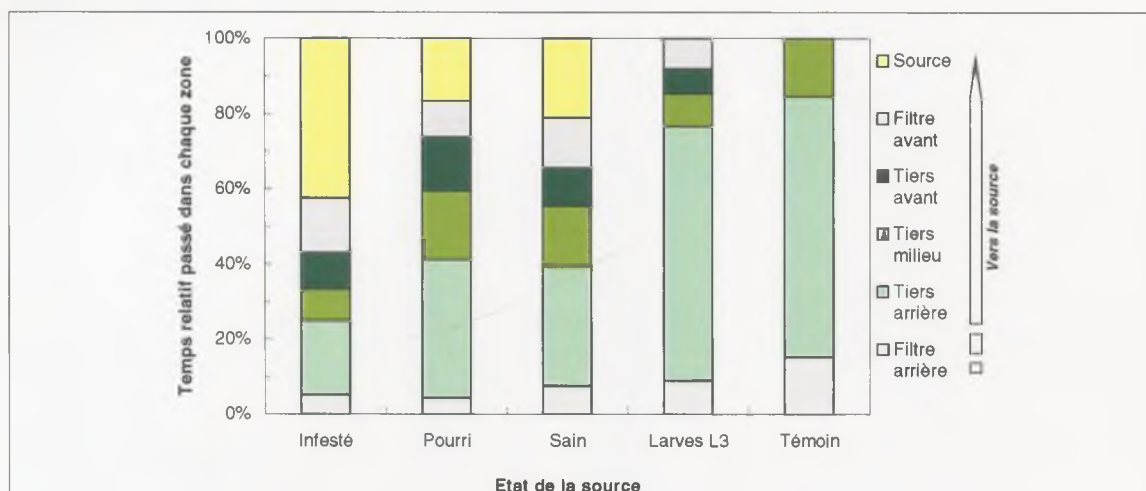
Le temps passé à proximité de la source (dans le "tiers avant", sur le "filtre avant" et sur la source elle-même) est significativement plus long avec des fruits infestés (groupe A), suivi par les fruits pourris et les fruits sains (B), et par les L3 lavées et le témoin (C) (Figure 50-B).



**Figure 50:** Influence de l'état de la source sur (A) le temps moyen de vol par femelle de *P. fletcheri* et sur (B) le temps passé à proximité de la source ("avant", "filtre avant" et "source") (Analyse statistique: ANOVA puis classement des moyennes par le test LSD; StatSoft-France, 1997).

*effectifs:* infesté 102; pourri 98; sain 120; L3 lavées 30; témoin 12.

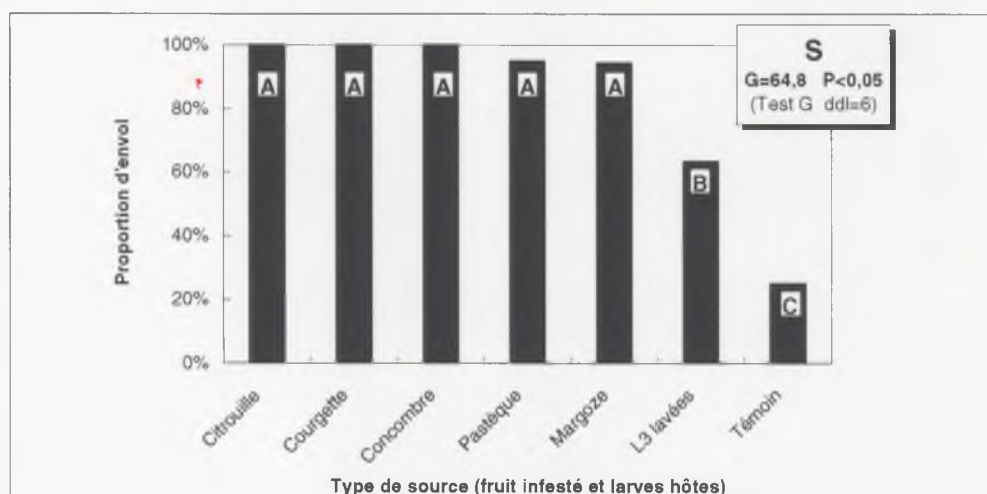
Les durées totales passées dans chaque zone et les pourcentages relatifs correspondants ont été calculés afin de visualiser plus facilement le gradient de temps passé près de la source en fonction de l'état de celle-ci (Figure 51).



**Figure 51:** Influence de l'état de la source sur la proportion de temps passé dans chaque zone de la chambre de vol par les femelles de *P. fletcheri*.

### 3 - Réponse à des larves hôtes lavées

L'attractivité des larves de *B. cucurbitae* lavées à l'eau est pratiquement nulle. Cependant, un taux d'envol plus important que dans le cas du Témoin est observé (Figure 52). Aucune découverte de la source n'est observée sur les 30 femelles testées (Figure 47-C), et seulement 20% d'entre elles visitent le "tiers avant" (différence non-significative avec le Témoin) (Tableau 17).



**Figure 52:** Taux d'envol des femelles de *P. fletcheri* en réponse à différentes espèces de fruits infestés et à des larves hôtes lavées à l'eau.

*effectifs:* citrouille 22; courgette 22; concombre 20; pastèque 20; margoze 18; L3 lavées 30; témoin 20.



**Tableau 17:** Influence du type de source sur les modalités de l'attractivité. Dans une même ligne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas statistiquement différentes (ANOVA, Statsoft France, 1997 ; Test G, Scherrer 1984).

Nature de la source	Fruit infesté	Fruit sain	Fruit pourri	Larves 3 <sup>ème</sup> stade lavées	Témoin
<i>Temps de latence</i> <sup>1,2</sup>	39,6 ± 5,8	66,6 ± 8,8	51,2 ± 7,6	39,4 ± 12,4	3,4 ± 0,9
<i>Durée totale vol</i> <sup>1</sup>	21,7 ± 2,1 <i>ab</i>	16,6 ± 2,7 <i>bc</i>	26,6 ± 2,9 <i>a</i>	12,0 ± 2,6 <i>bcd</i>	2,3 ± 1,6 <i>cd</i>
<i>Temps de découverte de la source</i> <sup>1,2</sup>	79,0 ± 8,5	59,8 ± 6,5	97,8 ± 15,4	---	---
<i>Temps à proximité de la source</i> <sup>1</sup>	185,7 ± 12,7 <i>a</i>	89,4 ± 11,8 <i>b</i>	70,6 ± 10,1 <i>b</i>	18,2 ± 9,0 <i>c</i>	0,0 <i>c</i>
<i>% vol</i>	98,04 <i>a</i>	79,20 <i>b</i>	93,90 <i>ab</i>	63,33 <i>c</i>	41,67 <i>c</i>
<i>% "tiers avant"</i>	84,31 <i>a</i>	40,83 <i>b</i>	58,16 <i>bc</i>	20,00 <i>cd</i>	0,00 <i>d</i>
<i>% "hovering"</i>	76,47	35,83	47,47	0,00 <i>c</i>	0,00 <i>c</i>
<i>% "découverte"</i>	69,61 <i>a</i>	27,50 <i>b</i>	37,37 <i>b</i>	0,00 <i>c</i>	0,00 <i>c</i>

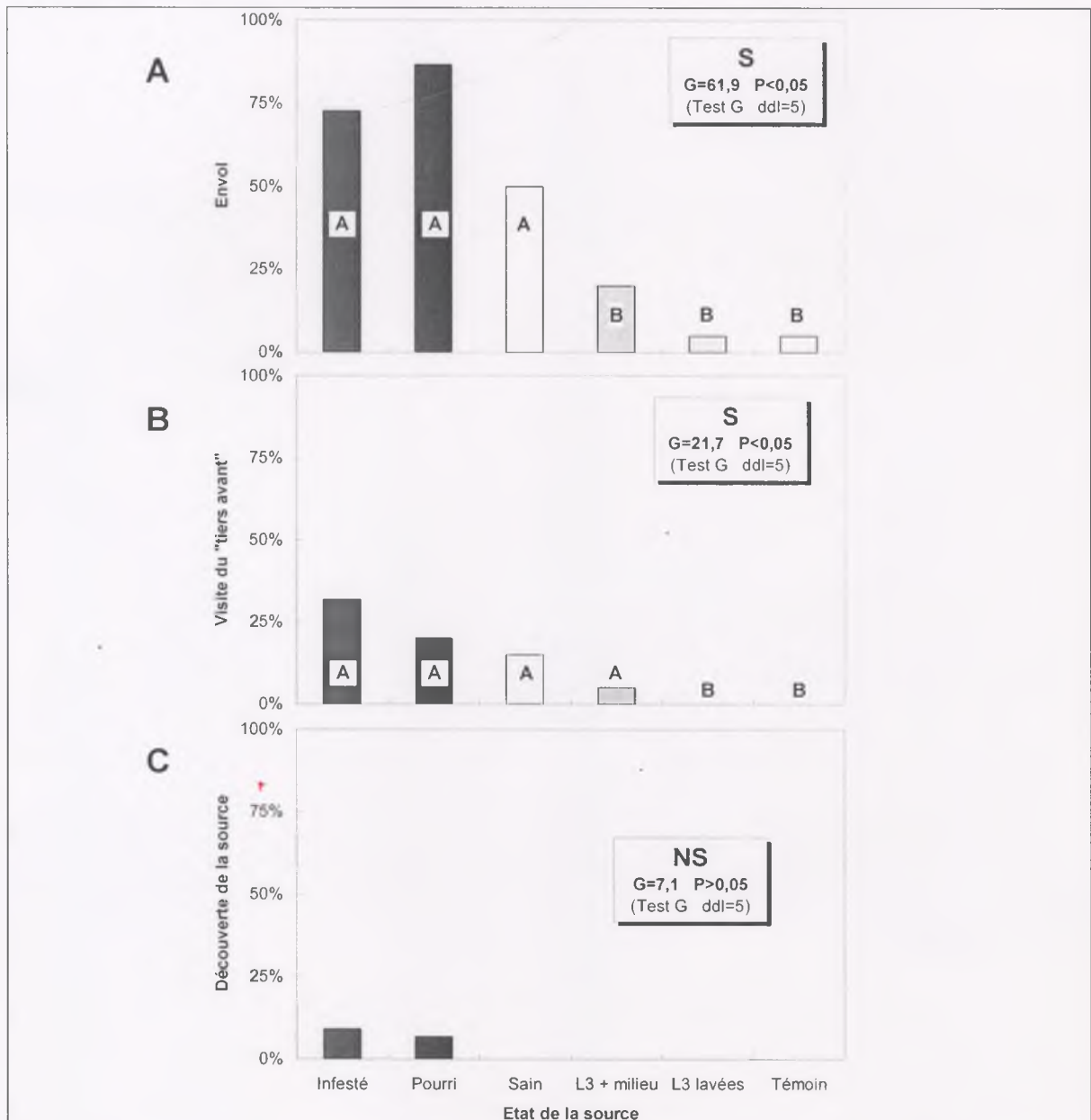
<sup>1</sup>: les données quantitatives sont exprimées en secondes (moyenne ± erreur-standard),

<sup>2</sup>: effet non-significatif de l'état de la source sur le paramètre considéré.

## B – Réponse des femelles de *D. tryoni* à des odeurs du complexe "Fruits-hôtes/*C. capitata*"

Les réponses à la Bibace et l'Elengi sont compilées afin d'étudier l'influence de l'état du fruit (sain, pourri, infesté). Ces données sont également comparées aux réponses aux larves+milieu et aux larves lavées, ainsi qu'au témoin.

Paramètres qualitatifs :



**Figure 53:** Influence de l'état de la source sur différents paramètres qualitatifs de la réponse comportementale des femelles de *D. tryoni* (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984).

A, envol; B, visite du "tiers avant"; C, découverte de la source.

effectifs: infesté 44; pourri 15; sain 20; L3 lavées 20; L3+milieu 20; témoin 20.

Les taux de découverte de la source ne permettent pas de mettre en évidence un effet de l'état de la source (Figure 53-C). Par contre, ce facteur a une influence significative sur d'autres paramètres comme la proportion d'envol (Figure 53-A), et la proportion de parasitoïdes visitant le "tiers avant" (Figure 53-B). Les plus fortes réponses sont obtenues avec des fruits infestés et des fruits pourris. Les larves hôtes lavées ne présentent pas plus d'intérêt pour les femelles que le témoin. Les réponses aux fruits sains et aux larves+milieu sont également très faibles, mais meilleures que celles aux larves lavées ou au témoin en ce qui concerne la proportion de visites du "tiers avant".

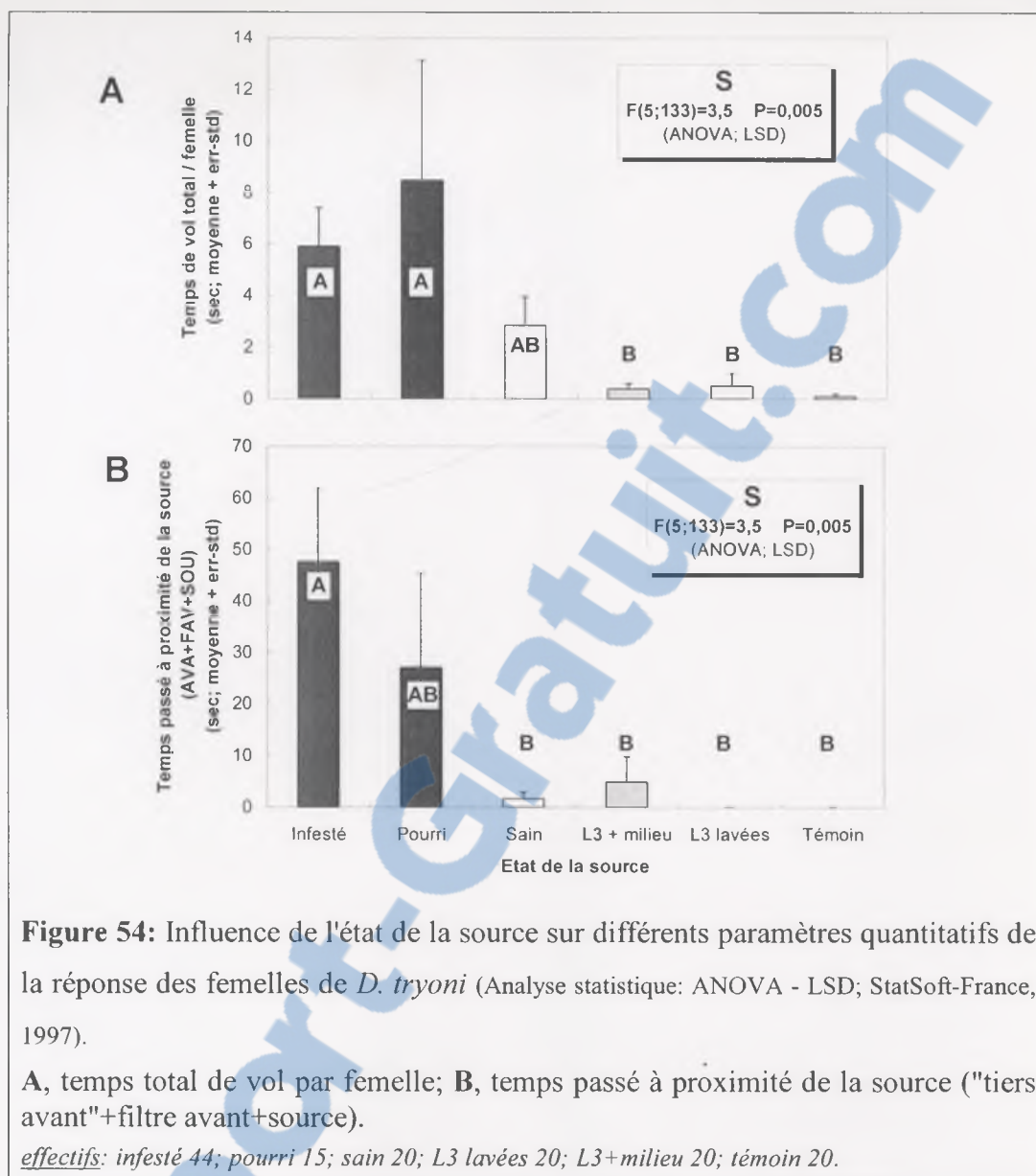
L'influence de l'état de la source sur les paramètres quantitatifs se révèle significative sur la durée totale de vol par femelle, ainsi que sur le temps passé à proximité de la source (temps cumulé de présence dans le "tiers avant", sur le filtre avant et sur la source).

Le temps de vol total (Figure 54-A) est plus long lorsque la source est constituée d'un fruit infesté ou pourri. Cette durée du vol en présence de fruits sains n'est pas différente ni de celle en présence de fruits infestés ou pourri ni de celle en présence de larves ou du témoin.

Les femelles passent plus de temps à proximité de la source lorsque celle-ci est infestée que lorsqu'elle est constituée d'un fruit sain, de larves (avec ou sans leur milieu d'élevage) ou d'un témoin (Figure 54-B). Le temps passé à proximité de la source en présence de fruits pourris n'est pas différent de celui obtenu avec des fruits infestés, des fruits sains, des larves ou le témoin.

L'état de la source ne présente pas d'influence sur le temps de latence et sur le temps de découverte de la source (Tableau 18).





**Tableau 18:** Influence de l'état de la source sur les modalités de l'attractivité. Variables quantitatives; pas d'effet significatif.

Etat de la source	Temps de latence	N	Temps de découverte de la source	N
Infesté	112,4 ± 23,840	32	297,5 ± 52,3	4
Pourri	36,2 ± 11,6	11	16,0 ± 0,0	1
Sain	46,8 ± 15,5	10	---	---
L3 + milieu	66,8 ± 29,5	5	---	---
L3 lavees	130,0 ± 0,0	1	---	---
Témoin	38,0 ± 0,0	1	---	---

## II – Analyse des composés volatils de Cucurbitaceae

### *A – Mise au point des conditions expérimentales*

Les composés volatils étant principalement des composés de faible masse moléculaire et de gammes de masses proches, les pas de programmation du four permettant la volatilisation la plus complète des molécules et minimisant au mieux la coélution des pics est de 1°C/mn de 50°C à 230°C.

Les quantités de substrat végétal mises à adsorber sont fixées à 10 g pour les fleurs et 100 g pour les fruits, ce poids étant la quantité minimale requise pour obtenir de nombreux pics bien distincts sur les chromatogrammes. Le temps d'adsorption optimal est de 2 heures: en-dessous, les composés détectés sont peu nombreux, et au-dessus, seule l'intensité des pics augmente mais de nouveaux composés ne sont plus détectés.

La comparaison des chromatogrammes obtenus avec les quatre différentes préparations des échantillons de citrouille et de courgette (avec ou sans sel, avec ou sans chauffage) permet d'opter pour une préparation sans sel mais avec chauffage à 37°C pendant toute la durée de l'adsorption. En effet, il semble que l'ajout d'une solution saline à la préparation, supposé désactiver les systèmes d'oxydation enzymatique (Buttery *et al.*, 1987a,b), inhibe ou favorise l'adsorption de certains composés volatils. Le léger chauffage (à 37°C) quant à lui favorise l'émission des composés volatils par le substrat végétal et permet d'accélérer leur adsorption sur la fibre SPME.

### *B – Analyses chimiques des Cucurbitaceae : broyats de fruits jeunes, moyens et mûrs non-infestés (=sains)*

Les composés identifiés chez les Cucurbitaceae saines sont principalement des alcools, des aldéhydes et des monoterpènes.

Suivant le stade phénologique de l'échantillon analysé, des différences sont observées (Tableau 19):

Certains composés sont absents ou en très faible proportion dans les fruits jeunes et apparaissent ou deviennent plus abondants au cours du mûrissement. C'est le cas de l'éther diéthylique qui est décelé uniquement dans la citrouille et la courgette mûres, ainsi que du cis-non-6-énal qui n'est retrouvé que dans la citrouille mûre. Le limonène absent de la citrouille et de la courgette jeunes, et présent en faible quantité dans la margoze, présente de fortes proportions dans les fruits mûrs de ces mêmes espèces (respectivement

9,5 , 38,8 , 15,5 %). Le nonanal voit son abondance relative augmenter légèrement dans la seconde phase du mûrissement du concombre et de la pastèque, et apparaît dans la citrouille quand celle-ci est mûre.

L'hexanal, présent en faible proportion dans le concombre jeune (3,6%) et moyen (1,2%), voit son abondance augmenter fortement dans le concombre mûr (37,9%).

D'autres composés sont présents en faible quantité dans tous les fruits (ou presque) à tous les stades phénologiques. L'éthylfurane et le pentylfurane se retrouvent dans tous les fruits sauf la margoze et à tous les stades phénologiques. L'hexanol est présent dans tous les fruits à tout stade.

D'autres composés voient leur abondance diminuer et certains disparaissent au cours du mûrissement. L'hexanal est présent en forte proportion dans la citrouille, la courgette et la pastèque jeunes, et voit son abondance diminuer avec le mûrissement pour atteindre un niveau bas dans ces mêmes fruits mûrs. C'est le cas également du trans-hex-2-énal dont la proportion diminue avec le mûrissement dans la citrouille, la courgette et le concombre, et qui disparaît dans la margoze mûre. L'hexa-2,4-diénaal est présent en faible proportion dans tous les fruits jeunes, n'est plus retrouvé dans le concombre moyen et disparaît également dans la citrouille et la margoze mûre.

Enfin, des composés ont des évolutions avec le mûrissement variables suivant le fruit considéré. Par exemple, l'abondance du oct-1-én-3-ol diminue dans la citrouille au cours du mûrissement, tandis qu'elle augmente entre la courgette jeune et la courgette mûre; en outre, ce composé est présent en faible quantité dans le concombre à tout stade phénologique mais est totalement absent de la pastèque et de la margoze. Le trans,cis-nona-2,6-diénaal est présent dans le concombre et la pastèque à tous les stades mais son abondance croît au cours du mûrissement de la pastèque alors qu'elle reste stable dans le concombre jeune et moyen et baisse dans le concombre mûr. Le nonanol est présent en forte proportion dans le concombre jeune et moyen et disparaît dans le concombre mûr, tandis que ce composé apparaît dans la pastèque moyenne et que son abondance est importante dans la pastèque mûre. La beta-ionone est présente en faible proportion dans la pastèque jeune et moyenne et en forte proportion dans la pastèque mûre (25,3%). Ce dernier composé est présent en outre en faible quantité dans tous les fruits (sauf la margoze) jeunes et moyens, mais disparaît dans la citrouille, la courgette et le concombre mûrs.



**Tableau 19:** Abondance relative (aire du pic / aire totale des pics) des composés volatils identifiés dans les différents échantillons de Cucurbitaceae.

Composés	M.M.	Fruits jeunes sains					Fruits moyens sains					Fruits mûrs sains					Fruits mûrs infestés		Fq
		citrouille	courgette	concombre	pastèque	margoze	citrouille	courgette	concombre	pastèque		citrouille	courgette	concombre	pastèque	margoze	citrouille	margoze	
éther diéthylique	74											6,8	4,1						2
acide acétique	60																23,4	2,9	2
éthanol	46			0,2			0,1					1,7	1,0		0,4	2,6	11,6	traces	8
acétate de cis-hex-3-énol	142	3,3	3,9	0,3	4,0		1,3	0,2		5,3				0,5					8
hexanol	102	2,0	5,6	2,6	4,4	0,5	1,4	0,2	0,6	1,7		2,3	1,4	0,2	1,2		3,9	1,5	15
cis-hex-3-énol	100					1,9							traces			traces	1,5	2,6	5
octan-3-ol	130	1,9		0,3			1,1		0,5			traces	traces						6
trans-hex-2-énol	100	1,7	1,2	0,4		0,8	0,5	0,2	0,4			1,1		0,5	1,9			1,7	11
cis-pent-2-énol	86					1,0													1
oct-1-én-3-ol	128	7,0	6,3	0,8			4,0	2,6	0,1			0,9	14,3	1,2					9
nonanol	144			12,6					11,0	0,2		traces			7,8				5
cis-non-3-énol	142											traces							1
trans-non-6-énol	142			1,5					1,0			traces							3
nona-3,6-diénoï	140											traces							1
trans,cis-nona-2,6-diénoï	140											traces							1
myrténol	152					1,5													1
phénylméthanol	108											traces							1
b-phényléthanol	122											traces							1
hexane	86											traces	traces						2
octane	114											traces	traces			traces			3
tridécane	184					1,0													1
cis-penta-1,3-diène	68	0,1		0,6		7,0	0,3	0,3		0,1		traces	1,5			7,4		20,0	10
g-terpinène	136											traces	2,1						2
b-myrcène	136											0,4	1,1			traces		traces	4
limonène	136				1,5	2,7						9,5	38,8			15,5	25,0	24,0	7
dolcymène	134												3,7						1
acétaldéhyde	44			1,6			1,0		1,3	0,1		4,1	traces	1,3	1,0				8
propanal	58			1,8		1,1	0,9		1,0			traces		0,8					6
3-méthyl butanal	82			0,2					0,1	0,6					0,3				4
hexanal	100	14,7	9,0	3,6	48,4		18,6	2,2	1,2	29,5		1,1	traces	37,9	3,4			traces	13
benzaldéhyde	106					6,3						traces							2
2-hydroxybenzaldéhyde	122											traces							1
nonanal	142			0,7					0,5	0,9		4,2		1,6	2,3				6
trans-but-2-énal	70					0,6													1
trans-pent-2-énal	84			0,5		1,8			0,4	0,4		traces			0,2				6
trans-hex-2-énal	98	33,9	37,5	6,6	3,3	38,0	39,6	83,6	5,7	4,4		10,7	10,8	4,3	1,6			8,0	14
cis-hex-3-énal	98					0,9												traces	2
cis-non-6-énal	140											7,3							1
déc-2-énal	154			6,8					8,8	2,4					10,0				4
hexa-2,4-diéнал	96	1,6	0,2	0,6	0,7	0,9	2,3	2,0		0,7				0,8	0,7				10
hepta-2,4-diéнал	110	0,4		0,5			1,1		0,9										4
trans-non-2-énal	140											0,9							1
trans,cis-nona-2,6-diéнал	138			10,8	0,1				13,1	1,4		1,5		6,1	5,1				7
acétate d'éthyle	88												traces						1
2-méthylfurane	82												0,9	0,8	0,2	1,4		1,4	5
2-éthylfurane	96	0,1	1,6	0,9	0,7	0,2	0,7	0,2	0,3	4,7		traces	traces	1,3	0,1				13
2-pentylfurane	138	0,5	4,7	0,3	2,3		0,8	0,7	0,2	1,1		traces	traces	1,2	0,8				12
acétone	58											0,2	traces						2
octan-3-one	128											2,1	3,1						2
beta-ionone	192	0,2	0,2	0,2	0,0		0,8	0,1	0,5	2,7					25,3				9

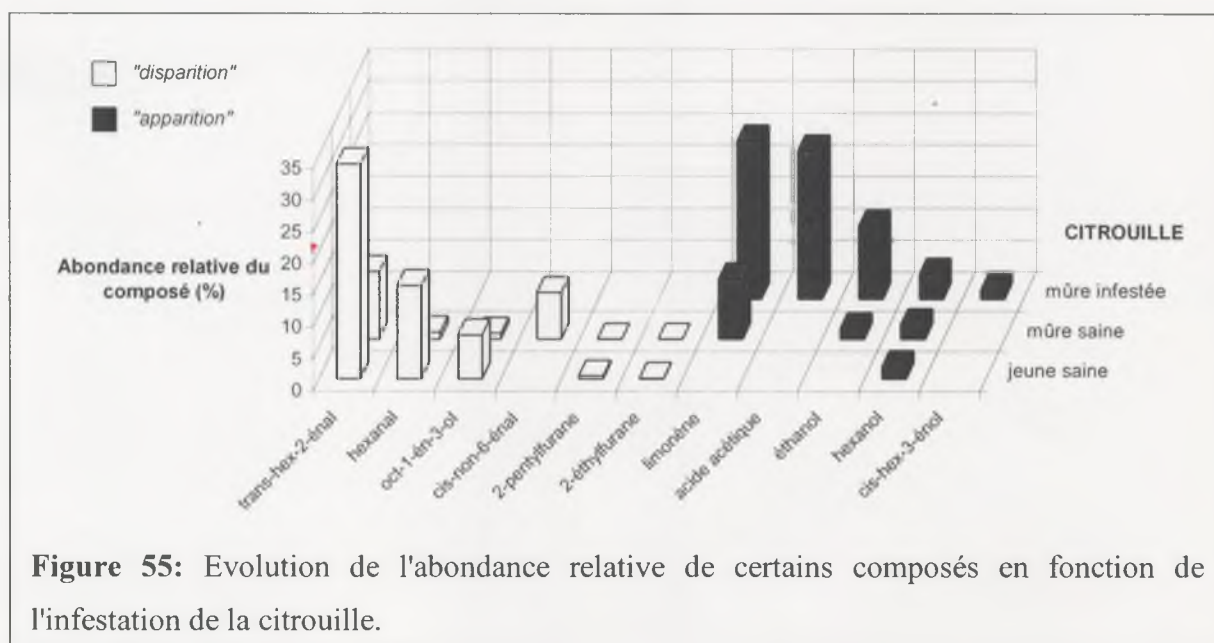
Composés classés par famille; MM, masse molaire; Fq, fréquence d'observation du composé dans les échantillons.

Les composés communs aux maximum d'échantillons de Cucurbitaceae non-infestées sont principalement des composés en C6 (hexanol, hexénol, hexanal, hexéna1 et hexadiéna1) qui sont universellement responsables de l'odeur "verte" (ou "Green Leaf Volatiles") (Visser & Avé, 1978), ainsi que le 2-éthylfurane et le 2-pentylfurane.

### *C – Analyses chimiques des Cucurbitaceae : comparaison fruits mûrs infestés/non-infestés*

De la même manière que le mûrissement, l'infestation et la dégradation des fruits par les larves de *B. cucurbitae* provoque des modifications du profil odorant des échantillons (Tableau 19; Figures 55 et 56):

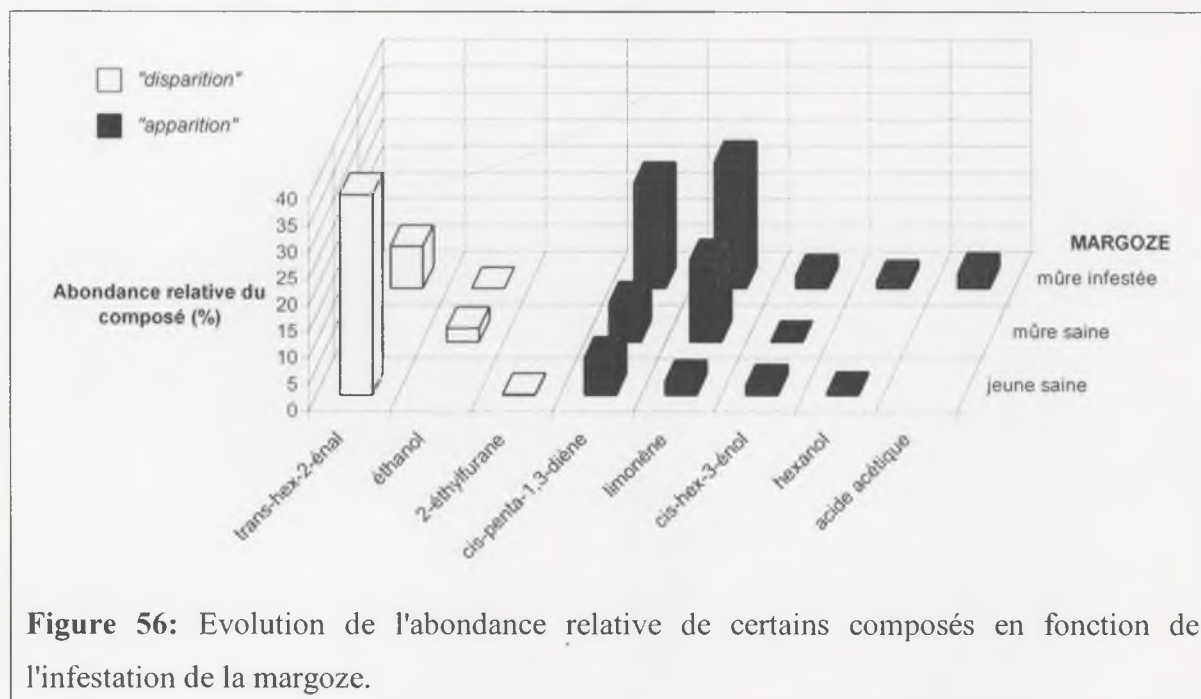
Des composés absents ou présents en faible proportion dans les fruits sains apparaissent ou voient leur importance augmenter dans les fruits infestés (*cf.* "apparition" dans les Figures 55 et 56). C'est le cas de l'acide acétique qui se retrouve dans la citrouille et la margoze infestées (à 23,4 et 2,9 % respectivement). C'est la cas également du limonène, de l'hexanol et du cis-hex-3-énol dans la citrouille et la margoze, ainsi que de l'éthanol dans la citrouille (Figure 55) et du cis-penta-1,3-diène dans la margoze (Figure 56).



**Figure 55:** Evolution de l'abondance relative de certains composés en fonction de l'infestation de la citrouille.

A l'opposé, certains composés peuvent voir leur importance diminuer et leur importance relative peut devenir nulle par rapport à d'autres composés qui sont devenus prédominants

(cf. "disparition" dans les Figures 55 et 56). C'est le cas du trans-hex-2-énal dont l'importance relative devient nulle dans la citrouille infestée et diminue dans la margoze infestée. Le 2-éthylfurane et le 2-pentylfurane qui étaient présents dans la citrouille à tout stade phénologique voient leur importance relative devenir nulle dans les fruits infestés. C'est le cas également de l'hexanal, du cis-non-6-énal et de l'oct-1-én-3-ol dans la citrouille infestée.





### III – Discussion et Conclusion

Les femelles de *P. fletcheri* montrent une forte attraction vers des fruits infestés (70% d'atterrissage sur la source), ainsi qu'une attraction moyenne vers des fruits pourris et des fruits sains (38 et 28% d'atterrissage respectivement). Par contre, aucune découverte de la source n'est enregistrée lorsque celle-ci est constituée de larves hôtes lavées à l'eau. Il semble donc que les synomones du fruit et les synomones induites par la consommation des fruits par les larves (SIH) soient responsables de l'attraction des femelles du parasitoïde.

L'espèce du fruit influence le taux de découverte lorsque le fruit est infesté. C'est la citrouille qui attire le plus les femelles de *P. fletcheri* (91% d'atterrissage sur la source), suivie de la courgette et du concombre (75 et 73% d'atterrissage respectivement) puis de la margoze et de la pastèque (56 et 45% respectivement).

Les plus fortes réponses sont obtenues lorsque les sources sont constituées de fruits infestés, c'est-à-dire renfermant à la fois des odeurs propres au végétal et des odeurs dues à la présence des larves hôtes dans le fruit et à la dégradation de celui-ci par les larves (féces des larves, substances de dégradation du fruit). Cependant, des réponses significatives sont également obtenues lorsque la source ne contient que des signaux d'origine végétale, ce qui signifie que les femelles utilisent une combinaison des odeurs émises par les plantes-hôtes des mouches des fruits et de celles issues des changements intervenant dans le milieu en raison de la présence des larves hôtes.

Une étude sur un autre Opiinae, *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), parasitoïde de *Bactrocera dorsalis* (Hendel), montre que les femelles de cette espèce sont très attirées par des composés de fermentation des fruits (Greany *et al.*, 1977), principalement l'acétaldéhyde, l'éthanol et l'acide acétique. Bien que ces composés soient typiquement issus de la fermentation, *D. longicaudata* semble les utiliser pour localiser ses hôtes. Considérant le nombre d'espèces de Tephritidae hôtes de ce parasitoïde et la gamme encore plus grande de fruits hôtes de ces Tephritidae, les produits de fermentation pourraient constituer des indicateurs assez fiables de la présence d'un hôte potentiel. En outre, ces auteurs observent au champ les femelles de ce parasitoïde sondant uniquement dans des fruits en décomposition. Après inspection, la plupart des fruits visités contenaient une larve hôte. Outre des composés de fermentation, ces femelles doivent donc utiliser d'autres signaux pour découvrir un hôte. En effet, Cheng *et al.* (1992) montrent que les

femelles de ce parasitoïde sont attirées par des larves-hôtes seules ou par des fruits infestés. Il est donc probable que ce parasitoïde utilise à la fois des signaux chimiques issus de la fermentation des fruits et des signaux liés à la présence des larves hôtes (féces). Cheng *et al.* (1992) montrent que les femelles d'une autre espèce, *Psytalia incisi* (Sily), également parasitoïde de *B. dorsalis*, répondent non seulement à des odeurs de fruits en décomposition, infestés ou non, mais également à des odeurs de fruits sains; ces femelles sont moins attirées par des larves hôtes seules. Les femelles de *P. fletcheri* semblent plutôt utiliser le même type de signaux que *P. incisi*, puisqu'elles ne répondent pas à des larves hôtes seules mais répondent significativement à des fruits sains.

La différence entre les réponses des femelles de *P. fletcheri* aux fruits infestés et non-infestés s'accroît au fur et à mesure que l'on se rapproche de la ponte. Cela pourrait indiquer une importance croissante des SIH (ou d'autres signaux liés à l'hôte) par rapport aux synomones lorsque l'on se rapproche de la source. Les comportements directement liés à la ponte, comme le sondage, sont principalement observés lorsque le fruit est infesté.

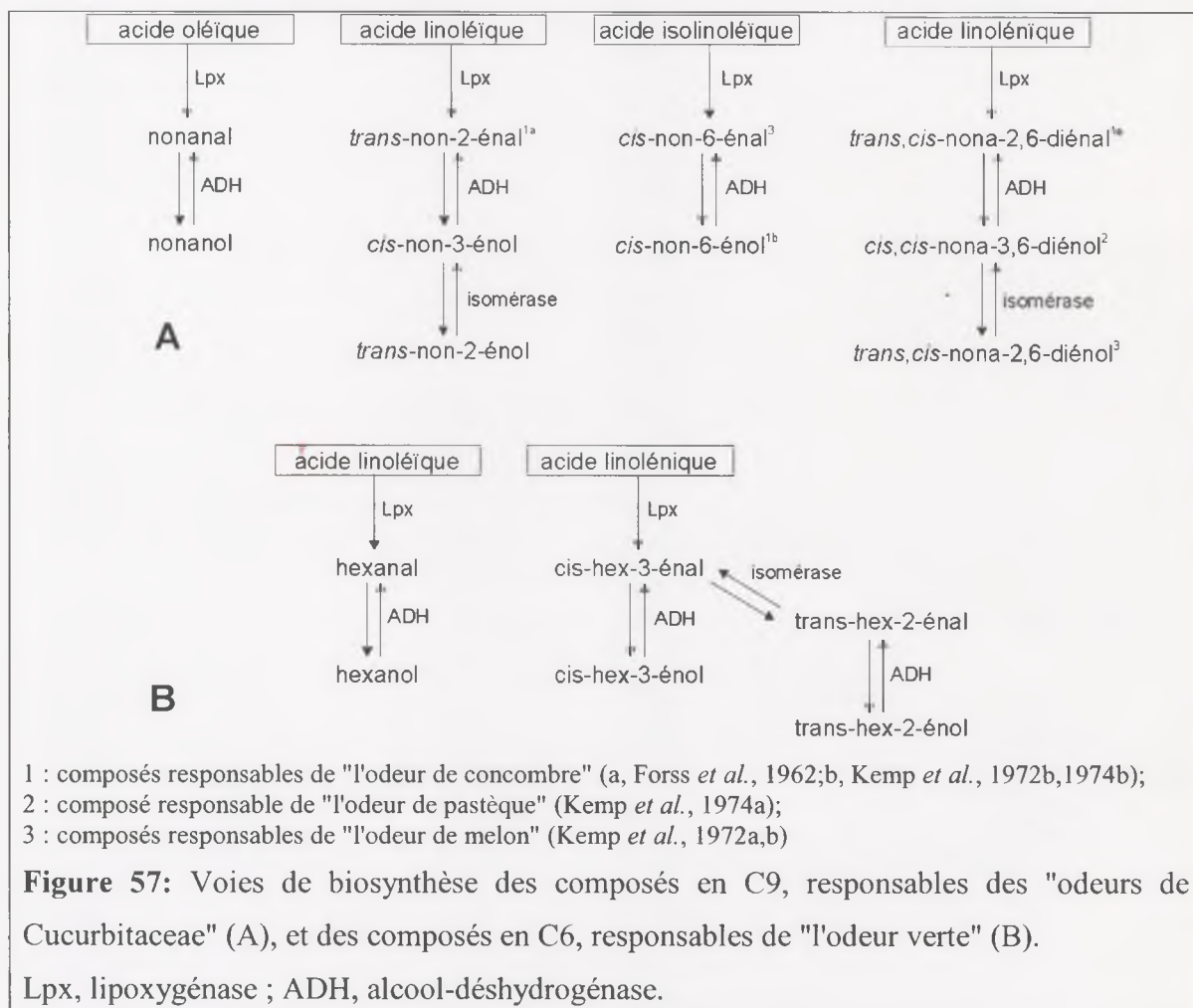
La détectabilité de ces signaux chimiques est très importante dans la localisation de l'hôte. De nombreux terpénoïdes, phénols aromatiques, alcools, aldéhyde, etc. de masse moléculaire comprise entre 100 et 200 se volatilisent facilement lorsqu'ils sont exposés à l'air et sont donc libérés lorsque les tissus végétaux sont endommagés. Les plantes intactes libèrent également de tels composés par des stomates ouverts, par la cuticule des feuilles ou par les parois glandulaires, mais le taux d'émission est beaucoup plus faible que lorsque la plante est blessée. Par le passé, l'identification des volatils des plantes passait par des extractions, nécessitant le broyage et la macération du matériel végétal. La technique du "headspace" a été développée afin de collecter les composés volatils émis par la plante sans ce broyage et cette macération.

Les composés volatils des plantes peuvent être classés en deux catégories: composés généraux ou composés spécifiques. Les composés les plus communément rencontrés sont les "Green Leaf Volatiles" responsables de l'odeur verte (Visser & Avé, 1978). Ce sont des alcools ou des aldéhydes à 6 carbones (Tableau 20), ainsi que leurs dérivés, des acétates principalement. Ils sont en général produits par oxydation des acides gras présents dans les parties vertes (Hatanaka, 1993).

**Tableau 20:** Composés responsables de l'odeur verte ("Green Leaf Volatiles").

Alcools	Aldéhydes
cis-hex-3-énol	cis-hex-3-énal
trans-hex-2-énol	trans-hex-2-énal
hexanol	hexanal
+ cis-hex-3-ényl acétate	

L'abondance relative des différents composés responsables de l'odeur verte peut être spécifique à une plante donnée. Des insectes sont capables de percevoir ces variations spécifiques et les utilisent pour distinguer des plantes-hôtes de plantes non-hôtes (Visser & Avé, 1978). La majorité des plantes produisent également des composés volatils caractéristiques du taxon. Ainsi, dans les Cucurbitaceae se retrouvent des composés de l'odeur verte, mais également des composés propres à cette famille végétale et qui sont responsables de l'odeur de "concombre" (Forss *et al.*, 1962): ce sont des composés à 9 carbones. Dans cette famille, d'autres composés sont responsables de l'odeur de "pastèque" et de "melon" (Kemp *et al.*, 1972a,b, 1974a). Tous ces composés sont des produits dérivés de la transformation des acides gras en C18 saturés, mono- et bi-insaturés (Figure 57).





Les dommages causés par les insectes stimulent l'émission de composés volatils. Certains composés chimiques émis uniquement lorsque le fruit est consommé par des larves hôtes pourraient donc déclencher le "hovering" et l'atterrissage, le sondage (Figure 48) étant probablement lié à des stimuli gustatifs et mécaniques tels que les vibrations ou les sons émis par les larves. En effet, une étude des stimuli impliqués dans la détection de l'hôte chez les femelles de *D. longicaudata* montre que ces dernières répondent à des vibrations artificielles par des sondages non-aléatoires (Lawrence, 1981).

La découverte de la source par les femelles de *P. fletcheri* semble obéir à un processus en 2 étapes: les synomones pourraient être responsables du vol orienté vers la source et des composés liés à la présence des hôtes dans le fruit (SIH) déclencheraient l'atterrissage sur le site de ponte potentiel.

Binder *et al.* (1989) ont analysé les composés volatils des tiges et des fruits de margoze lors d'une étude de l'attractivité de ce fruit pour la mouche du melon, *B. cucurbitae*. Ces auteurs n'ont pas utilisé la méthode de « headspace » mais une extraction des composés volatils par solvant (acétone puis éther). Ils ont mis en évidence 36 composés dans les fruits de margoze, dont les majoritaires sont le myrténol, le cis-pent-2-énol, le trans,trans-nona-2,4-diéanal, le phényl-méthanol, l'hexanol, le trans-hex-2-éanal, le cis-hex-3-énol, et l'hexanal. Les composés volatils obtenus par extraction à l'acétone sont fortement attractifs pour la mouche du melon. Hormis le phényl-méthanol, tous les composés identifiés par ces auteurs sont retrouvés dans nos analyses chimiques. Il est possible que les femelles de *P. fletcheri* répondent aux mêmes composés que leur hôte, comme cela est démontré chez *Diadromus pulchellus* Wesm. et son hôte la teigne du poireau *Acrolepiopsis assectella* Zell. (Lecomte & Thibout, 1981, 1986) et chez *Diaeretiella rapae* M'Intosh et ses hôtes, des pucerons des crucifères (Read *et al.*, 1970). A longue distance, la femelle de parasitoïde pourrait se servir des mêmes signaux olfactifs que son hôte pour localiser l'habitat de celui-ci. Ce type de comportement permettrait à la femelle de localiser facilement une zone où elle a de fortes probabilités de rencontrer des hôtes.

Les réponses obtenues en tunnel de vol avec les femelles de *P. fletcheri* sont remarquables (jusqu'à 91% d'atterrissage sur la source avec la citrouille infestée). Ces résultats ne sont pas similaires à ceux obtenus par Messing *et al.* (1996) sur le comportement de femelles de *P. fletcheri* en tunnel de vol. Ces auteurs observent

simultanément 25 femelles soumises à un choix entre de l'air inodore et une source d'odeur (concombre frais, citrouille pourrie, citrouille pourrie+odeur de feuille+fausse feuille). Ils enregistrent la totalité des atterrissages, tapotements antennaires, et sondages réalisés par les 25 femelles pendant 30 min. Ils calculent le temps passé par l'ensemble des femelles en position de "hovering". Ils obtiennent la meilleure attraction lorsque la source est constituée de citrouille pourrie+odeur de feuille+fausse feuille avec 1807 secondes de hovering, 37,5 atterrissages, 84,9 tapotements antennaires et 2,5 sondages. Ces résultats sont difficilement comparables avec ceux présentés ici, puisqu'ils concernent des groupes de femelles et non des femelles individuelles. Cependant, lorsque ces auteurs testent l'odeur de concombre frais, ils n'observent aucun atterrissage sur la source, alors que nos résultats montrent 27,5% d'atterrissage sur des fruits "sains" suivis systématiquement par des tapotements antennaires. La faible réponse des femelles de *P. fletcheri* à l'odeur de concombre frais dans l'expérience de Messing *et al.* (1996) peut provenir des conditions expérimentales différentes de celles de la présente étude.

Les résultats obtenus avec les femelles de *D. tryoni* nous permettent seulement d'avancer quelques hypothèses quant au comportement de recherche de l'hôte par ce parasitoïde.

Les fruits infestés, pourrissants ou sains pourraient stimuler le comportement de vol (pourcentage d'envol et durée totale du vol par femelle) des femelles de *D. tryoni*. Le temps passé à proximité de la source est le plus long lorsque celle-ci est infestée. Contrairement à *P. fletcheri*, les fruits sains ne déclenchent aucun atterrissage sur la source chez les femelles de *D. tryoni*. Ceci semble indiquer que les composés émis par un végétal sain n'interviennent pas dans le processus de localisation de l'hôte par ce parasitoïde, mais que des composés issus de la dégradation du fruit en présence ou non de larves hôtes pourraient être utilisés.

Les méthodes utilisées dans notre étude du comportement de recherche de l'hôte par *D. tryoni* ne sont probablement pas optimales. Il semble que le vol des femelles de cette espèce soit très différent de celui des femelles de *P. fletcheri*. Un flux d'air tel qu'il est appliqué pour *P. fletcheri* paraît immobiliser les femelles de *D. tryoni*. Messing *et al.* (1997) ont montré que, lorsque le vent est appliqué de façon intermittente, les femelles de *D. longicaudata* présentent une activité de vol plus importante à la fois pendant les périodes ventilées et pendant les périodes de calme. De plus, l'activité de vol pendant les

périodes calmes augmente avec la vitesse du vent. Chez ce parasitoïde, le vol est stimulé lorsque la vitesse du vent est inférieure à  $0,4 \text{ m.s}^{-1}$  mais il est inhibé lorsqu'elle atteint les  $0,8 \text{ m.s}^{-1}$ . Or, un flux d'air constant de  $0,13 \text{ m.s}^{-1}$  était appliqué pendant nos expérimentations avec *P. fletcheri* et *D. tryoni*. Nous pouvons donc penser que *D. tryoni* est davantage sensible au vent que *D. longicaudata* et *P. fletcheri*. Ainsi, un système de ventilation intermittente doit être testé afin de préciser si le tunnel de vol doit être conservé ou écarté pour l'étude de la sélection de l'hôte chez *D. tryoni*.

Il serait intéressant de tester également la possibilité de synergie entre des stimuli olfactifs et visuels en tunnel de vol. En effet, des expériences en grande cage non-ventilée avec des stimuli visuels (demi-sphères colorées) couplés à des stimuli olfactifs ne montrent aucune attraction pour des femelles de *D. tryoni*. L'association de ces stimuli avec un flux d'air pourrait favoriser la perception des stimuli et permettre aux femelles de localiser la source d'odeurs. Il faudrait également étudier la préférence des femelles de *D. tryoni* pour différentes espèces de fruits hôtes de *C. capitata*. En effet, parmi toutes les plantes attaquées par cette mouche des fruits, il est probable que *D. tryoni* montre une préférence pour certains fruits, en fonction notamment de leur couleur, de leur taille et/ou de leur forme. D'ailleurs, il est facile de constater une certaine convergence de ces caractères chez certains fruits-hôtes de *C. capitata*; par exemple, le café, l'élengi, le piment, la cerise du Brésil, la cerise à côte, le goyavier de Chine, etc. sont tous de petite taille et à tendance plutôt rouge. Ces caractères pourraient constituer une base de départ pour analyser l'attraction des femelles de *D. tryoni*.



**DISCUSSION GENERALE**

**PERSPECTIVES**

## CARACTERISTIQUES BIOTIQUES DES DEUX ESPECES DE PARASITOÏDES

Les deux parasitoïdes étudiés appartiennent à deux complexes tritrophiques différents. *P. fletcheri* s'attaque à la mouche du melon *B. cucurbitae*, dommageable aux cultures de Cucurbitaceae. *D. tryoni* s'attaque à la mouche méditerranéenne *C. capitata*, ravageur des fruits de diverses familles. Les travaux présentés dans la Première Partie confirment qu'il s'agit d'endoparasitoïdes larvo-pupaux, koïnobiontes et dont les femelles sont pro-synovigéniques. Ce sont des parasitoïdes solitaires, puisqu'un seul descendant est produit par hôte.

Les résultats sur le potentiel biotique seront utiles d'une part à l'optimisation des méthodes d'élevage et d'autre part au choix d'un état physiologique des femelles favorable pour les lâchers. Les femelles des deux espèces vivent entre 10 et 20 jours et pondent principalement entre le 3<sup>ème</sup> et le 10<sup>ème</sup> jour après leur émergence. La fécondité réalisée a été estimée à  $31,7 \pm 6,3$  descendants par femelle pour *P. fletcheri* et à  $49,2 \pm 9,4$  pour *D. tryoni*. Les femelles de *P. fletcheri* vivent plus longtemps si elles sont privées d'hôtes, alors que chez *D. tryoni*, aucun effet de la ponte sur la longévité des femelles n'a été mis en évidence. D'après l'ensemble des résultats obtenus sur les deux espèces, la durée d'exploitation d'une cage de parasitoïdes pourrait être fixée à 10 jours pour une productivité optimale.

Les résultats de biologie du développement permettent de connaître les exigences thermiques de chacune des espèces et ainsi d'adapter la température de l'élevage afin de produire des parasitoïdes en conditions optimales. La connaissance de ces exigences permettra également une meilleure sélection des sites de lâcher et une optimisation des chances d'acclimatation.

Les différentes caractéristiques biologiques des deux espèces de parasitoïdes semblent indiquer qu'ils pourraient constituer de bons auxiliaires dans un programme de lutte biologique contre les mouches des fruits :

Les adultes présentent une longévité assez grande. Leur fécondité est assez faible mais la période de ponte est longue, ce qui permet aux parasitoïdes de disperser leur descendance dans l'espace et dans le temps et d'éviter ainsi la compétition intra-spécifique. La gamme de température autorisant le développement préimaginal de ces parasitoïdes est en adéquation partielle avec celle de leur hôte respectif. Ainsi, les populations de parasitoïdes pourront se développer dans la plupart des zones où leur hôte est présent, mais leur développement sera

limité dans les zones de basse altitude. Le rythme nycthéméral d'oviposition des femelles est synchronisé avec le rythme de prénymphose de leurs larves hôtes. La prénymphose étant précédée par la migration des larves vers la périphérie du fruit, celles-ci se trouvent dans une position accessible aux ovipositeurs des femelles de parasitoïdes au moment où ces dernières sont en pleine activité de ponte.

#### **ROLE DES ANTENNES ET DE L'OVIPOSITEUR DANS LE PROCESSUS DE SELECTION DE L'HOTE**

L'ovipositeur intervient surtout dans les dernières étapes de ce processus, au niveau de la sélection finale et de la reconnaissance de l'hôte juste avant la ponte. Les antennes semblent intervenir dans toutes les étapes précédentes, de la sélection de l'habitat de l'hôte jusqu'à la détection de l'hôte. Lorsque ces parasitoïdes parviennent sur un substrat de ponte potentiel, se déroule une séquence comportementale peu variable : la femelle effectue des déplacements rapides, marqués par des arrêts fréquents et tapote la surface du substrat avec ses antennes. Lors de ces tapotements, ce sont les derniers articles du fouet qui entrent en contact avec le substrat. Les soies sensorielles (probablement mécanoréceptrices) plus nombreuses que sur les autres articles observées à l'extrémité du fouet, ainsi que les sensilles placodes (chimioréceptrices) pourraient permettre à la femelle de recevoir des informations sur la localisation de la larve hôte dans le substrat. Ces tapotements peuvent être suivis d'un sondage du substrat avec l'ovipositeur. Lors de ce sondage, ce sont d'abord les mécanorécepteurs qui doivent entrer en jeu afin d'indiquer à la femelle si son ovipositeur a traversé le tégument d'un hôte potentiel. Interviennent ensuite les récepteurs gustatifs qui vont identifier avec certitude la convenance de l'hôte. A ce moment pourraient être impliqués des kairomones de l'hémolymphe de la larve qui déclencheraient le dépôt d'un œuf.

#### **ROLE DES SYNONOMES, DES SIH ET DES KAIROMONES DANS LE PROCESSUS DE LOCALISATION DE L'HOTE**

Après son émergence, la femelle d'un parasitoïde est contrainte à rechercher un environnement convenable dans lequel elle aura la possibilité de localiser un hôte (Salt, 1935). Lors de ces deux phases de sélection de l'hôte interviennent des stimuli chimiques et physiques (Laing, 1937). Les composés chémiochimiques importants dans le processus de localisation de l'hôte peuvent être produits à différents niveaux du complexe tritrophique :



✚ Les composés volatils émis par la plante intacte ou blessée (synomones) sont des signaux importants dans la localisation de l'habitat de l'hôte (Monteith, 1955; Monteith, 1958; Arthur, 1962; Read *et al.*, 1970; Shahjanhan, 1974; Nettles, 1979, 1980; Elzen *et al.*, 1983; Nordlund *et al.*, 1985; McAuslane *et al.*, 1991).

✚ La présence de l'hôte dans la plante provoque l'émission de différentes odeurs, appelées SIH (Synomones induites par l'Herbivore). Ces composés sont souvent utilisés à longue distance pour localiser l'habitat de l'hôte (Vinson, 1975; Roth *et al.*, 1982; Loke *et al.*, 1983; Turlings *et al.*, 1990, 1991; Turlings & Tumlinson, 1991; Guerrieri *et al.*, 1993; Du *et al.*, 1996; Ngi-Song *et al.*, 1996; Powell *et al.*, 1998; Potting *et al.*, 1999). Ils ont la particularité d'être facilement détectables mais également très fiables comme indicateurs de la présence d'un hôte et permettent donc aux parasitoïde de contourner le problème de fiabilité-détectabilité des informations olfactives.

✚ Les kairomones de l'hôte lui-même (féces, sécrétions salivaires, substances cuticulaires) interviennent en général lors de la sélection, de la reconnaissance de l'hôte et de l'oviposition (lorsque le parasitoïde a déjà découvert l'habitat de son hôte) (Vinson & Lewis, 1965; Hendry *et al.*, 1973; Vinson *et al.*, 1975; Tucker & Leonard, 1977; Roth *et al.*, 1978; Sauls *et al.*, 1979; Nordlund & Sauls, 1981; Strand & Vinson, 1982; Thompson *et al.*, 1983; Nordlund & Lewis, 1985). Elles sont utilisées également par quelques parasitoïdes lors de la recherche de l'hôte (Lecomte & Thibout, 1986; Turlings *et al.*, 1991; Ngi-Song & Overholt, 1997); dans ce cas, les composés concernés sont des substances volatiles, présentes dans les féces larvaires, que le parasitoïde peut percevoir à distance.

✚ Certains ravageurs déposent des substances chimiques sur la plante lors de l'oviposition (HMP: Host Marking Pheromone, ou ODP: Oviposition Detering Pheromone) et des parasitoïdes utilisent ces phéromones pour localiser leur hôte. Il s'agit principalement de parasitoïdes d'œufs (Prokopy & Webster, 1978; Roitberg & Lalonde, 1991; Boller *et al.*, 1994), mais cela est observé également chez un parasitoïde de larves (Hoffmeister & Gienapp, 1999). Certains parasitoïdes peuvent utiliser les phéromones émises par les adultes de l'hôte (phéromones d'aggrégation, phéromones sexuelles) (Mitchell & Mau, 1971; Noldus, 1989; Hedlund *et al.*, 1996; Couty *et al.*, 1999).

La présente étude de l'écologie comportementale des femelles de *P. fletcheri* met évidence l'importance des synomones végétales dans la localisation de l'hôte. La séquence résultant dans la découverte d'un hôte pourrait être la suivante: à longue distance, la femelle est attirée par un bouquet d'odeurs végétales provenant de fruits sains ou en décomposition

(synomones). Au fur et à mesure que celle-ci progresse vers une parcelle, les signaux les plus fiables comme indicateurs de la présence de l'hôte (SIH) sont de plus en plus détectables. Des composés peu ou pas volatils liés à l'hôte lui-même (kairomones) doivent intervenir lors des étapes finales du parasitisme (détection, reconnaissance et acceptation de l'hôte).

L'utilisation progressive des différents stimuli composant le complexe permettrait à la femelle de contourner le problème de fiabilité-détectabilité des signaux perçus.

Nous avons démontré dans cette étude que les larves hôtes lavées à l'eau ne sont pas attractives pour les femelles des deux espèces de parasitoïdes étudiées. La même observation a été faite chez un parasitoïde de spécificité comparable à celle de *P. fletcheri*: *Tribliographa rapae* W. (Figitidae), parasitoïde de la mouche du chou *Delia radicum* L. (Anthomyiidae) (Neveu-Bernard-Griffiths, 1998). Les hôtes de ces deux parasitoïdes étant cachés dans le substrat de développement, les kairomones qu'ils émettent ne sont pas détectables à distance, et leur influence éventuelle ne doit intervenir qu'à très courte distance, lorsque le parasitoïde a localisé le végétal infesté, lors la reconnaissance et l'acceptation de l'hôte.

Les synomones (composés dérivés des plantes) auxquelles les parasitoïdes sont exposés durant leur vie préimaginale peuvent influencer leur comportement imaginal. Par exemple, *Microplitis demolitor* (Wilkinson) élevé sur *Heliothis zea* (Boddie), lui-même élevé sur hôte végétal naturel répondra à ce végétal infesté, mais n'y répondra pas si les chenilles de ce dernier sont élevées sur milieu artificiel (Hérard *et al.*, 1988). Il est évident dans ce cas que des dérivés chimiques, végétaux sont présents dans le cocon de l'hôte, et que le contact du parasitoïde avec ces composés pendant la nymphose et l'émergence augmenterait la réponse de l'adulte à certaines odeurs végétales. Monge & Cortesero (1996) ont montré, chez *Eupelmus vuiletti* Crw. (Eupelmidae) et *Dinarmus basalis* Rond. (Pteromalidae), deux parasitoïdes de la bruche *Bruchidius atrolineatus* (Pic), que la réponse au complexe plante infestée / hôte n'est pas fixée génétiquement, mais qu'un apprentissage pré-imaginal est nécessaire à l'établissement d'une sensibilité des adultes aux volatils du complexe. Ce phénomène d'expérience préimaginale est appelé par Corbet (1985) "hypothèse d'héritage chimique" (en anglais "chemical legacy hypothesis").

Les forts taux de découverte de la source obtenus pour *P. fletcheri* en tunnel de vol pourraient être dus au fait que son hôte est élevé sur milieu naturel (en l'occurrence la courgette). Ainsi, les femelles naïves car sans aucun contact avec des fruits de Cucurbitaceae depuis



l'émergence ni aucune expérience de ponte pourraient, en fait, avoir eu une expérience préimaginale comme l'avaient déjà noté Hérard *et al.* (1988) chez un autre Braconidae.

Dans le même sens, les faibles taux de réponses obtenus avec *D. tryoni* pourraient résulter de l'absence d'expérience préimaginale, son hôte étant élevé sur milieu artificiel. Il serait intéressant de tester cette hypothèse en élevant *C. capitata* pendant plusieurs générations sur plusieurs espèces de fruits hôtes et en testant à nouveau la réponse de *D. tryoni* aux synomones.

Les réponses des femelles de *P. fletcheri* à des stimuli odorants des différents niveaux trophiques répondent en partie au modèle de Vet & Dicke (1992) (*cf.* Objectifs de la thèse). En effet, une forte attraction des femelles vers la source est constatée lorsque celle-ci renferme des synomones (fruits "sains" et fruits "pourris") et surtout des SIH (fruits infestés). L'influence des kairomones sur l'orientation vers la source est nulle. Il est probable que des kairomones puissent intervenir lors de la détection de l'hôte, étape non-étudiée dans cette thèse. Ainsi, comme décrit par l'hypothèse de Vet & Dicke (1992), les femelles de ce parasitoïde dont l'hôte s'attaque à une famille végétale (Cucurbitaceae) semblent utiliser largement les informations provenant du premier niveau trophique, celles-ci, compte tenu de la spécificité de *B. cucurbitae*, étant à la fois facilement détectables et de bons indicateurs de la présence potentielle d'un hôte.

Considérant le temps moyen passé par les femelles de *D. tryoni* à proximité de la source, il apparaît que les fruits infestés attirent plus les femelles que les fruits sains ou les larves hôtes lavées à l'eau. Cette réponse suggère que les femelles de ce parasitoïde utilisent des odeurs provenant du complexe hôte-plante (SIH), et non des synomones ou des kairomones, pour localiser l'habitat de l'hôte. En effet, son hôte étant polyphage, les informations provenant des fruits ne sont pas de bons indicateurs de la présence potentielle d'un hôte. Le rôle important des kairomones évoqué par le modèle de Vet et Dicke ne semble pas intervenir dans le processus de localisation d'un hôte dissimulé dans un fruit. Cependant, comme chez *P. fletcheri*, ces composés pourraient intervenir dans les étapes finales du parasitisme, telles que la détection et la reconnaissance de l'hôte.

Une comparaison des stratégies de recherche de l'hôte de deux espèces de parasitoïdes dont les hôtes diffèrent de par leur spécificité a également été réalisée par van Baaren & Nénon (1996). Ces auteurs étudient l'influence des stimuli olfactifs de différents niveaux trophiques sur le comportement de deux espèces de parasitoïdes spécifiques, *Epidinocarsis lopezi* De Santis et *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), la première parasitant la



cochenille du manioc, spécifique au manioc, et la deuxième parasitant la cochenille des agrumes *Planococcus citri* (Risso), polyphage. Les femelles de *E. lopezi* sont attirées par les odeurs du manioc (synomones) et par du manioc infesté par l'hôte (S+SIH), tandis que les femelles de *L. dactylopii* sont attirées par des SIH mais pas par les synomones de la plante (*Poinsettia*). Ainsi, ces deux espèces de parasitoïdes répondent à différents stimuli olfactifs suivant le modèle de Vet & Dicke (1992).

## PERSPECTIVES

La manipulation du comportement des parasitoïdes à l'aide de sémiochimiques est considérée par de nombreux auteurs comme un moyen d'améliorer l'efficacité des lâchers inondatifs d'ennemis naturels (Vinson, 1977; Nordlund *et al.*, 1981; Wall, 1984; Powell, 1986), mais peu de tentatives concrètes ont été menées dans ce domaine jusqu'à maintenant.

La performance de ces auxiliaires au champ peut être améliorée par des modifications environnementales, afin de retenir les parasitoïdes dans la zone ciblée et d'optimiser les comportements de recherche et d'attaque (Altieri *et al.*, 1981). Dans une telle perspective, il est important de comprendre les rôles respectifs des différents signaux impliqués dans la séquence comportementale de recherche de l'hôte. Une fois ces signaux identifiés et les comportements sous-jacents élucidés, des applications d'attractifs chimiques synthétiques pourraient être envisagés dans la perspective d'augmenter l'attractivité de certaines plantes pour les parasitoïdes.

Dans le cadre du programme actuel de lutte biologique contre les mouches des fruits mené au CIRAD-Réunion, des études supplémentaires doivent être conduites afin de comprendre et d'améliorer le parasitisme sur le terrain :

En tunnel de vol, des études portant sur la réponse des femelles de *P. fletcheri* à des composés identifiés du complexe Cucurbitaceae/*B. cucurbitae* sont nécessaires, par exemple l'étude de la réponse des femelles à une combinaison de composés issus de la fermentation (acide acétique, éthanol, hexanol) et de composés émis par les fruits de Cucurbitaceae sains (trans-hex-2-énal, limonène). Une analyse comparative très précise des odeurs émanant d'un fruit pourri par rapport à un fruit infesté permettrait d'identifier les composés liés à la présence des larves hôtes dans le substrat, composés qui devront également être testés en tunnel de vol.

Après identification des composés impliqués dans la localisation de l'hôte par les femelles, des tests en parcelle expérimentale pourront être menés afin d'étudier l'effet de ces sémiochimiques en conditions naturelles sur la dispersion et l'activité parasitaire de ce parasitoïde.

Les résultats comportementaux obtenus avec *D. tryoni* nécessitent d'autres essais afin de comprendre sa stratégie de localisation de l'hôte. Il conviendra notamment d'améliorer le dispositif d'étude et ses conditions expérimentales. L'hypothèse de l' "héritage chimique" chez ce parasitoïde devra être testée en élevant son hôte sur milieu naturel et en testant l'attractivité du fruit utilisé comme milieu d'élevage sur les femelles du parasitoïde. Des combinaisons de stimuli olfactifs et visuels doivent également être testées en tunnel de vol.

**Rapport-Gratuit.com**



## INDEX DES FIGURES

<b>Figure 1:</b>	Présentation de l'Ile de la Réunion (Source: Météo-France, 1997).....	1
<b>Figure 2:</b>	Zonage thermométrique (A) et pluviométrique (B) de l'Ile de la Réunion (Source: Météo France, 1997).....	3
<b>Figure 3:</b>	Position taxonomique des espèces de Tephritidae d'importance économique présentes à l'Ile de la Réunion.....	5
<b>Figure 4:</b>	La mouche du melon, <i>Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae</i> (Coquillett); A, schéma général d'une femelle; B, femelle sur citrouille (cliché: J.-F. Vayssières). ....	6
<b>Figure 5:</b>	Dégâts de <i>B. cucurbitae</i> sur jeunes citrouilles (cliché: J.-F. Vayssières). ....	7
<b>Figure 6:</b>	Répartition altitudinale des Dacini à la Réunion (d'après Etienne, 1982).....	9
<b>Figure 7:</b>	La mouche méditerranéenne des fruits, <i>Ceratitis (Ceratitis) capitata</i> (Wiedemann); A, schéma général d'une femelle (d'après Froggatt); B, femelles sur coing de Chine, <i>Mimusops elengi</i> L. ....	10
<b>Figure 8:</b>	Répartition altitudinale des <i>Ceratitis</i> spp. à la Réunion (d'après Etienne, 1982).....	13
<b>Figure 9:</b>	<i>Psytalia fletcheri</i> (Silvestri) (A) et <i>Diachasmimorpha tryoni</i> (Cameron) (B) (Braconidae: Opiinae) (clichés: J. Lopez). ....	16
<b>Figure 10:</b>	Spécificité des niveaux trophiques et types de sémiochimiques utilisés par les parasitoïdes pour localiser leur hôte (Vet & Dicke, 1992). ....	20
<b>Figure 11:</b>	Technique d'élevage de <i>Bactrocera cucurbitae</i> et de son parasitoïde <i>Psytalia fletcheri</i> . ....	25
<b>Figure 12:</b>	Technique d'élevage de <i>Ceratitis capitata</i> et de son parasitoïde <i>Diachasmimorpha tryoni</i> . ....	26
<b>Figure 13:</b>	Représentation schématique du tunnel de vol utilisé pour l'étude de l'écologie comportementale des femelles de parasitoïdes. ....	34
<b>Figure 14:</b>	A, vue de profil schématique de la chambre de vol du tunnel sur laquelle sont représentées les différentes zones définies (FAV-filtre avant, AVA-tiers avant, MIL-tiers médian, ARR-tiers arrière, FAR-filtre arrière, SOU-source); B, dispositif contenant la source, utilisé pour l'étude du comportement des femelles de parasitoïdes. ....	35
<b>Figure 15:</b>	Dispositif d'adsorption des composés volatils. ....	41
<b>Figure 16:</b>	Ailes antérieures de <i>D. tryoni</i> (A) et <i>P. fletcheri</i> (C) et ailes postérieures des <i>Diachasmimorpha</i> spp. (B) et des <i>Psytalia</i> spp. (D). ....	47
<b>Figure 17:</b>	Ailes antérieures des Opiinae indigènes de la Réunion. ....	47

<b>Figure 18:</b> A, présence d'une carène occipitale chez <i>P. fletcheri</i> ; B, absence de carène occipitale chez <i>D. tryoni</i> (d'après Wharton, 1997).....	47
<b>Figure 19:</b> Mortalité cumulée de femelles accouplées de <i>P. fletcheri</i> à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . ....	48
<b>Figure 20:</b> Mortalité cumulée de femelles accouplées de <i>D. tryoni</i> à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ .....	49
<b>Figure 21:</b> Anatomie de l'appareil reproducteur femelle de <i>P. fletcheri</i> (A) et <i>D. tryoni</i> (B). ....	51
<b>Figure 22:</b> Evolution de la fécondité potentielle des femelles de <i>P. fletcheri</i> au cours de leur vie.....	52
<b>Figure 23:</b> Evolution de la fécondité potentielle des femelles de <i>D. tryoni</i> au cours de leur vie. ....	53
<b>Figure 24:</b> Fécondité réalisée journalière (—) et courbe de survie (---) d'une cohorte de femelles de <i>P. fletcheri</i> (3 répétitions).....	54
<b>Figure 25:</b> Evolution du sex-ratio de la descendance de femelles de <i>P. fletcheri</i> en cohortes, en fonction de l'âge (3 répétitions).....	55
<b>Figure 26:</b> Fécondité réalisée (—) et courbe de survie (---) de femelles de <i>P. fletcheri</i> isolées; 2 répétitions (10 et 15 femelles).....	56
<b>Figure 27:</b> Evolution du sex-ratio de la descendance de femelles isolées de <i>P. fletcheri</i> en fonction de l'âge; 2 répétitions (10 et 15 femelles).....	56
<b>Figure 28:</b> Fécondité réalisée journalière (—) et courbe de survie (---) d'une cohorte de $43 \pm 7$ femelles de <i>D. tryoni</i> . ....	57
<b>Figure 29:</b> Evolution du sex-ratio de la descendance de femelles de <i>D. tryoni</i> en cohortes, en fonction de l'âge (3 répétitions). ....	58
<b>Figure 30:</b> Rythme circadien de ponte des femelles de <i>P. fletcheri</i> (A) et <i>D. tryoni</i> (B). ....	59
<b>Figure 31:</b> Rythme de ponte des femelles de <i>P. fletcheri</i> pendant l'après midi. ....	60
<b>Figure 32:</b> Rythme de prénymphose (saut avant pupaison) des larves de 3 <sup>ème</sup> stade de <i>B. cucurbitae</i> à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ et photopériode naturelle.....	61
<b>Figure 33:</b> Rythme de prénymphose des larves de 3 <sup>ème</sup> stade de <i>C. capitata</i> à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ et photopériode naturelle. ....	61
<b>Figure 34:</b> Les stades de développement préimaginaux de <i>P. fletcheri</i> . ....	69
<b>Figure 35:</b> Les stades de développement préimaginaux de <i>D. tryoni</i> . ....	70
<b>Figure 36:</b> Pourcentages relatifs des différents stades de développement de <i>P. fletcheri</i> (A) et de <i>D. tryoni</i> (B) en fonction du nombre de jours après l'oviposition, à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . ....	71

<b>Figure 37:</b> Evolution de la longueur de <i>P. fletcheri</i> (A) et de <i>D. tryoni</i> (B) au cours du développement préimaginal. ....	73
<b>Figure 38:</b> Relations entre la température et le taux de développement basées sur les modèles linéaire et biophysique chez <i>P. fletcheri</i> (mâles et femelles confondus). ....	74
<b>Figure 39:</b> Relations entre la température et le taux de développement basées sur les modèles linéaire et biophysique chez <i>D. tryoni</i> (mâles et femelles confondus).....	76
<b>Figure 40:</b> Equipement sensoriel de l'antenne de <i>P. fletcheri</i> . ....	85
<b>Figure 41:</b> Equipement sensoriel de l'antenne de <i>D. tryoni</i> . ....	88
<b>Figure 42:</b> L'ovipositeur de <i>P. fletcheri</i> . ....	90
<b>Figure 43:</b> Equipement sensoriel de l'ovipositeur de <i>P. fletcheri</i> .....	92
<b>Figure 44:</b> Equipement sensoriel de l'ovipositeur de <i>D. tryoni</i> . ....	93
<b>Figure 45:</b> Influence de l'espèce du fruit infesté sur la réponse comportementale des femelles de <i>P. fletcheri</i> (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984); paramètres qualitatifs. ....	97
<b>Figure 46:</b> Influence de l'espèce du fruit infesté sur la réponse comportementale des femelles de <i>P. fletcheri</i> (Mann-Whitney U-Test; Statsoft France, 1997); paramètres quantitatifs. ....	99
A, temps de latence; B, temps de découverte de la source; C, temps à proximité de la source. ....	99
<b>Figure 47:</b> Influence de l'état de la source sur le comportement des femelles de <i>P. fletcheri</i> (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984). ....	101
<b>Figure 48:</b> Influence de l'état du fruit sur le déclenchement du comportement de sondage chez les femelles de <i>P. fletcheri</i> (probabilité pour que l'atterrissage sur la source soit suivi d'un sondage) (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984). ....	102
<b>Figure 49:</b> Influence de l'état de la source sur le temps de latence (A) et sur le temps de découverte de la source (B) chez les femelles de <i>P. fletcheri</i> . ....	102
<b>Figure 50:</b> Influence de l'état de la source sur (A) le temps moyen de vol par femelle de <i>P. fletcheri</i> et sur (B) le temps passé à proximité de la source ("avant", "filtre avant" et "source") (Analyse statistique: ANOVA puis classement des moyennes par le test LSD; StatSoft-France, 1997). ....	103
<b>Figure 51:</b> Influence de l'état de la source sur la proportion de temps passé dans chaque zone de la chambre de vol par les femelles de <i>P. fletcheri</i> . ....	104
<b>Figure 52:</b> Taux d'envol des femelles de <i>P. fletcheri</i> en réponse à différentes espèces de fruits infestés et à des larves hôtes lavées à l'eau. ....	104



<b>Figure 53:</b> Influence l'état de la source sur différents paramètres qualitatifs de la réponse comportementale des femelles de <i>D. tryoni</i> (Analyse statistique: Test G; Scherrer, 1984).....	106
<b>Figure 54:</b> Influence de l'état de la source sur différents paramètres quantitatifs de la réponse des femelles de <i>D. tryoni</i> (Analyse statistique: ANOVA - LSD; StatSoft-France, 1997).....	108
<b>Figure 55:</b> Evolution de l'abondance relative de certains composés en fonction de l'infestation de la citrouille. .....	112
<b>Figure 56:</b> Evolution de l'abondance relative de certains composés en fonction de l'infestation de la margoze.	113
<b>Figure 57:</b> Voies de biosynthèse des composés en C9, responsables des "odeurs de Cucurbitaceae" (A), et des composés en C6, responsables de "l'odeur verte" (B). .....	116

## INDEX DES TABLEAUX

<b>Tableau 1:</b> Plantes hôtes des Dacini à la Réunion; d'après (1) Etienne, 1982; (2) Vayssières, 1999.....	8
<b>Tableau 2:</b> Plantes-hôtes des Ceratitini à la Réunion; d'après (1) Etienne, 1982, (2) Quilici comm. pers.....	12
<b>Tableau 3:</b> Composition des milieux de développement des larves de <i>Ceratitis capitata</i> (Etienne, non-publié). 23	
<b>Tableau 4:</b> Critères de maturité utilisés pour définir les différents stades phénologiques des Cucurbitaceae; Ø= diamètre (en cm), L= longueur (en cm). ....	38
<b>Tableau 5:</b> Préparation des sources d'odeur du complexe "Cucurbitaceae / <i>B. cucurbitae</i> ".....	39
<b>Tableau 6:</b> Préparation des sources d'odeur du complexe "Fruits hôtes / <i>C. capitata</i> ".....	40
<b>Tableau 7:</b> Matériel végétal analysé par headspace / CPG / SM. ....	43
<b>Tableau 8:</b> Durée des stades de développement à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ chez <i>P. fletcheri</i> et <i>D. tryoni</i> . ....	72
<b>Tableau 9:</b> Longueur moyenne de chaque stade de développement préimaginal chez <i>P. fletcheri</i> et <i>D. tryoni</i> , à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . ....	72
<b>Tableau 10:</b> Durée du développement préimaginal de <i>P. fletcheri</i> à températures constantes. ....	74
<b>Tableau 11:</b> Estimation des paramètres caractérisant le taux de développement de <i>P. fletcheri</i> , d'après le modèle modifié Sharpe-DeMichele (Wagner <i>et al.</i> , 1984). ....	75
<b>Tableau 12:</b> Durée de développement préimaginal de <i>D. tryoni</i> à températures constantes.....	75
<b>Tableau 13:</b> Estimation des paramètres caractérisant le taux de développement de <i>D. tryoni</i> , d'après le modèle modifié Sharpe-DeMichele (Wagner <i>et al.</i> , 1984). ....	76
<b>Tableau 14 :</b> Répartition qualitative des organes sensoriels sur les antennes de <i>P. fletcheri</i> et <i>D. tryoni</i> . ....	87
<b>Tableau 15:</b> Comparaison de l'influence des différentes espèces de Cucurbitaceae, dans un état donné (sain, pourri ou infesté), sur les différents paramètres qualitatifs caractérisant l'attraction des femelles de <i>P. fletcheri</i> . Effets non-significatifs (Test G; Scherrer, 1984). ....	98
<b>Tableau 16:</b> Comparaison de l'influence des différentes espèces de Cucurbitaceae, dans un état donné (sain, pourri ou infesté), sur les différents paramètres quantitatifs caractérisant l'attraction des femelles de <i>P. fletcheri</i> . Effets non-significatifs (ANOVA; Statsoft France, 1997). ....	100
<b>Tableau 17:</b> Influence du type de source sur les modalités de l'attractivité. Dans une même ligne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas statistiquement différentes (ANOVA, Statsoft France, 1997 ; Test G, Scherrer 1984).....	105

<b>Tableau 18:</b> Influence de l'état de la source sur les modalités de l'attractivité. Variables quantitatives; pas d'effet significatif. ....	108
<b>Tableau 19:</b> Abondance relative (aire du pic / aire totale des pics) des composés volatils identifiés dans les différents échantillons de Cucurbitaceae. ....	111
<b>Tableau 20:</b> Composés responsables de l'odeur verte ("Green Leaf Volatiles")......	116





## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Altieri M., W. J. Lewis, D. A. Nordlund, R. C. Gueldner & J. W. Todd (1981): Chemical interactions between plants and *Trichogramma* wasp in Georgia soybean fields. *Prot. Ecol.*, 3: 259-263.
- An-Ly Y. (1986): Ring like structure: a mortality factor due to *Opius concolor* (Hym.: Braconidae) besides parasitism on *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). R. Cavalloro (ed.), Second International Symposium on Fruit Flies, Crete: 511-514.
- Arthur A. P. (1962): Influence of host tree on abundance of *Itoplectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a polyphagous parasite of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lepidoptera: Oleuthreutidae). *Can. Entomol.*, 94: 337-347.
- Arthur A. P., B. M. Hedgekar & W. W. Batsch (1972): A chemically defined, synthetic medium that induces oviposition in the parasite *Itoplectis conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Can. Entomol.*, 104: 1251-1258.
- Arthur A. P., B. M. Hedgekar & R. Rollins (1969): Component of the host hemolymph that induces oviposition in a parasitic insect. *Nature*, 223: 966-967.
- Austin A. D. & T. O. Browning (1981): A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 10: 93-108.
- Back E. A. & C. E. Pemberton (1917): The melon fly in Hawaii. *U. S. D. A. bulletin*, 491: 1-64.
- Back E. A. & C. E. Pemberton (1918): The Mediterranean fruit fly in Hawaii. *U. S. D. A. bulletin*, 536: 119 pp.
- Balachowsky A. (1950): Sur l'origine de la mouche des fruits (*Ceratitis capitata* Wied.). *C. R. Séance Acad. Agric. Fr.*, 36: 359-362.
- Barlin M. R. & S. B. Vinson (1981a): Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 10: 29-42.
- Barlin M. R. & S. B. Vinson (1981b): The multiporous plate sensillum and its potential use in braconid systematics (Hymenoptera : Braconidae). *Can. Entomol.*, 113: 931-938.
- Barlin M. R., S. B. Vinson & G. L. Piper (1981): Ultrastructure of the antennal sensilla of the cockroach egg parasitoid *Tetrastichus hagenowii* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Morphol.*, 168: 97-108.
- Baruffi L., G. Damiani, C. R. Guglielmino, C. Bandi, A. R. Malacrida & G. Gasperi (1995): Polymorphism within and between populations of *Ceratitis capitata*: comparison between RAPD and multilocus enzyme electrophoresis data. *Heredity*, 74: 425-437.

- Bender J. C. (1943): Anatomy and histology of the female reproductive organs of *Habrobracon juglandis* (Ashmead) (Hym., Braconidae). Ann. Ent. Soc. Am., 36: 537-545.
- Berland L. (1951): Ordre des Hyménoptères - Reproduction. In P.-P. Grassé, Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie - Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes. Masson et Cie (ed.), Paris, X-1: p.821-843.
- Bess H. A., R. Van Den Bosch & F. H. Haramoto (1961): Fruit fly parasites and their activity in Hawaii. Proc. Hawaii. Ent. Soc., 17: 367-378.
- Bezzi M. (1917): New ethiopian fruit flies of the genus *Dacus*. Bull. Ent. Res., 8: 63-71.
- Biliotti E. & P. Delanoue (1959): Contribution à l'étude biologique d'*Opius concolor* Szepi. (Hym. Braconidae) en élevage de laboratoire. Entomophaga, 4: 7-14.
- Binder R. G., R. A. Flath & T. Richard Mon (1989): Volatile components of Bittermelon. Journal of Agricultural Food Chemistry, 37: 418-420.
- Boller E. F., C. Hippe, R. J. Prokopy, W. Enkerlin, B. I. Katsonnayos, J. S. Morgante, S. Quilici, D. Crespo de Stilinovic & M. Zapater (1994): Response of wild and laboratory-reared *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Tephritidae) flies from different geographic origins to a standard host marking pheromone solution. J. Appl. Ent., 118: 84-91.
- Buttery R. G., L. C. Ling & D. M. Light (1987a): Tomato leaf volatile aroma components. J. Agric. Food Chem., 35: 1039-1042.
- Buttery R. G., R. Teranishi & L. C. Ling (1987b): Fresh tomato aroma volatiles: a quantitative study. J. Agric. Food Chem., 35: 540-544.
- Callahan P. S. (1975): Insect antennae with special reference to the mechanism of scent direction and the evolution of the sensilla. Int. J. Insect Morphol. Embryol., 4: 381-430.
- Callahan P. S., E. F. Taschenberg & T. Carlysle (1968): The scape and the pedicel dome sensors: a dielectric aerial waveguide on the antennae of night-flying moth. Ann. Ent. Soc. Am., 61: 934-937.
- Cals-Usciati J. (1975): Les relations hôte-parasite dans le couple d'insectes *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera Trypetidae) et *Opius concolor* Szepi (Hymenoptera Braconidae). Thèse de doctorat es Sciences Naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 68+168 pp.
- Cameron P. (1911): On a collection of parasitic Hymenoptera (Chiefly bred), made by Mr. W.W. Froggatt, F.L.S., in New South Wales, with descriptions of new genera and species. Part i. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 34: 333-346.
- Causse R. (1974): Etude du rythme circadien du comportement de prénymphose chez *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptère Trypetidae). Ann. Zool.-Ecol. Anim., 6: 475-498.
- Chawla S. S. (1966): Some critical observations on the biology of the melon fly *Dacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae). Res. Bull. Panjab. Univ., 17: 105-109.



- Cheng C.-C., A.-L. Yao, L. W.-Y. Lee & J.-C. Chang (1992): Olfactory responses of *Diachasmimorpha longicaudatus* and *Opius incisi* to animal plant host related volatile sources. *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica*, 31: 131-135.
- Christenson L. D. & R. H. Foote (1960): Biology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.*, 5: 171-192.
- CIRAD-Réunion (1996): Spécial rapport annuel 1995. Magazine CIRAD Réunion:, mai 1996, n° 3: 63 pp.
- CIRAD-Réunion (1998): Spécial rapport annuel 1997. Magazine CIRAD Réunion:, juin 1998, n° 11: 63 pp.
- Clausen C. P., D. W. Clancy & Q. C. Chock (1965): Biological control of the oriental fruit fly (*Dacus dorsalis* Hendel) and other fruit flies in Hawaii. *Techn. Bull. U.S. Dep. of Agr.*, 1322: 67-102.
- Copland M. J. W. & P. E. King (1972): The structure of the female reproductive system in the Eurytomidae (Chalcidoidea: Hymenoptera). *J. Zool. Lond.*, 166: 185-212.
- Copland M. J. W., P. E. King & D. S. Hill (1973): The structure of the female reproductive system in the Agaonidae (Chalcidoidea, Hymenoptera). *J. Ent. (A)*, 48: 25-35.
- Corbet S. A. (1985): Insect chemosensory responses: A chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol.*, 10: 143-153.
- Corbett G. H. (1937): Division of Entomology. *Gen. Serv. Dept. Agr. S. S. and F. M. S.*, 26: 29-48.
- Couty A., L. Kaiser, D. Huet & M.-H. Pham-Delègue (1999): The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on *Leptopilina boulardi*, a larval parasitoid of frugivorous *Drosophila* spp. *Physiol. Entomol.*, 24: 76-82.
- DAF (1997): L'agriculture réunionnaise. 4ème congrès international de l'ARTAS; 2ème rencontre internationale en langue française de l'AFCAS., St-Denis, La Réunion., ARTAS, ARTAS: 20-22.
- DAF (1999): Agreste; la statistique agricole. Mémento agricole, chiffres 1998., Direction de l'Agriculture et de la Forêt du Département et de la Région Réunion / Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 10 pp.
- Delrio G., B. Conti & A. Crovetto (1986): Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae). 1. Egg development under constant temperatures. R. Cavalloro (ed.), *Fruit Flies of Economic Importance* 84, Balkema, Rotterdam: 133-141.
- Doutt R. L. (1959): The biology of parasitic hymenoptera. *Annu. Rev. Ent.*, 4: 161-182.
- Du Y.-J., G. M. Poppy & W. Powell (1996): Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.*, 22: 1591-1605.

- Elzen G. W., H. J. Williams & S. B. Vinson (1983): Response by the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to chemicals (synomones) in plants: implications for host habitat location. Environ. Entomol., 12: 1873-1877.
- Etienne J. (1972): Les principales Trypétides nuisibles de l'île de la Réunion. Ann. Soc. Ent. Fr., 8: 485-491.
- Etienne J. (1982): Etude systématique, faunistique et écologique des Téphritides de la Réunion, Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, 100 pp.
- Faucheux M. J. (1987): Recherches sur les organes sensoriels impliqués dans le comportement de ponte chez deux lépidoptères à larves kératinophages: *Tineola bisselliella* Humm. et *Monopis crocicapitella* Clem. (Tineidae). Thèse de Doctorat d'Etat, 511 pp.
- Fay H. A. C. (1989): Multi-host species of fruit fly. In World Crop Pests - Fruit flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. A. S. Robinson & Hooper G. (eds.), Elsevier, Amsterdam, 3B: 129-140.
- Flanders S. E. (1939): Environmental control of sex in Hymenopterous insects. Ann. Ent. Soc. Am., 32: 11-26.
- Flanders S. E. (1942): Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. Ann. Ent. Soc. Am., 35: 251-266.
- Flanders S. E. (1950): Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. Can. Ent., 82: 134-140.
- Forss D. A., E. A. Dunstone, E. H. Ramshaw & W. Stark (1962): The flavor of cucumbers. Journal of Food Science, 27: 90-93.
- Fullaway D. T. (1914): Report for a period from May 16 to Sept. 30. Territory of Hawaii, Board of Agriculture and Forestry, Division of Entomology Bulletin, 3: 148-153.
- Granger C. (1949): Braconides de Madagascar. Mém. Inst. scient. Madagascar (A), 2: 379-386.
- Greany P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers & G. M. Boush (1977): Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opius) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. J. Chem. Ecol., 3: 189-195.
- Guerrieri E., F. Pennacchio & E. Tremblay (1993): Flight behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. Eur. J. Entomol., 90: 415-421.
- Guillot F. S. & S. B. Vinson (1972): Sources of substances which elicit a behavioural response from the insect parasitoid, *Campoletis perdistinctus*. Nature, 235: 169-170.
- Hagan K. S., W. W. Allen & L. R. Tassan (1981): Mediterranean fruit fly. The worst may be yet to come. Calif. Agric., 35: 5-7.



Hagen K. S. (1953): A pre-mating period in certain species of the genus *Opius* (Hymenoptera: Braconidae). Proc. Hawaii. Ent. Soc., 15: 115-116.

Hagstrum D. W. & G. A. Milliken (1991): Modeling differences in insect developmental times between constant and fluctuating temperatures. Ann. Entomol. Soc. Am., 84: 369-379.

Haramoto F. H. & H. A. Bess (1970): Recent studies on the abundance of the oriental and mediterranean fruit flies and the status of their parasites. Proc. Hawaii. Ent. Soc., 20: 551-566.

Hatanaka A. (1993): The biogenesis of green odour by green leaves. Phytochemistry, 34

Hays D. B. & S. B. Vinson (1971): Acceptance of *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera, Noctuidae) as a host by the parasite *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera, Braconidae). Anim. Behav., 19: 344-352.

Hedgekar B. M. & A. P. Arthur (1973): Host hemolymph chemicals that induces oviposition in the parasite *Itopectis conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol., 105: 787-793.

Hedlund K., L. E. M. Vet & M. Dicke (1996): Generalist and specialist parasitoid strategies of using odours of adult drosophilid flies when searching for larval hosts. Oikos, 77: 390-398.

Hendry L. B., P. D. Greany & R. J. Gill (1973): Kairomone mediated host-finding behavior in the parasitic wasp *Orgilus lepidus*. Ent. exp. & appl., 16: 471-477.

Hérard F. H., M. A. Keller, W. J. Lewis & J. H. Tumlinson (1988): Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. IV. Influence of host diet on host-oriented flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. J. Chem. Ecol., 14: 1597-1606.

Hicks J. B. (1857): On a new organ in insects. J. Proc. Linn. Soc. (London), 1: 136-140.

Hoffmeister T. S. & P. Gienapp (1999): Exploitation of the host's chemical communication in a parasitoid searching for concealed host larvae. Ethology, 105: 223-232.

Hubbard S. F., G. C. Marris, A. J. Reynolds & G. W. Rowe (1987): Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. J. Anim. Ecol., 56: 387-404.

Hultin E. (1955): The influence of temperature on the rate of enzymic processes. Acta Chem. Scand., 9

Iwata I. (1960a): The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Part V. Ichneumonidae. Acta Hymenopt., 1: 115-169.

Iwata I. (1960b): The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Supplement on Aculeata with descriptions of ovarian eggs of certain species. Acta Hymenopt., 1: 205-211.

Jessup A. J. & C. J. Walsh (1998): Observations of diapause in laboratory-reared *Diachasmimorpha tryoni*, a larval parasitoid of Queensland fruit fly., Penang, Malaysia Fifth International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance - Current Global Scenario





- Kacem-Haddj el Mrabet N. (1999): Ecobiologie de *Trybliographa rapae* W. (Hymenoptera: Figitidae), endoparasitoïde de la mouche du chou *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae). Thèse de Doctorat - mention Biologie, 101 pp.
- Kaissling K. E. & M. Renner (1968): Antennale Rezeptoren für Queen Substance und Sterzelduft bei der Honigbiene. Z. Vgl. Physiol., 59: 357-361.
- Kemp T. R., D. E. Knavel & L. P. Stoltz (1972a): *Cis*-6-nonenal: a flavor component of muskmelon fruit. Phytochemistry, 11: 3321-3322.
- Kemp T. R., D. E. Knavel & L. P. Stoltz (1974b): Identification of some volatile compounds from cucumber. Journal of Agricultural Food Chemistry, 22: 717-718.
- Kemp T. R., D. E. Knavel, L. P. Stoltz & R. E. Lundin (1974a): 3,6-nonadien-1-ol from *Citrullus vulgaris* and *Cucumis melo*. Phytochemistry, 13: 1167-1170.
- Kemp T. R., L. P. Stoltz & D. E. Knavel (1972b): Volatile components of muskmelon fruit. Journal of Agricultural Food Chemistry, 20: 196-198.
- King P. E. & N. Ratcliffe (1969): The structure and possible mode of functioning of the female reproductive system in *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). J. Zool. Lond., 157: 319-344.
- Lacher V. (1964): Elektrophysiologische untersunchungen an einzelnen rezeptoren für geruch, kohlendioxyd, luftfeuchtigkeit, temperatur auf den antennen der arbeitsbiene and der drohne (*Apis mellifera* L.). Z. Vgl. Physiol., 48: 587-623.
- Lafferty F. W. M. & D. B. Stauffer (eds.) (1988): The Wiley / NBS Registry of Mass Spectral Data, Wiley Interscience - John Wiley & Sons, Inc.
- Laing J. (1937): Host-finding by insect parasites. I. observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Momordica vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. J. of Animal Ecology, 6: 298-317.
- Lawrence P. O. (1981): Host vibration - a cue to host location by the parasite, *Biosteres longicaudatus*. Oecologia, 48: 249-251.
- Lawrence P. O. (1982): *Biosteres longicaudatus*: developmental dependance on host (*Anastrepha suspensa*) physiology. Exp. Parasitol., 53: 396-405.
- Lawrence P. O. (1988): Ecdysteroid titres and integument changes in superparasitized puparia of *Anastrepha suspensa*. J. Insect Physiol., 34: 603-608.
- Lawrence P. O. & D. Akin (1990): Virus-like particles from the poison glands of the parasitic wasp *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae). Can. J. Zool., 68: 539-546.
- Lawrence P. O., R. M. Baranowski & P. D. Greany (1976): Effect of host age on development of *Biosteres* (= *Opius*) *longicaudatus*, a parasitoid of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. Florida Entomologist, 59: 33-39.

- Lawrence P. O., P. D. Greany, J. L. Natio & H. Oberlander (1978): Influence of hydroprene on Caribbean fruit fly suitability for parasite development. *Florida Entomologist*, 61: 93-99.
- Lawrence P. O. & H. H. Hagendron (1986): Relationship between the ecdysteroid titers of a host and those of its parasite. *Insect Biochem.*, 16: 163-167.
- Le Ralec A. (1991): Les Hyménoptères parasitoïdes: adaptations de l'appareil reproducteur femelle. Morphologie et ultrastructure de l'ovaire, de l'oeuf et de l'ovipositeur. Thèse de Doctorat. Mention: sciences biologiques, Université de Rennes 1, 134 pp.
- Lecomte C. & E. Thibout (1981): Attraction d'*Acrolepiopsis assectella*, en olfactomètre, par des substances allélochimiques volatiles d'*Allium porrum*. *Ent. exp. & appl.*, 30: 293-300.
- Lecomte C. & E. Thibout (1986): Analyse, dans deux types d'olfactomètres, du comportement de quête des femelles de *Diadromus pulchellus* en présence d'odeurs du phytophage-hôte et du végétal attaqué ou non. *Entomophaga*, 31: 69-78.
- Liquido N. J., L. A. Shinoda & R. T. Cunningham (1991): Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscell. Pub. Entomol. Soc. Amer.*, 77: 1-52.
- Loke W. H., T. R. Ashley & R. I. Sailer (1983): Influence of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and corn plant damage on host finding in *Apanteles marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.*, 12: 911-915.
- Malacrida A., C. R. Guglielmino, G. Gasperi, L. Baruffi & R. Milani (1992): Spatial and temporal differentiation in colonizing populations of *Ceratitis capitata*. *Heredity*, 69: 101-111.
- Malan E. M. & J. H. Giliomee (1968): Aspektes van die bionomie van *Dacus ciliatus* Loew (Diptera: Trypetidae). *J. Ent. Soc. Sth. Afr.*, 31: 373-389.
- Malvolti A. (1999): Enquête écologique sur les parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera: Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. Mémoire de fin d'études, Istom (Institut d'Agro-Développement International), 50 pp.
- Marquardt D. W. (1963): An algorithm for least-squares estimation of non-linear parameters. *J. Soc. Ind. Appl. Math.*, 11: 431-441.
- McAuslane H. J., S. B. Vinson & H. J. Williams (1991): Stimuli influencing host microhabitat location in the parasitoid *Campoletis sonorensis*. *Ent. exp. & appl.*, 58: 267-277.
- McDonald P. T. & D. O. McInnis (1985): *Ceratitis capitata*: effect of host fruit size on the number of eggs per clutch. *Ent. exp. & appl.*, 37: 207-211.
- Messenger P. S. & N. E. Flitters (1958): Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 51: 109-119.
- Messenger P. S. & N. E. Flitters (1959): Effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 52: 191-204.



- Messing R. H., L. M. Klungness & E. B. Jang (1997): Effects of wind movement of *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of tephritid fruit flies, in a laboratory flight tunnel. Ent. exp. & appl., 82: 147-152.
- Messing R. H., L. M. Klungness, E. B. Jang & K. A. Nishijima (1996): Response of the Melon Fly parasitoid *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae) to host-habitat stimuli. Journal of Insect Behaviour, 9: 933-945.
- Météo-France (1997): Atlas climatique de la Réunion. Météo-France. Direction Interrégionale de la Réunion (ed.): 79 pp.
- Mitchell W. C. & R. F. L. Mau (1971): Response of the female southern green stink bug and its parasite, *Trichopoda pennipes*, to male stink bug pheromones. J. Econ. Entomol., 64: 856-859.
- Monge J.-P. & A.-M. Cortesero (1996): Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminosae seeds; influence of pre- and post-emergence on parasitoids' response to host-plant cues. Ent. exp. & appl., 80: 293-296.
- Montagneux B. (1996): Présentation des élevages de routine de 6 espèces de Tephritidae et de 2 espèces de parasitoïdes larvo-pupaux. Rapport d'activité, CIRAD FLHOR Réunion - Laboratoire d'entomologie, Station de la Bretagne - St Denis, 11 pp.
- Monteith L. G. (1955): Host preferences of *Drino bohemica* Mesn. with particular reference to olfactory responses. Can. Ent., 87: 509-530.
- Monteith L. G. (1958): Influence of host and its food plant on host-finding by *Drino bohemica* Mesn. and interaction of other factors. Proc. X Int. Congr. Ent., 2: 603-606.
- Mourikis P. A. (1965): Data concerning the development of the immature stages of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera, Trypetidae) on different host fruits and on artificial media under laboratory conditions. Ann. Inst. phytopathol. Benaki, 7: 59-105.
- Myburgh A. C. (1963): Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adults *Pterandrus rosa* (Ksh.) and *Ceratitis capitata* (Wied.). S. Afr. J. Agric. Sci., 6: 41-46.
- Nettles W. C. J., R. K. Morrison, Z. N. Xie, B. D., C. A. Shenkir & S. B. Vinson (1983): Effects of cations, anions and salt concentrations on oviposition by *Trichogramma pretiosum* in wax eggs. Ent. exp. & appl., 33: 283-289.
- Nettles W. C. J. (1979): *Eucelatoria* sp. females: factors influencing response to cotton and okra plants. Environ. Entomol., 8: 619-623.
- Nettles W. C. J. (1980): Adult *Eucelatoria* sp.: response to volatiles from cotton and okra plants and from larvae of *Heliothis virescens*, *Spodoptera eridiana*, and *Estigmene acrea*. Environ. Entomol., 9: 759-763.



Neveu-Bernard-Griffiths N. (1998): Sélection de l'hôte chez *Tribliographa rapae* W. (Hymenoptera: Figitidae), parasitoïde de la mouche du chou *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae); perspectives d'application en lutte biologique. Thèse de Doctorat - Mention: Biologie, Université de Rennes I, 131 pp.

Ngi-Song A. J. & W. A. Overholt (1997): Host location and acceptance by *Cotesia flavipes* Cameron and *C. sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of African gramineous stemborers: role of frass and other host cues. *Biol. Control*, 9: 136-142.

Ngi-Song A. J., W. A. Overholt, P. G. N. Njagi, M. Dicke, J. N. Ayertey & W. Lwande (1996): Volatile infochemicals used in host and host habitat location by *Cotesia flavipes* Cameron and *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stemborers on Graminae. *J. Chem. Ecol.*, 22: 307-323.

N'Guetta K. (1990): Effets des basses températures, appliquées aux formes préimaginales, sur le maintien du potentiel biotique du couple *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae) *Opius longicaudatus* Ashm. (Hymenopt. Braconidae). Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique; spécialité: biologie appliquée à l'agronomie, protection des cultures, Rennes, 92 pp.

Nishida T. (1955): Natural enemies of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coq. in Hawaii. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 48: 171-178.

Nishida T. & F. Haramoto (1953): Immunity of *Dacus cucurbitae* to attack by certain parasites of *Dacus dorsalis*. *J. Econ. Entomol.*, 46: 61-64.

Noldus L. P. J. J. (1989): Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. *J. Appl. Ent.*, 108: 425-451.

Nordlund D. A., R. B. Chalfant & W. J. Lewis (1985): Response of *Trichogramma pretiosum* females to extracts from two plants attacked by *Heliothis zea*. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 12: 127-133.

Nordlund D. A. & W. J. Lewis (1985): Response of females of the Braconid Parasitoid *Microplitis demolitor* to frass of larvae of the Noctuids, *Heliothis zea* and *Trichoplusia ni* and to 13-methylhentriacontane. *Ent. exp. & appl.*, 38: 109-112.

Nordlund D. A., W. J. Lewis & H. R. J. Gross (1981): Elucidation and employment of semiochemicals in the manipulation of entomophagous insects. Management of Insect Pests with Semiochemicals - Concepts and practice; Proceedings of an international colloquium., Gainesville (Florida), E.R. Mitchell, Plenum Press, New York: 463-475.

Nordlund D. A. & C. E. Sauls (1981): Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XI. Effect of host plants on kairomonal activity of frass from *Heliothis zea* larvae for the parasitoid *Microplitis croceipes*. *J. Chem. Ecol.*, 7: 1057-1061.

- Olson D. M. & D. A. Andow (1993): Antennal sensilla of female *Trichogramma nubilae* (Ertle and Davis) (Hymenoptera : Trichogrammatidae) and comparisons with other parasitic Hymenoptera. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 22: 507-520.
- Osman S. E. & E. Führer (1979): Histochemical analysis of accessory genital gland secretions in female *Pimpla turionella* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Int. J. Invert. Reprod.*, 1: 323-332.
- Pemberton C. E. & H. F. Willard (1918): A contribution to the biology of fruit fly parasites in Hawaii. *J. Agr. Res.*, 15: 419-466.
- Potting R. P. J., G. M. Poppy & T. H. Schuler (1999): The role of volatiles from cruciferous plants and pre-flight experience in the foraging behaviour of the specialist parasitoid *Cotesia plutellae*. *Ent. exp. & appl.*, 93: 87-95.
- Powell W. (1986): Enhancing parasitoid activity in crops. J. Waage & Greathead D. (eds.), Insect parasitoids; Proceedings of the 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London., London, Academic Press: 319-340.
- Powell W., F. Pennacchio, G. M. Poppy & E. Tremblay (1998): Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biol. Control*, 11: 104-112.
- Pringle J. W. S. (1938): Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. *J. Exp. Biol.*, 15: 101-113.
- Prokopy R. J. & R. P. Webster (1978): Oviposition-Deterring Pheromone of *Rhagoletis pomonella*, a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *J. Chem. Ecol.*, 4: 481-494.
- Quicke D. L. J. (1997): Parasitic wasps, London: 470 pp.
- Rajendran G. F. & K. S. Hagen (1974): *Trichogramma* oviposition into artificial substrates. *Environ. Entomol.*, 3: 399-401.
- Ramadan M. M. & J. W. Beardsley (1992): Supernumerary molts in the first instar of *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae). *Proc Hawaii. Ent. Soc.*, 31: 235-237.
- Ramadan M. M., T. T. Y. Wong & J. W. Beardsley (1989a): Survivorship, potential, and realized fecundity of *Biosteres tryoni* [Hymenoptera: Braconidae], a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* [Diptera: Tephritidae]. *Entomophaga*, 34: 291-297.
- Ramadan M. M., T. T. Y. Wong & J. W. Beardsley (1989b): Insectary production of *Biosteres tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Proc. Hawaii. Ent. Soc.*, 29: 41-48.
- Ramadan M. M., T. T. Y. Wong & J. W. Beardsley (1992): Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. *Biol. Control*, 2: 28-34.



- Ramadan M. M., T. T. Y. Wong & R. H. Messing (1995): Reproductive biology of *Biosteres vandenboschi* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of early-instar oriental fruit fly. Ann. Ent. Soc. Am., 88: 189-195.
- Ramadan M. M., T. T. Y. Wong & M. A. Wong (1991): Influence of parasitoid size and age on male mating success of Opiinae (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Biol. Control., 1: 248-255.
- Read D. P., P. P. Feeny & R. B. Root (1970): Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* [Hymenoptera: Braconidae] and hyperparasite *Charips brassicae* [Hymenoptera: Cynipidae]. Can. Ent., 102: 1567-1578.
- Roitberg B. D. & R. G. Lalonde (1991): Host marking enhances parasitism risk for a fruit-infesting fly *Rhagoletis basiola*. Oikos, 61: 389-393.
- Roth J. P., E. G. King & S. D. Hensley (1982): Plant, host, and parasite interactions in the host selection sequence of the Tachinid *Lixophaga diatraeae*. Environ. Entomol., 11: 273-277.
- Roth J. P., E. G. King & E. Thompson (1978): Host location behavior by the tachinid, *Lixophaga diatraeae*. Environ. Entomol., 7: 794-798.
- Salt G. (1935): Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. Proc. Roy. Soc. B, 117: 413-435.
- SAS Institute I. (1982): SAS user's guide: Statistics. NC: SAS Institute Cary, Inc. (ed.)
- Sauls C. E., D. A. Nordlund & W. J. Lewis (1979): Kairomones and their use for management of entomophagous insects. VIII. Effect of diet on the kairomonal activity of frass from *Heliothis zea* (Boddie) larvae for *Microplitis croceipes* (Cresson). J. Chem. Ecol., 5: 363-369.
- Scherrer B. (1984): Biostatistique. Gaëtan Morin (ed.): 850 pp.
- Schoolfield R. M., P. J. H. Sharpe & C. E. Magnuson (1981): Nonlinear regression of biological temperature-dependant rate models based on absolute reaction-rate theory. J. Theor. Biol., 88: 719-731.
- Schorsch Y. (1998): Inventaire des ravageurs et auxiliaires des cultures maraîchères du Nord de l'île de la Réunion et analyse des composés volatils de Cucurbitaceae pouvant servir à l'étude du comportement des Tephritidae. Mémoire de fin d'études, Istom (Institut d'Agro-Développement International), 106 pp.
- Sellier R. (1975): Etude morphologique et topographique en microscopie électronique à balayage des sensilles de Böhm chez les Lépidoptères; essai d'interprétation de leur mode de fonctionnement. C.-R. Acad. Sc. Paris, Série D, 280: 1869-1872.
- Shahjanhan M. (1974): *Erigeron* flowers as a food and attractive odor source for *Peristenus pseudopallipes*, a braconid parasitoid of the tarnished plant bug. Environ. Entomol., 3: 69-72.



- Sharpe P. J. H. & D. W. DeMichele (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development. J. Theor. Biol., 64: 649-670.
- Shoukry A. & M. Hafez (1979): Studies on the biology of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. Ent. exp. & appl., 26: 33-39.
- Silvestri F. (1914): Report on an expedition to Africa in search of the natural enemies of fruit flies (Trupaneidae) with descriptions, observations and biological notes. Territory of Hawaii, Board of Agriculture and Forestry, Division of Entomology Bulletin, 3: 1-146.
- Silvestri F. (1916): Descrizione di alcuni Imenotteri Braconidi parassiti di Ditteri Tripaneidi nell'India. Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici, 11: 160-169.
- Simon A. (1998): Enquête écologique sur les parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera: Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. Mémoire de fin d'études, E.S.I.T.P.A., Rouen, Septembre 1998, 68 pp.
- Slifer E. H. (1969): Sense organs on the antenna of a parasitic wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera : Pteromalidae). Biol. Bull., 136: 253-263.
- Slifer E. H. (1970): The structure of arthropods chemoreceptors. Annu. Rev. Ent., 15: 121-142.
- Stery P. (1976): External female genitalia of the Aphidiidae (Hymenoptera). Acta ent. bohemoslov., 73: 102-112.
- StatSoft-France (1997): STATISTICA pour Windows [Manuel du Programme]. StatSoft France (ed.), 72, quai des Carrières - 94220 Charenton-le-Pont, France.
- Strand M. R. & S. B. Vinson (1982): Behavioral response of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* to a kairomone. Ent. exp. & appl., 31: 308-315.
- Syvertsen T. C., L. L. Jackson, G. J. Blomquist & S. B. Vinson (1995): Alkadienes mediating courtship in the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera, Braconidae). J. Chem. Ecol., 21: 1971-1989.
- Thompson A. C., J. P. Roth & E. G. King (1983): Larvoposition kairomone of the tachinid *Lixophaga diatraeae*. Environ. Entomol., 12: 1312-1314.
- Trzebowski L. (1997): Quelques éléments de biologie de *Psytalia fletcheri* Silvestri parasitoïde de *Bactrocera cucurbitae* Coquillett. Mémoire de fin d'études DAA section "Protection des Plantes", ENSA-Montpellier, 36 pp.
- Tucker J. E. & D. E. Leonard (1977): The role of kairomones on host recognition and host acceptance behavior of the parasite *Brachymeria intermedia*. Environ. Entomol., 6: 527-531.
- Turlings T. C. J. & J. H. Tumlinson (1991): Do parasitoids use herbivore-induced plant chemicals defenses to locate hosts? Florida Entomologist, 74: 42-50.

- Turlings T. C. J., J. H. Tumlinson, F. J. Eller & W. J. Lewis (1991): Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its host. *Ent. exp. & appl.*, 58: 75-82.
- Turlings T. C. J., J. H. Tumlinson & W. J. Lewis (1990): Exploitation of herbivore-induced plants odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 11251-1253.
- van Baaren J. & J.-P. N  non (1996): Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Ent. exp. & appl.*, 81: 61-69.
- Van den Bosch R. & F. H. Haramoto (1953): Competition among parasites of the oriental fruit fly. *Proc. Hawaii. Ent. Soc.*, 15: 201-206.
- Vareschi E. (1971): Duftunterscheidung bei der Honigbiene. Einzelsell Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z. Vgl. Physiol.*, 75: 143-173.
- Vargas R. I., D. Miyashita & T. Nishida (1984): Life history and demography parameters of three laboratory-reared tephritids (Diptera: Tephritidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 77: 651-656.
- Vargas R. I. & M. Ramadan (1998): Comparisons of demographic parameters: six parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) and their fruit fly (Diptera: Tephritidae) hosts, Fifth International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance - Current Global Scenario, Penang, Malaysia, Book of Abstracts, p 47.
- Vayssi  res J.-F. (1999): Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera-Tephritidae) ravageurs des Cucurbitaceae    la R  union. Th  se de Doctorat - Sp  cialit  : Entomologie, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, 206 pp.
- Vet L. E. M. & M. Dicke (1992): Ecology of infochemical used by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Ent.*, 37: 141-172.
- Viggiani G. & P. Mazzone (1982): Antennal sensilla of some *Encarsia forester* (Hymenoptera : Aphelinidae) with particular reference to sensorial complexes of the male. Researches on Hymenoptera Chalcidoidea : LXXVIII. *Boll. Lab. Entomol. Agrar. Portici Napoli Inst.*, 39: 19-26.
- Vinson S. B. (1975): Source of materials in the tobacco budworm involved in host recognition by the egg-larval parasitoid, *Chelonus texanus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 68: 381-384.
- Vinson S. B. (1977): Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies. In *Semiochemicals: Their Role in Pest Control*. R.L. Ridgway & Vinson S.B. (eds.), John Wiley, New York: 51-77.
- Vinson S. B. & F. S. Guillot (1972): Host marking source of a substance that results in host discrimination in insect parasitoids. *Entomophaga*, 17: 241-245.
- Vinson S. B., R. L. Jones, P. E. Sonnet, B. A. Bierl & M. Beroza (1975): Isolation, identification and synthesis of host-seeking stimulants for *Cardiochiles nigriceps*, a parasitoid of tobacco budworm. *Ent. exp. & appl.*, 18: 443-450.



- Vinson S. B. & W. J. Lewis (1965): A method of host selection by *Cardiochiles nigriceps*. J. Econ. Entomol., 58: 869-871.
- Visser J. H. & D. A. Avé (1978): General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Ent. exp. & appl., 24: 738-749.
- Voegelé J., J. Cals-Usciat, J.-P. Pihan & J. Daumal (1975): Structure de l'antenne femelle des Trichogrammes. Entomophaga, 20: 161-169.
- Wagner T. L., H.-I. Wu, P. J. H. Sharpe, R. M. Schoolfield & R. N. Coulson (1984): Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. Ann. Ent. Soc. Am., 77: 208-225.
- Wall C. (1984): The exploitation of insect communication by man - fact or fantasy? In Insect Communication. T. Lewis (ed.), Royal Entomological Society, London: 379-400.
- Weems H. V. (1964): Melon fly (*Dacus cucurbitae* Coquillett) (Diptera: Tephritidae). Entomology Circular, Division of Plant Industry, Florida Department of Agriculture and Consumers Services, 29: 2 pp.
- Weems H. V. (1981): Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Entomology Circular, Division of Plant Industry, Florida Department of Agriculture and Consumers Services, 230: 12pp.
- Weseloh R. M. (1972): Sense organs of the hyperparasite *Cheiloneurus noxius* (Hymenoptera: Encyrtidae) important in host selection processes. Ann. Ent. Soc. Am., 65: 41-46.
- Weseloh R. M. (1976): Dufours gland: Source of sex pheromone in a hymenopterous parasitoid. Science, 193: 695-697.
- Wharton R. A. (1993): Bionomics of the Braconidae. Annu. Rev. Ent., 38: 121-143.
- Wharton R. A. (1997): Subfamily Opiinae. In Manual of the New World genera of the family Braconidae. Marsh P. M. & Sharkey R. A. Wharton, M. J. (eds.), Special Publication of the International Society of Hymenopterists, Washington, DC: 378-395.
- Wharton R. A. & F. E. Gilstrap (1983): Key to and status of Opiine Braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitidis* and *Dacus* sp. (Diptera: Tephritidae). Ann. Ent. Soc. Am., 76: 21-742.
- Wharton R. A., S. Quilici, B. Hurtrel & I. Mercado (1999): The status of two species of *Psytalia* Walker (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera) on the Indian Ocean Islands of Réunion and Mauritius. African Entomology, 7: 85-90.
- White I. M. & M. M. Elson-Harris (1992): Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. ACIAR/CABI (ed.), Melksham: 601pp.
- Willard H. F. (1920): *Opius fletcheri* as a parasite of the melon fly in Hawaii. J. Agr. Res., 20: 423-438.



Willard H. F. & A. C. Mason (1937): Parasitization of the mediterranean fruitfly in Hawaii, 1914-33. Circ. U. S. Department of Agriculture, 439: 1-18.

Wong T. T. Y. & M. M. Ramadan (1992): Mass rearing biology of larval parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) of tephritid flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. In Advances in insect rearing for research and pest management. T. E. Anderson & Leppla N. C. (eds.), Westview, Boulder.: 405-426.

Wong T. T. Y., M. M. Ramadan, D. O. McInnis & N. Mochizuki (1990): Influence of cohort age and host age on oviposition activity and offspring sex ratio of *Biosteres tryoni* (Hymenoptera : Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae). J. Econ. Entomol., 83: 779-783.

Wu Z. X. & J. Qin (1982): Ovipositional response of *Trichogramma dendrolimi* to the chemical contents of artificial eggs. Acta Entomol. Sin., 25: 363-372.

Yashiro H. (1936): Outline of work of establishing *Opius fletcheri* Silv. in Ishigaki Island, Loochoo. Nojikairyo-shiryō, 109: 149-152.



## **ANNEXE 1      TAXONOMIE DES MOUCHES DES FRUITS**

Les Tephritidae, et notamment la sous-famille des Dacinae, constituent l'un des groupes les plus difficiles à étudier d'un point de vue taxonomique. Ainsi, la détermination de caractères taxonomiques fiables pour caractériser les espèces s'avère très difficile, ce qui a conduit à des problèmes majeurs. Les erreurs les plus fréquentes ont été des synonymies, des homonymies, ou des identifications erronées. La forte spéciation observée chez les Tephritidae a résulté dans un grand nombre d'espèces: Hardy (1977) a reporté quelques 3700 espèces dans le monde. Aujourd'hui seulement, ces espèces peuvent être identifiées avec certitude grâce à des caractères fiables.

### **LA SOUS-FAMILLE DES DACINAE:**

Les espèces appartenant à cette sous-famille sont réparties dans les régions tropicales et sub-tropicales du monde et, excepté pour les continents africain et américain, sont endémiques aux forêts humides tropicales et sub-tropicales. Considérant la faune connue et les travaux taxonomiques en cours, Drew (1989a) a estimé à au moins 800 le nombre d'espèces de Dacinae (200 en Afrique, 300 en Asie et Asie du Sud-Est, 300 dans la région du Pacifique Sud). La Papouasie Nouvelle-Guinée, avec quelques 200 espèces, est le pays qui renferme probablement le plus grand nombre d'espèces et semble faire partie de la région d'origine de ce groupe.

C'est en association avec les divers habitats présents dans ces forêts que s'est réalisée la spéciation des Dacinae, qui utilisent les fruits charnus et tendres comme nourriture larvaire (Drew, 1989a).

La relation étroite entre la tribu des Dacini et celle des Ceratitini fut révélée par les travaux de Kitto (1983) et de Hancock (1986); ainsi, les deux tribus furent placées dans la même sous-famille des Dacinae.

Les caractères taxonomiques utilisés pour la sous-famille des Dacinae ont été discutés par Drew (1982).



### **La tribu des Ceratitini:**

Cette tribu regroupe 36 genres répartis en deux sous-tribus (Ceratitina et Gastrozonina). Dans la tribu des Ceratitina, on trouve:

#### **Le genre *Ceratitis* MacLeay:**

Cogan & Munro (1980) ainsi que des auteurs plus anciens, considéraient *Pardalaspis* et *Pterandrus* comme des genres distincts de *Ceratitis*. C'est Hancock (1984) qui ramena *Pardalaspis* et *Pterandrus* au rang de sous-genres du genre *Ceratitis*.

Ce genre inclut actuellement environ 65 espèces réparties en Afrique tropicale et du Sud (White & Elson-Harris, 1992).

#### **Le sous-genre *Ceratitis* MacLeay:**

Ce sous-genre regroupe 8 espèces que l'on trouve en Afrique tropicale et du Sud. Parmi celles-ci, on peut citer notamment *C. capitata* (Wiedemann), *C. catoirii* Guérin-Méneville et *C. malgassa* Munro.

*C. capitata* s'est répandue dans presque tous les pays tropicaux et tempérés chauds (White & Elson-Harris, 1992). *C. catoirii* est endémique aux trois îles de l'archipel des Mascareignes (Maurice, Réunion et Rodrigues), et *C. malgassa* est présente uniquement à Madagascar (Hancock, 1984).

Ce sous-genre peut se différencier grâce aux caractères suivants (Hancock, 1984):

Les ailes sont larges et le dessin thoracique typique. Les ornements des ailes sont bruns et jaunes comme dans d'autres sous-genres, mais les zones jaunes sont plus importantes. Les caractères sexuels secondaires des mâles consistent en une modification des soies orbitales inférieures, qui peuvent se terminer ou non par des spatules. Les mâles sont attirés par le trimedlure.

#### **Le sous-genre *Pterandrus*:**

C'est un groupe de 17 espèces à distribution africaine. On y trouve notamment *C. anonae* Graham et *C. rosa* Karsch.

*C. rosa* est présente dans de nombreux pays d'Afrique de l'est, centrale et du sud, et a étendu sa distribution aux îles de l'Océan Indien (Madagascar, Maurice et Réunion) (Hancock, 1984).

Ce sous-genre est caractérisé par ses marques thoraciques et l'absence de taches abdominales. Les ailes sont plus étroites et le dessin plus sombre que dans le sous-genre *Ceratitis*, avec les zones jaunes réduites. Les caractères sexuels secondaires des mâles consistent en un "plumeau" noir sur les pattes (fémur et/ou tibia) ou en des dessins noirs et blancs sur le fémur de la patte antérieure. Les mâles sont attirés par le trimedlure.

Le genre *Ceratitis* inclut également les sous-genres *Pardalaspis* Bezzi et *Ceratalaspis* nov. (Hancock, 1984).

#### **Le genre *Neoceratitis* Hendel:**

C'est une nomination nouvelle du genre *Trirhithromyia* Hendel. Ce genre renferme 5 espèces africaines et était originellement décrit comme un sous-genre de *Ceratitis*, mais considéré comme un genre distinct par Hancock (1984). On y trouve notamment la mouche de la tomate *N. cyanescens* (Bezzi) présente à Madagascar, Maurice et la Réunion (Hancock, 1984).

### **La tribu des Dacini:**

Cette tribu regroupe 3 genres: *Bactrocera*, *Dacus* et *Monacrostichus*. Les larves de la plupart des espèces se développent dans des fruits; cependant, quelques *Bactrocera* et *Dacus* spp. peuvent également se développer dans les fleurs de Cucurbitaceae (White & Elson-Harris, 1992). Drew (1989a,b,c) proposa que les Dacini soient divisés en deux genres, *Dacus* et *Bactrocera*.

### **Le genre *Bactrocera* Macquart:**

#### **Le sous-genre *Zeugodacus* Hendel:**

Ce sous-genre comprend environ 70 espèces réparties en Asie tropicale, Australie, Indonésie et Papouasie Nouvelle-Guinée. Une espèce, *B. cucurbitae* (Coquillett), a étendu son aire de répartition à l'Afrique, à Guam, à Hawaii, aux Iles de l'Océan Indien et à l'Iran. Contrairement aux autres espèces du genre, la plupart des espèces du sous-genre *B. (Zeugodacus)* ont une forte préférence pour les Cucurbitaceae et préfèrent souvent les fleurs aux fruits (White & Elson-Harris, 1992).

Le genre *Bactrocera* inclut également les sous-genres *Afrodacus* Bezzi, *Austrodacus* Perkins, *Daculus* Speiser, *Hemigymnodacus* Hardy, *Notodacus* Perkins, *Paradacus* Perkins, *Paratridacus* Shiraki, et *Tetradacus* Miyake (White & Elson-Harris, 1992).

### **Le genre *Dacus* Fabricius:**

Le genre *Dacus* est divisé en 7 sous-genres, notamment *Dacus* et *Didacus*. Il regroupe environ 240 espèces, attaquant les gousses d'Asclepiadaceae et d'Apocynaceae, ou les fleurs et les fruits de Cucurbitaceae. La plupart des espèces se situent en Afrique, avec quelques espèces dans les autres régions de l'Ancien Monde.

#### **Le sous-genre *Dacus* Fabricius:**

Ce sous-genre regroupe environ 60 espèces, dont la plupart se situent en Afrique, avec quelques-une dans la zone allant de l'Asie à l'Australie. La plupart des espèces sont inféodées aux gousses d'Asclepiadaceae, ou ont une forte préférence pour les fruits de Cucurbitaceae.

#### **Le sous-genre *Didacus* Collart:**

Ce sous-genre comprend environ 70 espèces réparties en Afrique. La plupart des espèces sont associées aux fruits de Cucurbitaceae, ou aux gousses d'Asclepiadaceae et d'Apocynaceae. *Dacus ciliatus* est présente en Afrique, dans le sous-continent Indien et dans les Iles de l'Océan Indien.

### **Références Annexe 1**

- Cogan B. H. & H. K. Munro (1980): 40. Family Tephritidae. *In* Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. R. W. Crosskey (ed.), British Museum (Natural History), London: 518-554.
- Drew R. A. I. (1982): Taxonomy. *In* Economic Fruit Flies of the South Pacific Region. R. A. I. Drew, Hooper G. H. S. & Bateman M. A. (eds.), Queensland Dept. of Primary Industries, Brisbane: 139 pp.
- Drew R. A. I. (1989a): The taxonomy and distribution of tropical and subtropical Dacinae (Diptera: Tephritidae). *In* World Crop Pests - Fruit flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. A. S. Robinson & Hooper G. (eds.), Elsevier, Amsterdam, 3(A): 9-14.
- Drew R. A. I. (1989b): The tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) of the Australasian and Oceanian regions. *Memoirs of the Queensland Museum*, 26: 1-521.
- Drew R. A. I. (1989c): Taxonomy and zoogeography; the taxonomy and distribution of tropical and subtropical Dacinae (Diptera: Tephritidae). *In* World Crop Pests - Fruit flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. A. S. Robinson & Hooper G. (eds.), Elsevier, Amsterdam, 3(A): 9-14.
- Hancock D. L. (1984): Ceratitinae (Diptera: Tephritidae) from the Malagasy subregion. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 47: 277-301.
- Hancock D. L. (1986): Classification of the Trypetinae (Diptera: Tephritidae), with a discussion on the Afrotropical fauna. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 49: 274-305.
- Hardy D. E. (1977): Family Tephritidae (Trypetidae, Trupaneidae). *In* A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. M. D. Delfinado & Hardy D. E. (eds.), University of Hawaii, Honolulu, 3: 44-134.
- Kitto G. B. (1983): An immunological approach to the phylogeny of the Tephritidae. R. Cavalloro (ed.), Fruit Flies of Economic Importance, Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium, Athens, Balkema, Rotterdam: 203-211.
- White I. M. & M. M. Elson-Harris (1992): Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. ACIAR/CABI (ed.), Melksham: 601pp.

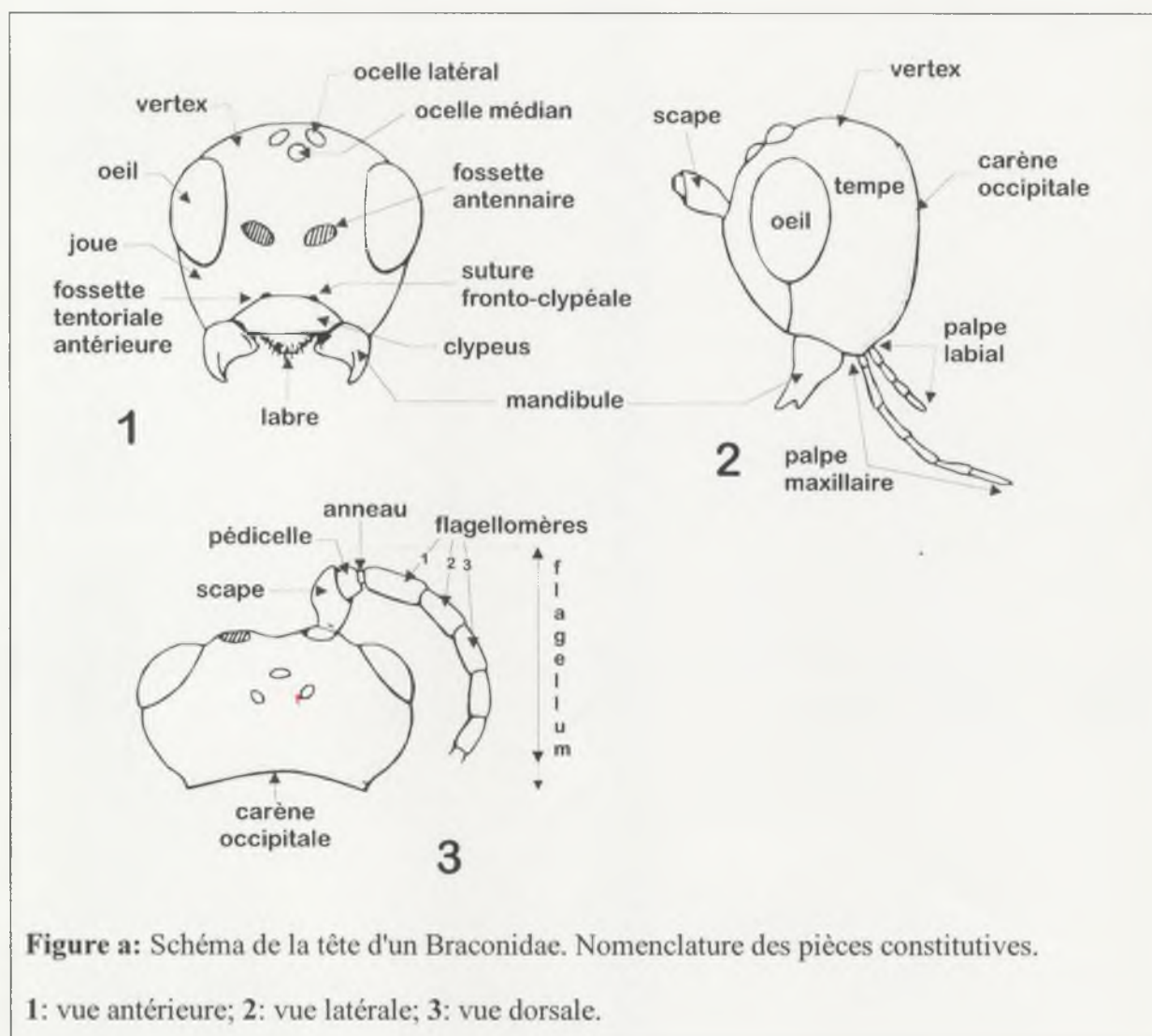


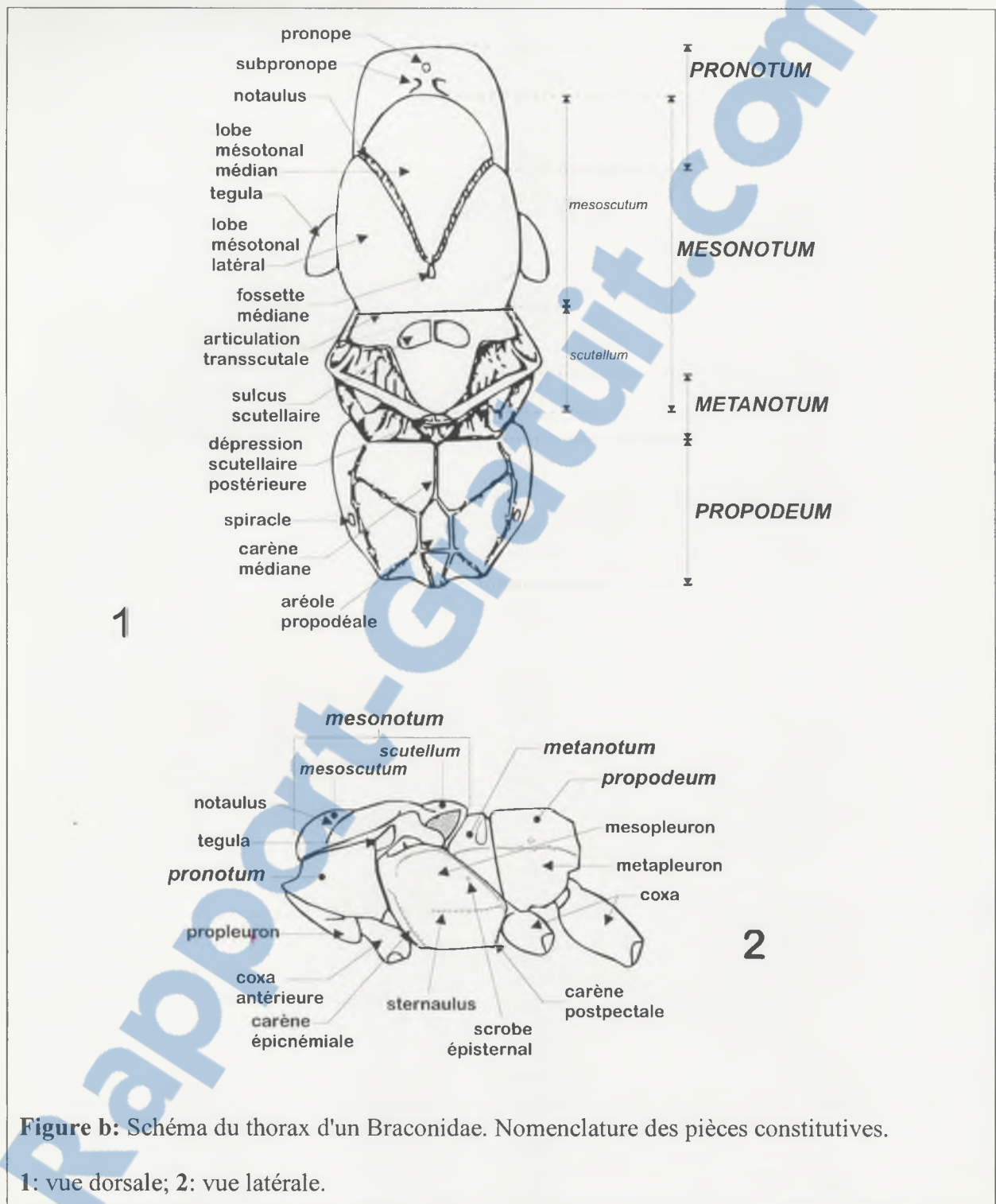


## ANNEXE 2 NOMENCLATURE MORPHOLOGIQUE DES BRACONIDAE

Les schémas suivants définissent les termes de nomenclature utilisés pour la description morphologique des Braconidae (d'après Wharton, 1997).

### Tête

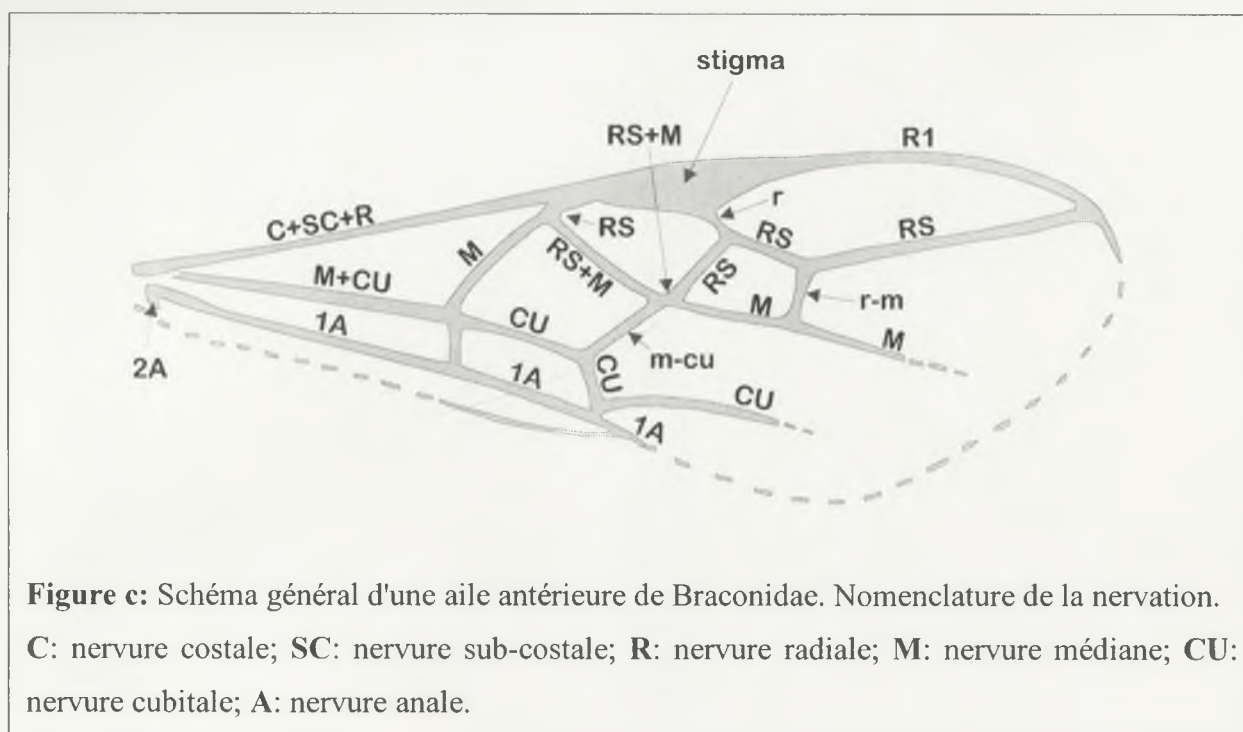




**Figure b:** Schéma du thorax d'un Braconidae. Nomenclature des pièces constitutives.

1: vue dorsale; 2: vue latérale.

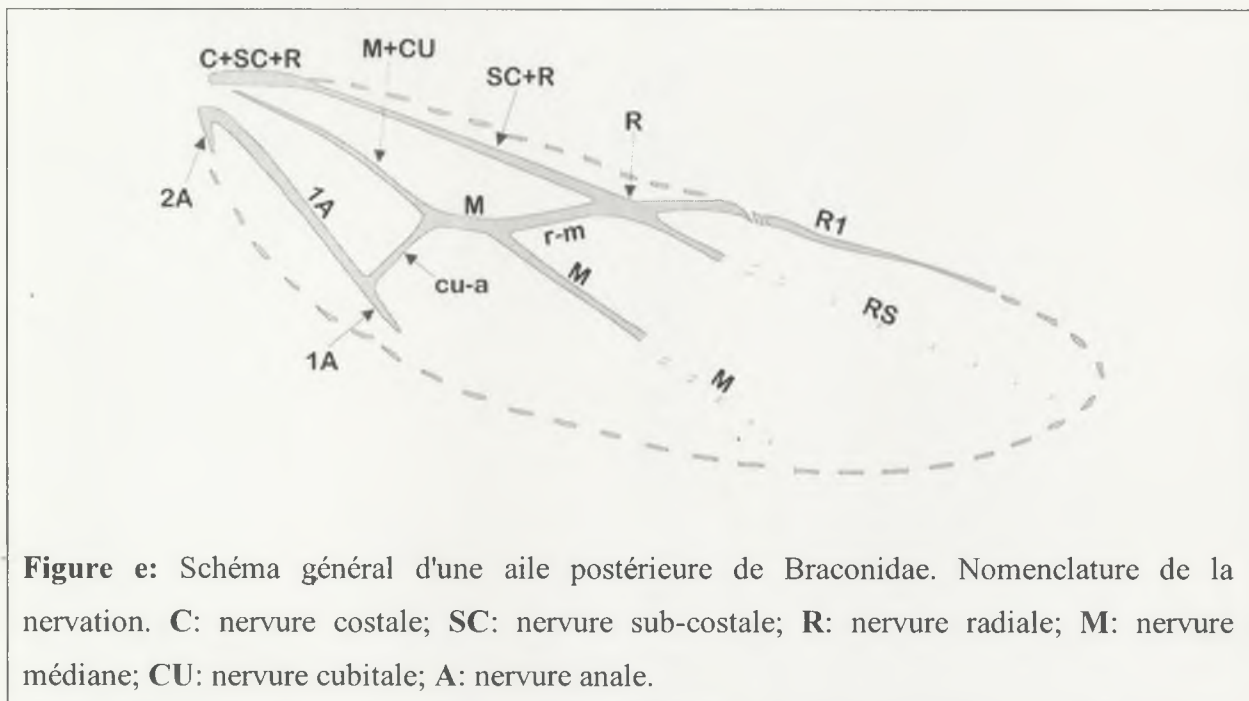
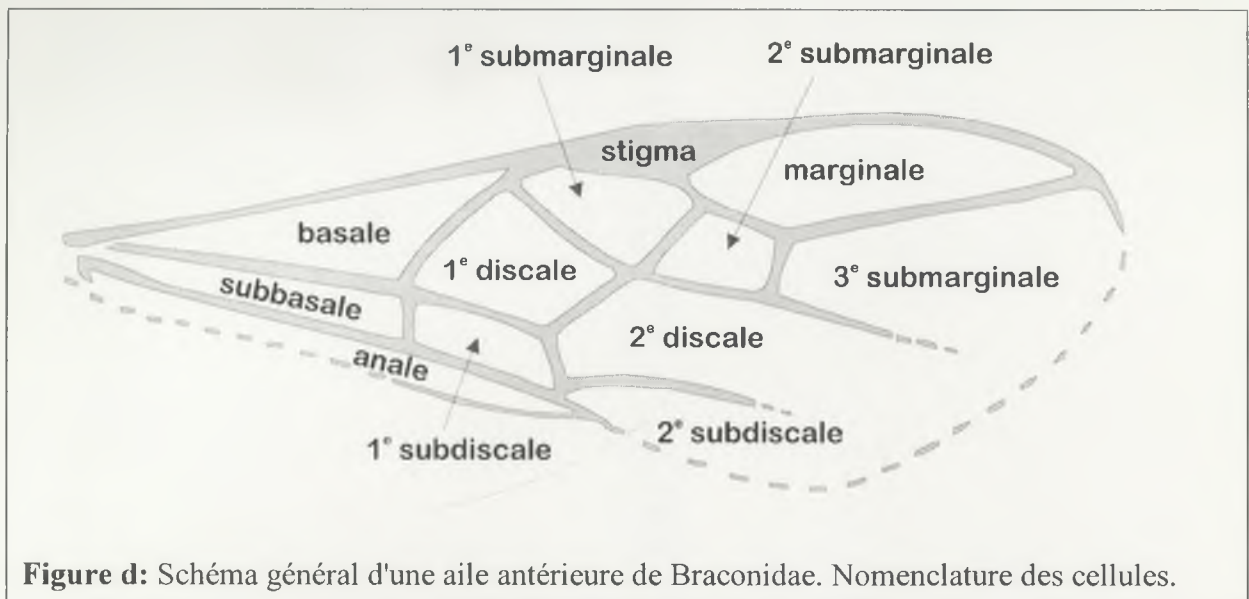




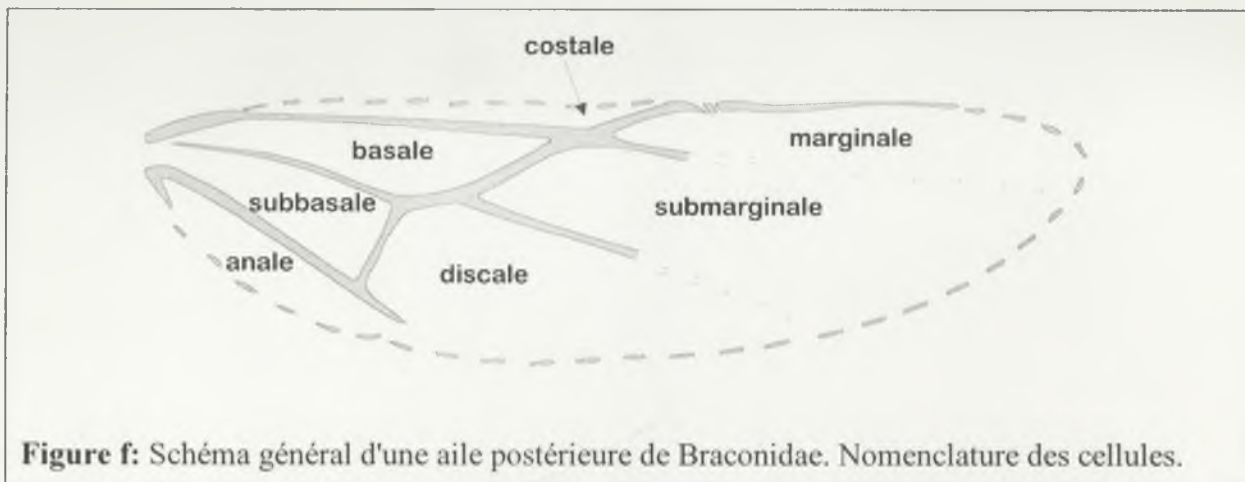
Chez les Braconidae, peu de nervures se ramifient: seule la nervure radiale se divise en 2 parties au niveau du stigma et donne naissance à R1 antérieurement et à RS (pour "radial sector") postérieurement. La nervure transverse entre RS et le stigma est simplement nommée r.

Les nervures longitudinales C, SC et R sont fusionnées. Elles sont donc nommées en utilisant les abréviations des nervures, jointes par un signe "+" (C+SC+R).

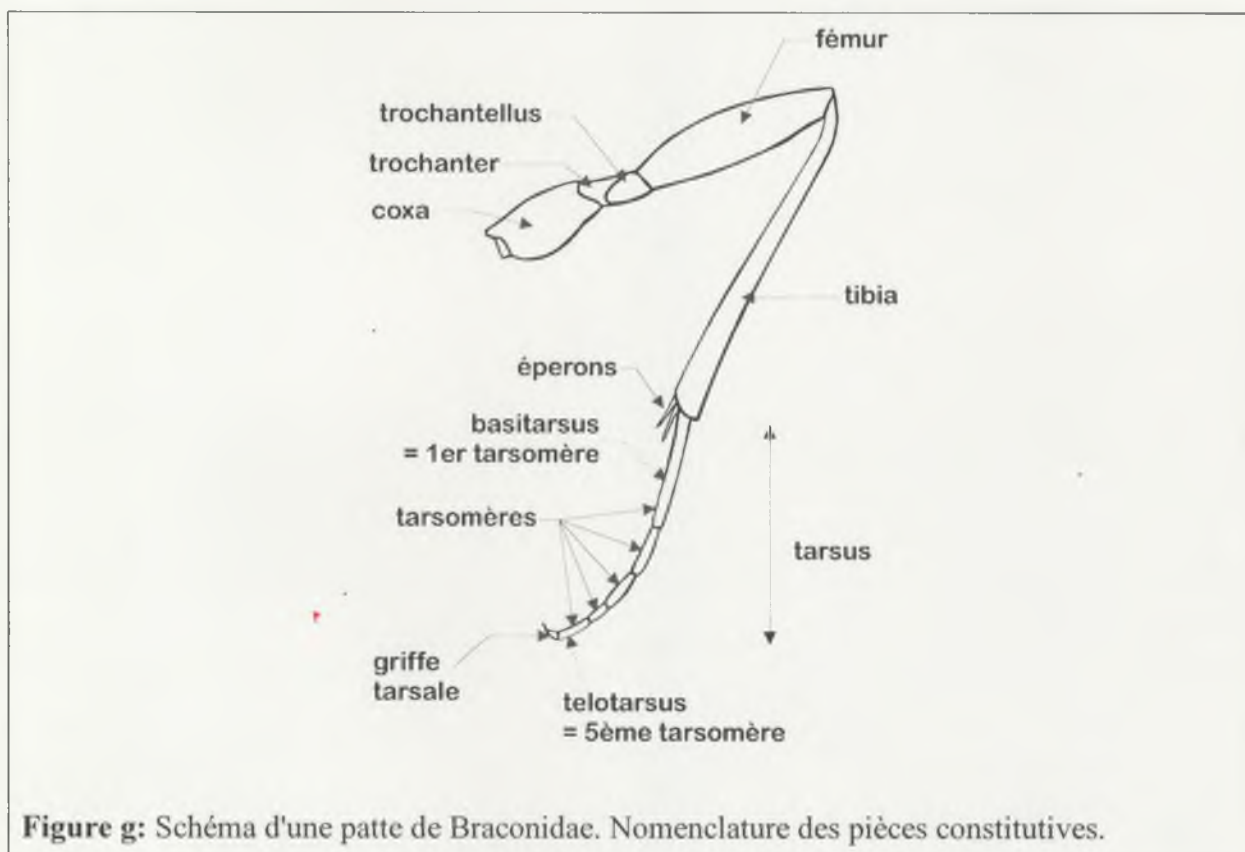
Les nervures transverses sont celles qui joignent deux nervures longitudinales. Leur nom est également composite: la première partie du nom est dérivée de la plus antérieure des deux nervures connectées et la deuxième partie du nom est dérivée de celui de la plus postérieure. Les deux parties du nom sont reliées par un signe "-".



La nervure costale de l'aile postérieure est un bref tronçon fusionné avec les nervures subcostale et radiale sur une courte distance le long de la base de la marge antérieure de l'aile. Comme pour l'aile antérieure, SC est complètement fusionnée avec R. Pour les autres nervures, voir les explications de l'aile antérieure (Figure c).

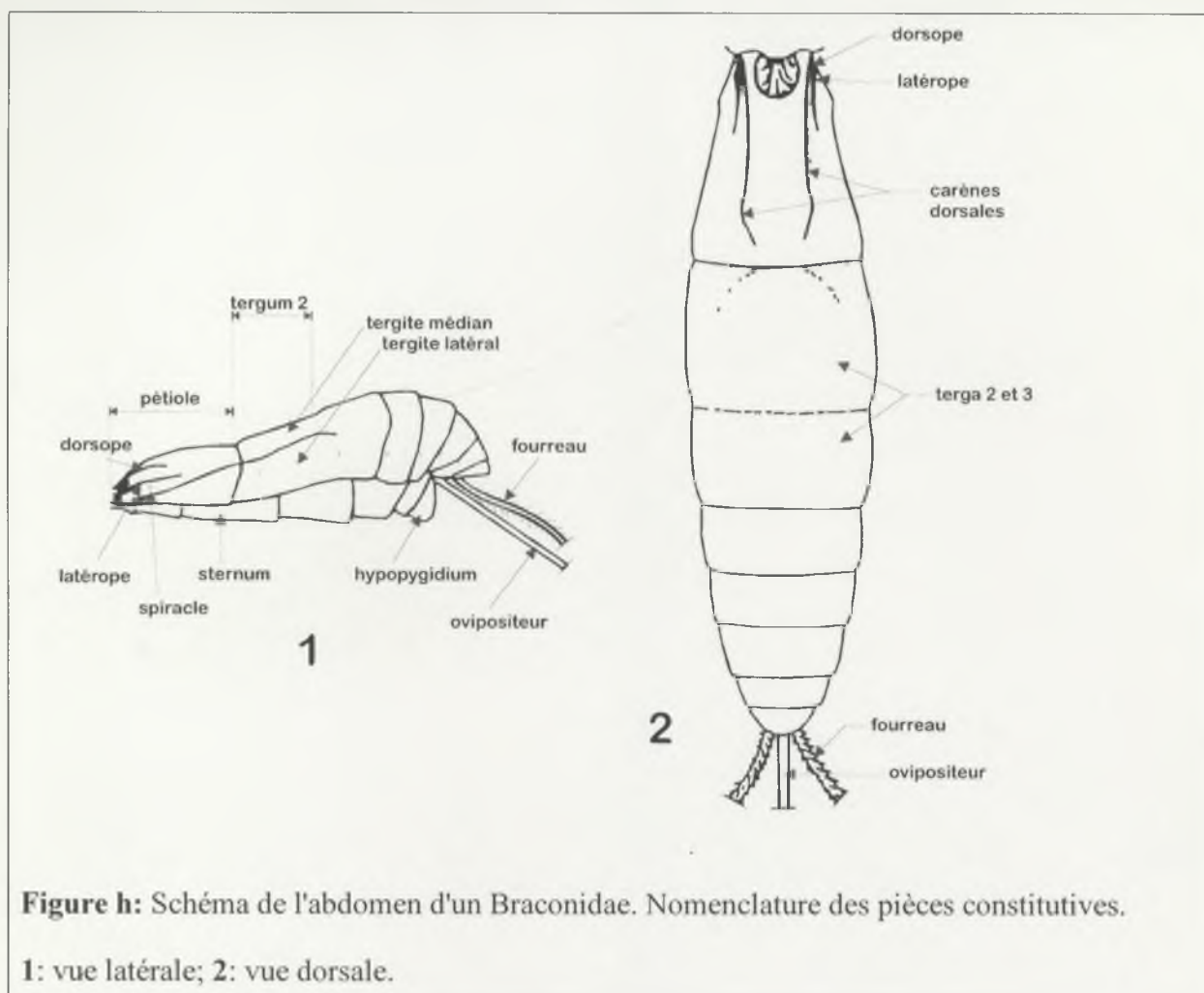


### *Pattes*



Les Braconidae se distinguent des autres familles notamment par la présence d'un double trochanter, constitué d'un trochanter proprement dit et d'un trochantellus.





### Référence Annexe 2

Wharton R. A. (1997): Generic relationships of Opiine Braconidae (Hymenoptera) parasitic on fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Contributions of the American Entomological Institute*, 30: 1-53.

VU :

Le Directeur de Thèse

VU :

Le Responsable de l'Ecole Doctorale

VU pour autorisation de soutenance

Rennes, le

Le Président de l'Université de Rennes 1

Patrick NAVATTE

VU après soutenance pour autorisation de publication :

Le Président du Jury,

## RESUME

La mouche du melon, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) et la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) sont d'importants ravageurs des cultures à l'île de la Réunion. La première espèce s'attaque aux Cucurbitaceae et la deuxième à des fruits de nombreuses familles. Un programme de lutte biologique contre ces mouches des fruits est initié en 1995 au CIRAD REUNION avec l'importation depuis Hawaii de deux espèces de parasitoïdes, *Psyttalia fletcheri* (Silvestri) et *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Braconidae: Opiinae). Les travaux présentés dans cette thèse ont pour objectifs de déterminer les différentes caractéristiques du cycle de développement et de mettre en évidence les stratégies de sélection de l'hôte chez ces deux espèces.

Après une description de la morphologie générale, les différents stades de développement et leur durée respective sont précisés. L'influence de la température sur le développement préimaginal est également caractérisée. L'équipement sensoriel des antennes et de l'ovipositeur des parasitoïdes est ensuite décrit.

La biologie de la reproduction est étudiée au travers de différents paramètres: la longévité, la fécondité potentielle et réalisée ainsi que le rythme nyctéméral de ponte.

L'étude des relations tritrophiques est menée dans le contexte d'une sélection optimale de l'hôte. L'attraction de *P. fletcheri* pour des fruits de Cucurbitaceae (plantes hôtes de *B. cucurbitae*) se révèle significative. En outre, l'infestation de ces fruits par des larves hôtes provoque les meilleurs taux de découverte, quelle que soit l'espèce de fruit testée. Pour exemple, un taux de 91% d'atterrissage est observé sur la source "citrouille infestée". Les femelles de *P. fletcheri* utiliseraient une combinaison de différents stimuli olfactifs pour localiser son hôte: à longue distance, des signaux émis par des fruits sains (synomones) guideraient l'insecte vers une parcelle, puis interviendraient des signaux plus directement liés à la présence de larves hôtes dans les fruits (synomones induites par l'herbivore, kairomones). Des analyses chimiques montrent que des composés volatils à 9 carbones et responsables des odeurs caractéristiques des Cucurbitaceae (nonénol, nonéol, nonadiénol) sont présents dans tous les fruits sains analysés, tandis que des composés particuliers (notamment acide acétique, éthanol, hexanol, hexénol et limonène) apparaissent ou augmentent en abondance lorsque ces fruits sont infestés. L'attraction des femelles de *P. fletcheri* pour ces composés doit être testée afin d'identifier avec précision les composés responsables de la sélection de l'hôte par ce parasitoïde.

Les réponses des femelles de *D. tryoni* à des fruits de bibace et d'élengi (plantes-hôtes de *C. capitata*) semblent indiquer que les signaux émis par un fruit sain n'interviendraient pas dans le processus de localisation de l'hôte par les femelles de ce parasitoïde, mais que des composés issus de la dégradation du fruit en présence ou non de larves hôtes pourraient intervenir.

Les perspectives d'utilisation de ces auxiliaires pour le contrôle biologique des mouches des fruits sont discutées.

**Mots-clés :** Diptera, Tephritidae, *Bactrocera cucurbitae*, *Ceratitis capitata*, Hymenoptera, Braconidae, *Psyttalia fletcheri*, *Diachasmimorpha tryoni*, parasitoïde, morphologie, développement, reproduction, relations tritrophiques, sémiochimiques.



## ABSTRACT

The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), and the mediterranean fruit fly ('medfly'), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae), are major pests of fruits and vegetables in the island of Réunion. The former species can cause important damage to cucurbitaceous crops and the latter attacks many host-plants of different families. A biological control programme is initiated in 1995 with the introduction of two species of parasitoids from the Hawaiian islands, *Psytalia fletcheri* (Silvestri) and *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Braconidae: Opiinae), parasitizing the melon fly and the medfly respectively. The aims of this study are to examine the characteristics of the life cycles of these two parasitoids species and to better understand the host searching strategies they adopt.

After a description of general morphology, their preimaginal stages and their respective durations are assessed. The influence of temperature on these developmental cycles is also studied. Then the sensorial equipment of the antennae and the ovipositors of the adults is described.

Reproductive biology was studied through adult longevity, potential and realized fecundity, and the circadian rhythm of oviposition.

Tritrophic interactions are studied in a wind tunnel. *P. fletcheri* females are attracted to host-plants of the melon fly (Cucurbitaceae) and this attraction is improved when fruits are infested with host larvae. A hypothesis is developed as to the succession of stimuli of different trophic levels used by a female parasitoid to locate its host. Chemical analyses show that 9-carbons components (nonenol, nonenal, nonadienal) are the basis of characteristic odours of Cucurbitaceae. These compounds are found in all analysed uninfested fruit. Particular components (acetic acid, ethanol, hexanol, hexenol, limonene) are identified in infested fruits. The attractivity of those compounds for *P. fletcheri* is to be tested to identify precisely compounds that are implicated in host searching behaviour.

*D. tryoni* females responses to loquat and to West indian medlar (medfly host-plants) indicate that semiochemicals from uninfested fruits would not be implicated in the host selection process. Nevertheless, some compounds issued from fruit degradation (with or without host larvae) should play a role in this process.

The potential of fruit fly biocontrol with these two braconid species as well as further topics for investigation are discussed.

**Keywords :** Diptera, Tephritidae, *Bactrocera cucurbitae*, *Ceratitis capitata*, Hymenoptera, Braconidae, *Psytalia fletcheri*, *Diachasmimorpha tryoni*, parasitoid, morphology, development, reproduction, tritrophic interactions, semiochemicals.