



HAL
open science

**Fopius arisanus, le droit à l'erreur : spécificité
parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde
ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae**

Pascal Rousse

► **To cite this version:**

Pascal Rousse. Fopius arisanus, le droit à l'erreur : spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae. Biologie animale. Université de la Réunion, 2007. Français. NNT : 2007lare0004 . tel-00646498

HAL Id: tel-00646498

<https://theses.hal.science/tel-00646498>

Submitted on 30 Nov 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE LA REUNION

Faculté des Sciences et Technologies

THESE

Présentée à l'université de La Réunion
pour obtenir le diplôme de doctorat

Discipline : Biologie Animale

Ecole Doctorale Interdisciplinaire

Accueil : CIRAD, UMR 53, Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical



FOPIUS ARISANUS, le droit a l'erreur

***Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un
parasitoïde ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae***

par
Pascal ROUSSE

Soutenue le 26 février 2007 devant le jury composé de :

Pr Anne-Marie CORTESERO, Université de Rennes 1

Dr Laure KAISER-ARNAULD, INRA Gif sur Yvette

Dr Thierry PAILLER, Université de La Réunion

Dr Serge QUILICI, CIRAD Réunion

Dr Bernard REYNAUD, CIRAD Réunion

Dr Oscar STAPEL, STEPP Bretagne

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Examineur

A Marie-Christine...

In the elder days of art
Builders wrought with greatest care
Each minute and unseen part,
For the Gods are everywhere.

Henry Wadsworth Longfellow
in H.G. Frankfurt, On bullshit.

La véritable connaissance commence
par la connaissance de notre ignorance.

Platon
Apologie de Socrate.

Du...
Du hast...
Du hast mich gefragt...
Und ich hab' nichts gesagt.

Rammstein
Du hast.

Heureux celui qui sait rire de lui-même,
car il n'a pas fini de s'amuser.

Un pingouin sur une carte postale.

A tous, merci...

La valeur d'un travail reflète celle de l'équipe qui l'a produit. Que les personnes qui ont su m'encadrer, me guider, m'aider ou tout simplement me supporter trouvent dans ces pages l'expression, sincère, de ma reconnaissance. Elles sont nombreuses.

Merci tout d'abord à Serge pour la rigueur qu'il a apporté à ce projet en rectifiant mes élucubrations et en me rappelant la valeur du conditionnel dans la langue française. Merci pour la confiance que tu m'as témoignée en me chargeant de cette tâche. Serge, c'est un véritable plaisir de travailler avec toi. Quand tu as le temps.

Merci au pacha, au boss, au parrain, enfin merci Bernard pour avoir encadré tout ça de loin, mais surtout pour m'avoir aidé à obtenir les financements nécessaires et facilité ma présence ici. A propos, Bernard, la soutenance c'est le 26 ; essaye d'être là, on ne pourra pas commencer sans toi.

Merci à Fred (celui qui a des cheveux) pour l'extrême motivation qu'il a mis à venir tripoter du parasitoïde avec moi. Depuis que tu as décidé de virer romano, Fred, il flotte comme une grande absence baignée de vide dans les couloirs du labo.

Merci à tous les petits gars de l'équipe entomologie : Moutou, Sylvain, Jim et Serge (ou l'inverse), éleveurs de championnes, Antoine, qui a décidé de faire profiter de ses talents au CIRAD plutôt qu'au National Geographic et Lulu pour... parce que c'est Lulu, tout simplement.

Merci à Etienne Brunel, de l'INRA Rennes, pour m'avoir mis le pied à l'étrier. Merci à Philippe d'avoir pris le relais en m'invitant ici.

Merci à toutes les personnes qui ont relu mes écrits au cours de ces années, y compris le présent manuscrit. Merci pour vos corrections et vos suggestions : Hélène -dont le nom pourrait également trôner dans la rubrique sourire et blague de veau-, Pierre François, Samuel, Jean Philippe et Loïc, dit Lolo, dit DarkLolo de Cottard.

Merci à Ernie Harris et Thomas Mangine, de l'USDA Hawaii, pour l'élevage que nous avons pu développer grâce à eux. Hi guys! Many thanks from La Réunion! Merci à Sergio de Angeli, de l'université de Göttingen, et Anne Bialecki de l'université de La Réunion, pour être allé flairer ce qui se passait dans les pontes de mouche. Merci à Frédéric Baret et Jean François Hanock, de l'INRA Avignon, pour les analyses colorimétriques. Merci pour leurs conseils à Louise Vet de l'université de Wageningen, Aurore Dubuffet et Eric Darrouzet de l'IRBI de Tours, Bob Wharton de l'université A&M du Texas, Yves Carton de l'université de Lyon et Fred Hamelin de l'ESSI de Nice.

Merci aux membres des comités de thèse qui ont jalonné son élaboration : Laure Kaiser de l'INRA de Gif, Anne Marie Cortesero et Jean Pierre Nénon de l'université de Rennes, Eric Thi bout de l'université de Tours et Serge Kreitter de l'ENSA Montpellier.

Merci aux urgences de Saint Pierre, aux kinés du Tampon et à M^{me} Alexis pour avoir préservé mon état physique ces trois dernières années. Merci aux tigres, aux éditions Sierra, aux Beru, aux Dropkick et à Carlos Núñez d'avoir géré l'état psychologique. Merci à François Sauveur du MS400 d'avoir abreuvé la science en marche de ses doctes prescriptions.

Merci à Ridley Scott pour avoir réalisé *Alien*. Ce film est une panacée pour expliquer au profane ce qu'est un parasitoïde. Merci aux centaines de milliers de d'insectes empoisonnés, englués, congelés, écrasés, éviscérés, avalés (pas fait exprès), encapsulés, noyés, affamés... ces myriades sacrifiées plus ou moins de leur plein gré pour me permettre d'inscrire des chiffres dans des cases.

Merci à Fred (l'autre), Jacques et Caro, les statophiles R-omanes, pour m'avoir aidé à traduire ces chiffres en jolis dessins. Merci à Chantal, Nadège, Magalie, Océane, Micheline, merci pour votre aide, votre sourire et votre accueil.

Merci à Pierre, Nathalie, Séverine, Lan, Gaëlle, Fabrice, Jérémie, Erwann, camarades de chiourme. A Marc d'être venu passer son stage à La Réunion pour me filer un coup de main. Merci, et bonne chance à vous tous. Parait que y a une vie après la thèse.

Merci aux inclassables mais irremplaçables que sont Helmut, Nadège, Caro, Dédé, David *alias* Choubaka, Nico *alias* Furious Topinambour, Rachel, Panzer Marcel, Jean-Seb, Kenny, Johann, Pic, Léna, Nathalie. Ainsi qu'aux autres, déjà cités dans d'autres rubriques. Faudrait voir à pas abuser non plus.

Merci à mon père de m'avoir guidé puis accompagné jusque là

Enfin, et surtout, merci à Gwen. Parce que si elle n'était pas, je ne pourrais pas être.



AVANT-PROPOS

Le travail présenté ici est le fruit de trois ans de recherches menées au CIRAD 3P de Saint Pierre, Réunion. Il illustre la volonté de cet organisme de développer des outils de lutte intégrée contre les ravageurs de cultures. Dans cet exemple précis, nous nous intéresserons à *Fopius arisanus*, un parasitoïde de mouches des fruits importé de Hawaï.

Ce manuscrit s'articule en cinq parties principales. La première est la présentation de la problématique, la lutte biologique contre les mouches des fruits. Dans la deuxième partie, nous dressons tout d'abord un bilan des connaissances sur le comportement de sélection de l'hôte par les parasitoïdes, puis plus précisément nous nous intéressons aux travaux existant sur *F. arisanus*. Les troisième et quatrième parties sont la présentation des expérimentations menées pour répondre à diverses questions soulevées lors de cette revue bibliographique. Nous nous intéressons d'abord à la spécificité de *F. arisanus*, puis à son comportement de localisation de l'hôte. Ces résultats, confrontés à la bibliographie, sont discutés dans une cinquième partie synthétique. Les termes pouvant prêter à confusion sont suivis d'un astérisque. Cet astérisque renvoie au lexique placé en fin d'ouvrage dans lequel sont précisées les définitions utilisées ici.

Ce travail a été financé par le Conseil Régional de La Réunion, le Fonds Social Européen et le CIRAD.



TABLE DES MATIERES

1. PROBLEMATIQUE

1.1. LA LUTTE BIOLOGIQUE : BEAUCOUP D'ESSAIS, QUELQUES REUSSITES IMPRESSIONNANTES	2
1.2. DES DIPTERES ET DES HOMMES	7
1.2.1. Les mouches des fruits : des ravageurs d'importance croissante	7
1.2.2. La lutte biologique contre les mouches des fruits	10
1.3. CONTEXTE LOCAL	12
1.3.1. La Réunion, l'île Intense (Météo-France, 2006)	12
1.3.2. L'agriculture réunionnaise (Agreste, 2005)	13
1.3.3. Les Tephritidae nuisibles à La Réunion	14
1.3.4. La lutte biologique contre les Tephritidae à La Réunion	17
1.4. OBJECTIFS	19

2. ETAT DES CONNAISSANCES

2.1. LA SELECTION DE L'HOTE CHEZ LES PARASITOÏDES D'ŒUFS	22
2.1.1. Définition et description	22
2.1.2. Stimuli visuels et mécaniques	23
2.1.3. Stimuli olfactifs	24
2.1.4. Le rôle des organes sensoriels	30
2.1.5. Plasticité et flexibilité des comportements	32
2.1.6. Interactions physiologiques hôte-parasitoïde	36
2.2. <i>FOPHUS ARISANUS</i> (SONAN, 1932)	40
2.2.1. Systématique	40
2.2.2. Morphologie	42
2.2.3. Répartition géographique	44
2.2.4. Données biologiques	44
2.2.5. Sélection de l'hôte	54
2.2.6. <i>Fopius arisanus</i> , agent de lutte biologique	56

3. SPECIFICITE PARASITAIRE

3.1. OBJECTIFS	60
3.2. METHODOLOGIE	63
3.2.1. Expériences en situation de non choix	63
3.2.2. Expériences en situation de choix	64
3.2.3. La taille de l'œuf influence-t-elle la décision de ponte ?	65
3.2.4. La taille de la larve influence-t-elle la survie du parasitoïde ?	66
3.2.5. Réponse immunitaire de l'hôte	67
3.3. RESULTATS	69
3.3.1. Expériences en situation de non choix	69
3.3.2. Expériences en situation de choix	73
3.3.3. La taille de l'hôte influence-t-elle la décision de ponte ?	75
3.3.4. La taille de l'hôte influence-t-elle la survie du parasitoïde ?	76
3.3.5. Réponse immunitaire de l'hôte	76
3.4. DISCUSSION	78
3.4.1. Qualité d'hôtes des Tephritidae de La Réunion pour <i>F. arisanus</i>	78
3.4.2. Taux de parasitisme	79
3.4.3. Réponse immunitaire de l'hôte	82
3.5. CONCLUSIONS	85

4. LOCALISATION DE L'HÔTE ET DE SON HABITAT	
<hr/>	
4.1. OBJECTIFS	90
4.2. METHODOLOGIE	93
4.2.1. Réponse aux stimuli olfactifs	93
4.2.2. Réponse aux stimuli visuels	97
4.2.3. Paramètres climatiques	100
4.2.4. Paramètres physiologiques	101
4.3. RESULTATS	103
4.3.1. Réponse aux stimuli olfactifs	103
4.3.2. Réponse aux stimuli visuels	107
4.3.3. Paramètres climatiques	108
4.3.4. Paramètres physiologiques	109
4.4. DISCUSSION	112
4.4.1. Nature des stimuli induisant une réponse des femelles naïves de <i>F. arisanus</i>	112
4.4.2. Spécificité des stimuli inducteurs de réponse	119
4.4.3. Interférence des facteurs climatiques et physiologiques	120
4.5. CONCLUSIONS	125
5. SPECIALISTE MAIS GENERALISTE	
<hr/>	
5.1. POLYPHAGE GENERALISTE OU OLIGOPHAGE OPPORTUNISTE ?	128
5.2. DONNEES DE TERRAIN	130
5.3. LE DROIT A L'ERREUR	132
5.3.1. Théorie	132
5.3.2. Le cas de <i>F. arisanus</i>	136
5.4. APPLICATIONS A LA LUTTE BIOLOGIQUE	138
6. PERSPECTIVES	143
<hr/>	
7. LEXIQUE	146
<hr/>	
8. REFERENCES CITEES	150
<hr/>	

1. PROBLEMATIQUE



Anonyme

1.1. La lutte biologique : beaucoup d'essais, quelques réussites impressionnantes

On peut définir la lutte biologique comme l'utilisation par l'Homme d'organismes vivants -ou de leur production- pour en limiter d'autres, considérés comme nuisibles (d'après la définition officielle de l'OILB*). Cette définition englobe l'utilisation de biotoxines inertes de même que celle d'entomophages. Ces auxiliaires, micro- ou macro-organismes, sont favorisés par manipulation du milieu ou libérés dans celui-ci. On distinguera dans ce dernier cas la lutte biologique classique, où un organisme le plus souvent exotique est inoculé dans un milieu dans l'espoir qu'il s'y établisse et s'y propage à long terme, et la lutte biologique inondative, où l'auxiliaire est produit en masse et libéré ponctuellement dans l'environnement (Cloutier & Cloutier, 1992).

A ce titre, on en trouve trace jusque dans l'Égypte antique, où les stocks de grains étaient préservés des rongeurs par des chats domestiqués. En 324 av J.C., en Chine, les nids de la fourmi *Oecophylla smaragdina* (Fab.) sont collectés et vendus aux paysans afin de protéger les plantations d'agrumes contre les lépidoptères et les coléoptères. Cependant, la première introduction volontaire d'un organisme d'un pays dans un autre à des fins de lutte biologique a eu lieu en 1762. Cette année là, le Martin triste *Acridotheres tristis* (L.) est introduit dans l'île de France (Maurice) pour contrôler le criquet *Nomadacris septemfasciata* (Serville) (Legner, 2006).

Ces premiers exemples illustrent l'utilisation de prédateurs en tous genres, dont des vertébrés. De fait, la découverte du parasitisme chez les insectes date du début du 17^e siècle, lorsque l'Italien Aldrovandi décrit en 1602 les « œufs » (en fait des cocons) du Braconidae *Cotesia glomerata* (L.) sur des larves de *Pieris rapae* (L.). Ce n'est qu'un siècle plus tard que le cycle biologique des parasitoïdes est entrevu pour la première fois, avec la description par le Hollandais van Leeuwenhoek -plus connu pour ses observations au microscope- du comportement d'un parasitoïde de puceron, probablement *Aphidius ribis* (Ashmead) (Legner, 2006).

Par la suite les potentialités se diversifient. En 1726, De Réaumur effectue la première description précise d'un champignon entomopathogène*, et dès les années 1830 leur

utilisation est préconisée en lutte biologique par LeConte, Bassi et Metchnikoff. Afin de préserver l'économie française et redorer le blason national, Pasteur lui-même conseille l'emploi de micro-organismes pour lutter contre le phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) en 1874. La première utilisation effective d'un entomopathogène produit en masse a lieu en Ukraine, en 1884, lorsqu'un ascomycète du genre *Metarhizium* est utilisé contre le charançon *Bothynoderes punctiventris* (Germar). Parallèlement, on assiste en 1863 à la première tentative de contrôle biologique d'une espèce végétale envahissante par un phytophage*. Cette année là, la cochenille *Indicus ceylonicus* (Green) est introduite dans le sud de l'Inde afin de freiner la propagation du cactus *Opuntia vulgaris* Miller (Bellows, 1999, Legner, 2006).

On peut considérer que la lutte biologique prend réellement son essor lors de cette fin du 19^e siècle, avec les travaux d'entomologistes tels que Fitch, Walsh et Riley. Ce dernier (figure 1.1) est à l'origine en 1873 du premier exemple de collaboration internationale dans ce domaine. Il s'agit encore une fois d'arracher le vignoble français des griffes du phylloxera par l'entremise d'un acarien prédateur, *Tyroglyphus phylloxerae* Riley. Suivent alors des échanges internationaux de parasitoïdes (*Trichogramma* sp. des USA au Canada en 1882, *C. glomerata* d'Angleterre aux USA en 1883...). Mais son oeuvre la plus spectaculaire, passée à la postérité comme le premier grand succès de la lutte biologique, est l'introduction volontaire de la coccinelle *Rodolia cardinalis* (Mulsant) en Californie pour pallier à celle, accidentelle, de la cochenille *Icerya purchasi* Maskell. L'opération est une réussite complète, générant des millions de dollars de bénéfices pour un investissement initial de moins de 5000 dollars (Legner, 2006).



Figure 1.1. Charles Valentine Riley, père de la lutte biologique moderne.

De 1899 à 1945, c'est le « fantôme de la coccinelle » (Lounsbury, 1940) : le succès de Riley inspire un nombre croissant d'introductions d'auxiliaires naturels (figure 1.2A). Peu d'entre elles seront cependant suivies de résultats aussi satisfaisants. On estime que depuis 1890, plus de 5000 tentatives d'introduction d'insectes ont été menées contre 500 ravageurs, dans 200 pays, lors de programmes de lutte biologique. Seules 30% des espèces introduites purent effectivement s'établir, et 36% de ces espèces établies eurent un effet notable sur les

populations ciblées. On peut donc estimer que seules 10% de ces tentatives amenèrent les résultats escomptés, pourcentage relativement invariant au cours du siècle (figure 1.2B) (Greathead & Greathead, 1992).

Après guerre, c'est l'engouement pour les pesticides récemment arrivés sur le marché. Les effets insecticides du DDT sont découverts en 1939, suivis par le développement des insecticides organochlorés, organophosphorés et à base de carbamates (Floate *et al.*, 2002). Les premiers résultats semblent extrêmement prometteurs puisque ces produits semblent

rapides, économiques et efficaces. Les problèmes d'apparition de résistance, de protection sanitaire du consommateur et de l'environnement ne sont pas encore à l'ordre du jour (Coderre & Vincent, 1992).

Face à cette apparente panacée, la lutte biologique est reléguée en solution de derniers recours et traînera cette piètre considération jusqu'au début des années 90 (Waage, 2000).

S'ajoutent à ce constat les mauvais points accumulés par la lutte biologique durant cette période. En effet, en

réaction à l'accroissement de l'intérêt pour la lutte chimique, certains partisans de la solution biologique augmentent la quantité des introductions aux dépens de la rigueur scientifique : c'est dans les années 50 que l'on constate le plus fort taux d'échecs de la lutte biologique classique (Gurr *et al.*, 2000).

Dès les années 60 cependant, le doute apparaît quant à l'utilisation inconsidérée des pesticides. Ses conséquences néfastes sur la santé humaine et l'environnement, ainsi que son

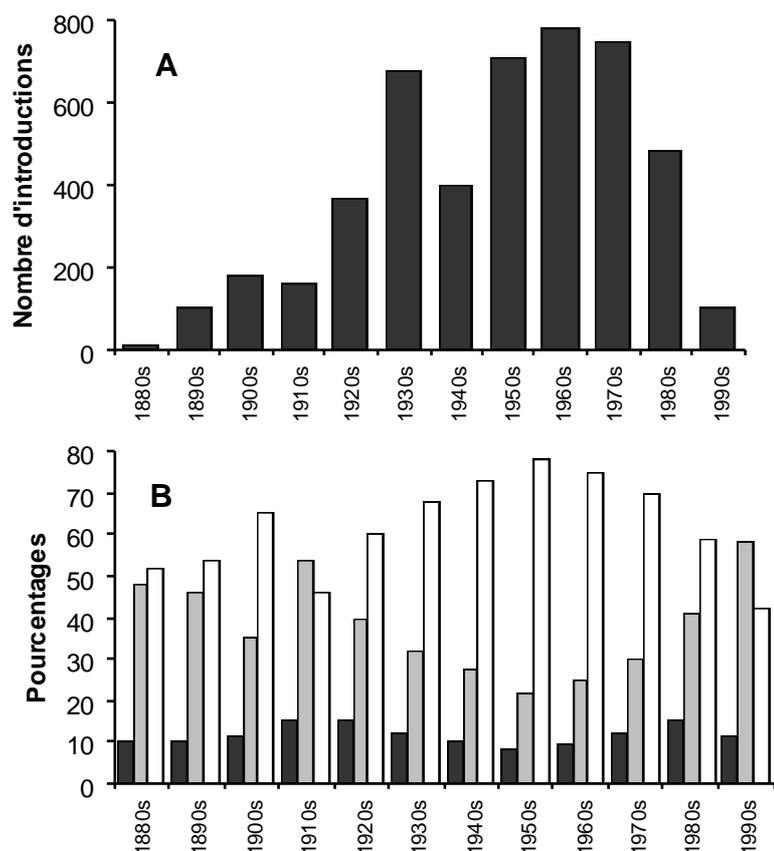


Figure 1.2. La lutte biologique classique au cours du siècle. A : nombre d'introductions d'ennemis naturels par décennie. B : pourcentages de ces introductions ayant conduit à des contrôles effectifs du ravageur ciblé (noir), à un établissement de l'agent (gris), à un échec ou aux résultats inconnus (blanc) (Données BIOCAT actualisées, Gurr *et al.* 2000).

efficacité de moins en moins évidente conduisent à parler de lutte raisonnée* et de lutte intégrée* : en découvrant peu à peu la multiplicité des relations trophiques au sein d'un écosystème, on réalise qu'il n'existe pas de réponse simple face à un problème complexe (Vincent & Coderre, 1992).

La lutte biologique retrouve peu à peu les grâces de la communauté scientifique, alors que surgissent dans les années 80 les prémices du débat sur ses effets non intentionnels. Ce débat oppose encore aujourd'hui partisans de la lutte biologique et écologistes conservationnistes*. Quels sont les risques provoqués par l'introduction d'un auxiliaire exotique pour la faune et la flore indigène annexes à l'espèce ciblée (Howarth, 1983) ? La lutte biologique classique est particulièrement visée du fait de son irréversibilité. Le débat est d'autant plus vif que transparaissent bien souvent des conflits d'intérêts entre les deux partis, en particulier lorsque les retombées financières ou politiques en viennent à motiver des introductions clandestines (Howarth, 2000). Pour les invertébrés, peu d'exemples reconnus permettent cependant d'évaluer le risque potentiel : sur 5279 introductions d'insectes



'OK, THEY GOT RID OF THE FRUIT FLIES... NOW HOW DO WE GET RID OF THE WASPS ?'

Figure 1.3. Caricature parue en 1992 dans le *Honolulu Star Bulletin* après l'annonce par l'USDA et l'Université de lâchers massifs de *Diachasmimorpha longicaudata* contre les mouches des fruits (Messing & Purcell, 2001).

prédateurs ou parasitoïdes enregistrées dans la base de données BIOCAT* (données 2005), seuls 80 (1.5%) auraient provoqué des effets non intentionnels connus sur la faune ou la flore indigène, et aucun cas d'extinction n'a été rapporté. Au su du manque de suivi et d'informations publiées entourant beaucoup de ces introductions, il convient néanmoins d'être prudents : la non connaissance de ces effets n'implique pas leur inexistence (J. Waage, com. pers., 2005). Dans le cas précis de Hawaï (figure 1.3), qui possède la palme du nombre d'espèces introduites au nom de la lutte biologique classique, ses partisans regrettent la sclérose administrative étouffant la

recherche dans ce domaine, en rappelant les succès obtenus contre les mouches des fruits (Messing & Purcell, 2001). Dans le même temps, ses détracteurs annoncent que moins de 10% des Ichneumonoides capturés dans la forêt hawaïenne en sont natifs (Asquith & Miramontes, 2001). En fait, la sérénité des réflexions est souvent grevée par la difficulté à mesurer les conséquences de ces introductions, et bien des exemples avancés par les conservationnistes sont contestés (Ehler, 2000).

C'est dans ce contexte socio-économique que s'inscrivent désormais les décisions de gestion de notre écosystème. Après les ères de l'empirisme optimiste, du stakhanovisme irréfléchi et du désintéressement condescendant, la lutte biologique est à la croisée des chemins (Vincent & Coderre, 1992). Idéalement, les lâchers sont désormais précédés d'études en milieu confiné sur la biologie, le comportement et la spécificité de ces organismes, études formalisées en 1996 par un code de conduite édité par la FAO* (Gurr *et al.*, 2000). Quels sont les requis écologiques de l'auxiliaire introduit ? Quelle est l'étendue de sa gamme d'hôtes ? Quelles sont ses interrelations avec les autres acteurs du système tritrophique* et de l'écosystème qu'on lui demande de coloniser ? Comment se superposent dans le temps son cycle biologique et celui de sa cible ?...

De la longue série d'essais et d'erreurs qu'est l'histoire de la lutte biologique surgissent des succès remarquables d'un point de vue économique, écologique, social et/ou environnemental. Pour un coût de moins de 45 000 dollars, la lutte contre la cochenille *Planococcus kenyae* (Le Pelley) au Kenya a permis par exemple l'économie de 14 millions de dollars (Huffaker *et al.*, 1976). L'introduction de l'Encyrtidae *Gyranusoidea tebygi* Noyes au Togo dans les années 80 a provoqué la diminution de plus de 95% des populations de la cochenille farineuse du manguiers *Rastrococcus invadens* Williams, occasionnant une économie annuelle de deux à trois millions de dollars pour un coût initial de 172 000 dollars (Vögele *et al.*, 1991). Le contrôle des populations des psylles des agrumes *Diaphorina citri* Kuwayama et *Trioza erytreae* (Del Guerci) à La Réunion et en Guadeloupe (Etienne *et al.*, 2001), le sauvetage du gommier de Ste Hélène, un temps menacé de disparition par la cochenille *Orthezia insignis* (Browne) (Fowler, 2005), la lutte contre la fougère d'eau *Salvinia molesta* D.S. Mitch au Sri Lanka (Roop & Fernando, 1992)... en sont encore de notables exemples.

L'introduction à Hawaï de *Fopius arisanus* (Sonan), auquel nous n'allons pas tarder à nous intéresser plus avant, en est un autre.

1.2. Des diptères et des Hommes

1.2.1. Les mouches des fruits : des ravageurs d'importance croissante

La famille des Tephritidae, dont les membres sont communément appelés mouches des fruits, compte environ 4000 espèces réparties sur toute la surface du globe. Environ 38% de ces espèces (tableau 1.1) se développent dans les fruits de leur hôte. Cette fraction comprend aussi bien des espèces univoltines* et oligophages* (*Rhagoletis* spp. des régions tempérées) que des espèces multivoltines* et polyphages* (*Ceratitis* et *Bactrocera* spp. des régions tropicales et subtropicales).

Tableau 1.1. Taxons principaux des Tephritidae classés suivant l'habitat, la gamme d'hôtes, la répartition géographique et l'importance relative dans la famille (White & Elson-Harris, 1992).

Habitat	Gamme d'hôtes	Distribution	Taxon	%
Hôtes surtout originaires des habitats tempérés, ou tropicaux secs/humides	Asteraceae, fleurs, rarement tiges ou racines	Toutes régions	Tephritinae, pas Tephrellini	40
	Acanthaceae, Lamiaceae, Verbenaceae, fleurs et fruits	Vieux monde, surtout Afrique	Tephrellini	4
	Cucurbitaceae, fleurs et fruits	Vieux monde, pas Afrique	<i>Bactrocera</i> (<i>Zeugodacus</i>)	2
La plupart des espèces attaquent les plantes d'une seule famille	Passifloraceae : fruits Apocynaceae et Asclepiadaceae	Vieux monde, surtout Afrique	<i>Dacus</i> (<i>Didacus</i>)	3
	Oligophages : fugivores ou mineuses de feuilles ou tiges	Toutes régions	Adramini et Trypetini	19
	Frugivores, certaines polyphages	Surtout Afrique	Ceratitidini (<i>Ceratitina</i>)	4
Hôtes surtout originaires de la forêt tropicale humide	Poaceae : tiges	Zone tropicale Vieux monde	Ceratitidini (<i>Gastrozonina</i>)	3
	Cucurbitaceae surtout : fleurs et fruits	Afrique Asie	<i>Dacus</i> (<i>Callantra</i>) <i>D.</i> (<i>Dacus</i>)	3
		Vieux monde Un peu Afrique	<i>Bactrocera</i> sauf <i>B.</i> (<i>Zeugodacus</i>)	9
La plupart des espèces sont polyphages	Souvent polyphages	Zone tropicale Nouveau monde	<i>Anastrepha</i>	5
	Bois en décomposition	Zone tropicale Vieux monde	Acanthonevriini et Phyalmiini	8

Les femelles pondent leurs œufs à travers l'épiderme, puis les larves se développent dans la pulpe avant de gagner le sol où se fait la pupaison*, à l'extérieur du fruit (figure 1.4). Celui-ci subit donc trois niveaux de dégâts : la ponte elle-même provoque l'apparition de nécroses et de chloroses* localisées, les larves entraînent une dégradation interne et leur action favorise le développement de tout un cortège de micro-organismes commensaux et de

ravageurs secondaires, accélérant la déliquescence. Rapidement le fruit est impropre à la vente et la consommation (figure 1.5).

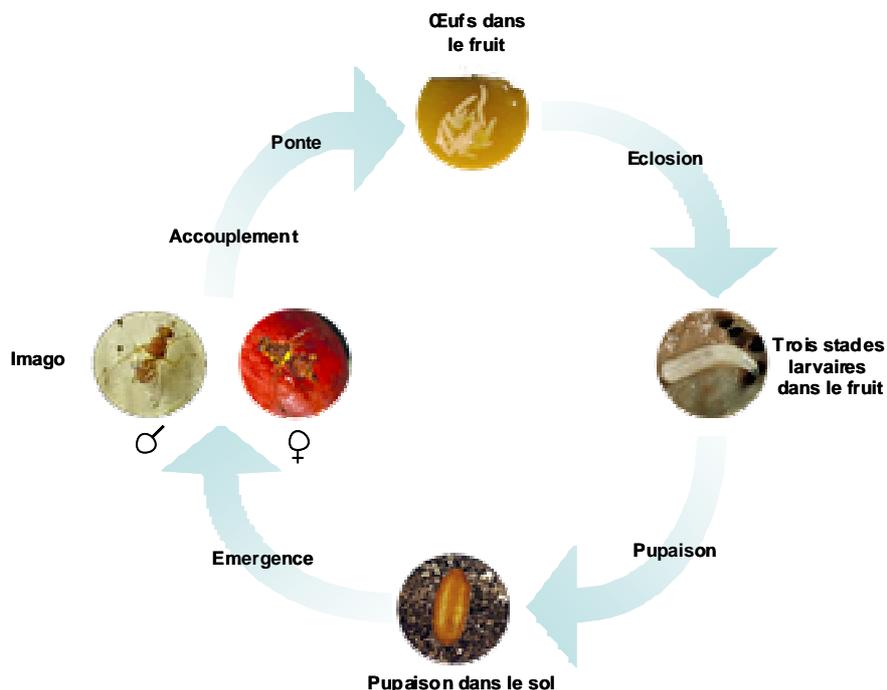


Figure 1.4. Cycle biologique des Tephritidae.

Pour les pays producteurs, les fruits tropicaux représentent une manne économique considérable. Par exemple, les exportations de mangues à destination de l'Union Européenne ont représenté près de 200 000 tonnes, environ 500 millions d'euros, en 2004-2005 (Fruitrop, 2006a). L'importation de 200 000 tonnes de pomelo au Japon, pour la seule année 2005, a rapporté près de 150 millions d'euros aux pays producteurs (Etats-Unis et Afrique australe) (Fruitrop, 2006b). Pour le Chili, premier producteur de fruits frais de l'hémisphère sud, les exportations 2003-2004 ont représenté une rentrée d'argent de 1900 millions de dollars (Latinanews, 2006). Ces exportations nécessitent cependant des produits de première qualité. De plus, l'importation dans des pays où les conditions climatiques permettraient l'établissement de ces ravageurs est soumise à des mesures de quarantaine drastiques (figure 1.6), voire interdite, nuisant ainsi à la fluidité et/ou la rentabilité des échanges commerciaux. Les pertes économiques sont donc considérables, que



Figure 1.5. Anonne infestée par des larves d'*Anastrepha* sp. (Photo X. Scheldeman, université de Gand).

ce soient le manque à gagner dû à la perte de production, la perte de marchés en raison de la réglementation phytosanitaire ou le coût de la protection des cultures. On estime que les mouches des fruits causent annuellement une perte de 200 millions de dollars au Pakistan (Stonehouse *et al.*, 1997) ou encore de 300 millions de dollars en Israël (AIEA, 2006). Les programmes d'éradication de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) en Californie ont coûté 500 millions de dollars en 25 ans (Carey, 2000).

A la désorganisation des systèmes de production et d'échange s'ajoute un risque pour la biodiversité locale. La circulation internationale de fruits frais a occasionné de nombreux exemples de ces invasions biologiques par certaines Tephritidae (Duyck *et al.*, 2004a). Le cas de La Réunion est remarquable, avec l'introduction accidentelle de sept espèces d'importance économique au cours de sa courte histoire humaine. Il s'agit dans la plupart des cas de déplacements compétitifs*, pouvant mener parfois à l'extinction d'espèces endémiques (Duyck, 2006b). Certaines *Bactrocera* spp. en particulier, parmi les plus polyphages, se répandent rapidement à l'échelle du globe (Taher, 1998, Lux *et al.*, 2003, Vayssières *et al.*, 2005).

Quelle réponse apporter ? La lutte contre les Tephritidae repose encore trop souvent sur l'utilisation de pesticides, seuls ou mélangés à des attractifs alimentaires (Roessler, 1989). Pour des raisons sanitaires évidentes, des méthodes alternatives sont nécessaires. Le traitement prophylactique, obtenu par des techniques culturales adaptées telles que la destruction des fruits attaqués, réduit la propagation du ravageur à l'échelle de la parcelle. Pour certaines espèces, on peut procéder à la destruction des mâles attirés par des attractifs sexuels (« Male Annihilation Technique ») (Qureshi *et al.*, 1981). Localement, le lâcher massif de mâles stériles (« Sterile Insect Technique ») peut amener à l'éradication d'une espèce, à condition d'avoir les moyens de production nécessaire (Hendrichs *et al.*, 2002). Depuis peu, cette technique est cependant plus considérée comme une méthode de lutte que comme une méthode d'éradication.



Figure 1.6. Signalisation routière en Australie.

Du fait de ses avantages économiques et environnementaux, la lutte biologique, sous toutes ses formes, est l'une des premières réponses envisagées. Son application aux mouches des fruits, dans un contexte global et plus local, fait l'objet des paragraphes suivants.

1.2.2. La lutte biologique contre les mouches des fruits

La lutte biologique contre les mouches des fruits a un siècle. A l'image de la lutte biologique en général, elle a connu de nombreux déboires, mais également des succès considérables. Tout commence en 1902, lorsque le gouvernement australien décide d'entreprendre une campagne de lutte contre *C. capitata*. Peu après, des programmes similaires sont lancés en Italie, contre la mouche de l'olive *Bactrocera oleae* (Gmelin), et à Hawaï contre *C. capitata* et *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett). Durant la première moitié du siècle, les efforts de recherche d'auxiliaires sont donc principalement menés par l'Australien G. Compere, l'Italien F. Silvestri (figure 1.7) et les Hawaïens D.T. Fullaway et J.C. Bridwell. Les rigueurs et la longueur du transport, inhérents à l'époque, anéantissent hélas la plupart des résultats de leurs prospections. Peu d'insectes survivent aux voyages transcontinentaux, et seule une petite fraction de ceux-ci réussissent à s'établir. Des résultats encourageants sont pourtant obtenus, à Hawaï, avec l'introduction de *Psytalia fletcheri* (Silvestri) contre *B. cucurbitae* et de *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron), de *D. fullawayi* (Silvestri) et de *Tetrastichus giffardianus* Silvestri contre *C. capitata* (Wharton, 1989).

L'arrivée, en 1945, de la mouche orientale *Bactrocera dorsalis* (Hendel) à Hawaï, déclenche une intense dynamique de prospection, dont les fruits profiteront à plus long terme à l'ensemble des pays concernés par le problème des mouches des fruits. Pas moins de 14 prospecteurs sillonnent le monde et ramènent 24 espèces de parasitoïdes. Cinq d'entre elles s'établissent, dont trois entraînent une diminution notable des populations de *B. dorsalis* et *C. capitata* : *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), *Fopius vandenboschi* (Fullaway) et *F. arisanus*.

Un an après l'introduction de ce dernier, on estime à 60% la diminution des populations de *B. dorsalis* (Newell & Haramoto, 1968). Ce succès motive par la suite l'exportation de ces



Figure 1.7. Filippo Silvestri, infatigable prospecteur de parasitoïdes de mouches des fruits.

parasitoïdes à travers le monde. Des introductions sont tentées principalement en Floride, au Costa Rica, à Fidji, en Australie, à l'île Maurice... mais la plupart n'ont fait l'objet ni de suivis ultérieurs ni de publication des résultats. Certaines de ces introductions engendrent des réductions notables des populations de mouches, sans qu'aucune ne permette d'égaliser les résultats obtenus à Hawaï. Parallèlement, les prospections pour la recherche de nouvelles espèces de parasitoïdes continuent, principalement en vue du contrôle biologique de *B. cucurbitae* (Wharton, 1989).

Au moins 82 espèces de parasitoïdes ont été récoltées à partir de Tephritidae lors de ces différentes missions de prospection. Seules 44 ont été relâchées, et 22 se sont établies. Au final, il est malaisé de juger de l'efficacité de ces programmes, du fait du manque de données économiques et d'études précises antérieures aux lâchers. L'efficacité est souvent jugée aux seuls taux de parasitisme observés sur le terrain après lâcher, ce qui manque parfois de pertinence dans une optique d'analyse coût/bénéfice. Par-dessus tout, l'ignorance liée à l'efficacité de ces introductions résulte du manque de recul par rapport aux espèces manipulées : les données biologiques publiées sont souvent lacunaires, voire inexistantes (Wharton, 1989). Comme la majorité des programmes de lutte biologique, ceux qui visent des Tephritidae tendent donc ces dernières années à faire moins mais mieux. Comme nous allons le voir au travers de l'exemple de La Réunion, il s'agit dorénavant d'introduire des espèces exotiques dont la biologie et le comportement sont mieux appréhendés, afin de maximiser les chances de succès et minimiser les effets non intentionnels.

1.3. Contexte local

1.3.1. La Réunion, l'île intense (Météo-France, 2006)

Située dans l'océan indien par 21°S et 55°30'E (figure 1.8), l'île de La Réunion couvre une superficie de 2512 km². Avec les îles de Maurice et de Rodrigues, elle forme l'archipel des Mascareignes. L'île s'est formée par l'émission magmatique sous-marine d'un point chaud il y a trois millions d'années. Ces éruptions ont généré le volcan du Piton des Neiges, point culminant de l'océan Indien à 3069 m, puis plus tard celui du Piton de la Fournaise, encore en activité. Ces deux volcans donnent à l'île entière une structure de volcan bouclier.



Figure 1.8. Situation de La Réunion dans l'océan Indien.

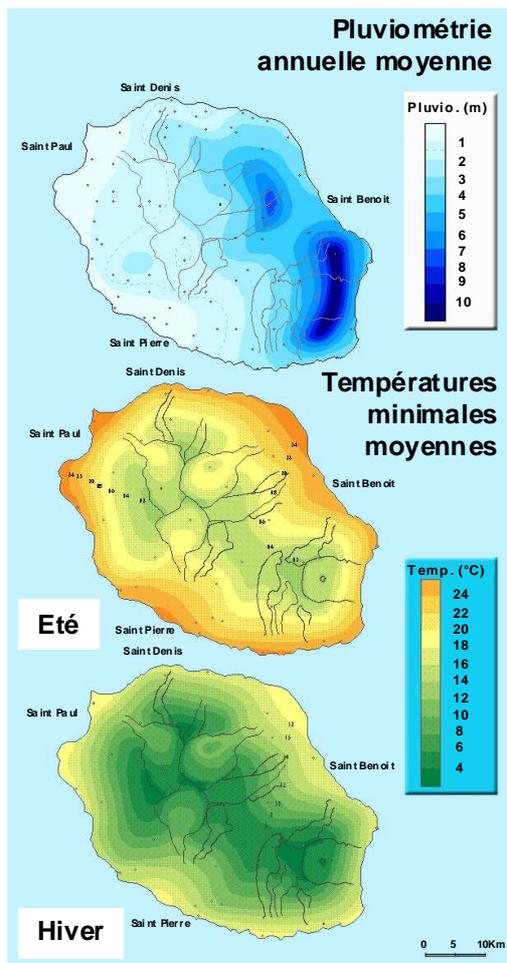


Figure 1.9. Pluviométrie, températures estivales et hivernales à La Réunion.

Cette structure ainsi que le travail de l'érosion ont façonné un relief très accidenté générant de très nombreux microclimats. On peut néanmoins différencier deux zones climatiques principales délimitées par la chaîne montagneuse centrale. A l'est, la côte au vent est exposée aux alizés dirigés par l'anticyclone semi permanent de l'océan Indien et bénéficie de fortes précipitations (plus de 2-3m par an, figure 1.9). A l'ouest, la côte sous le vent est protégée et bénéficie de conditions climatiques nettement moins humides, voire arides (moins de 1m par an).

Le climat de l'île est de type tropical humide, caractérisé par deux saisons. L'été austral, de décembre à avril est caractérisé par un climat chaud et humide avec phénomènes cycloniques. L'hiver, de mai à novembre, procure un climat frais et relativement sec (figure 1.9).

1.3.2. L'agriculture réunionnaise (Agreste, 2005)

Du fait de son relief et de l'activité volcanique, l'agriculture dispose d'un espace réduit. En 2004, la Surface Agricole Utile atteignait 48 989 ha (en incluant les jardins privés), soit moins de 20% du territoire (figure 1.10). Les exploitations agricoles sont généralement de petite taille, 97% d'entre elles ayant moins de 10 ha.

Les trois quarts de cette SAU sont occupés par les terres arables ; plus des deux tiers sont plantés de canne à sucre, mais on trouve également des cultures céréalières et légumières. Parmi ces dernières, on compte 250 ha de tomates et 100 ha de chouchoux (également nommés chayottes ou christophines). La part des cultures fruitières, permanentes ou semi permanentes, représentent approximativement 5% de la SAU. Les principaux fruits (au sens culinaire et non biologique) produits sont le letchi (840 ha), la banane (370 ha), l'ananas (330 ha) et les agrumes (300 ha). Les surfaces enherbées pour l'élevage constituent près de 20% de la SAU.

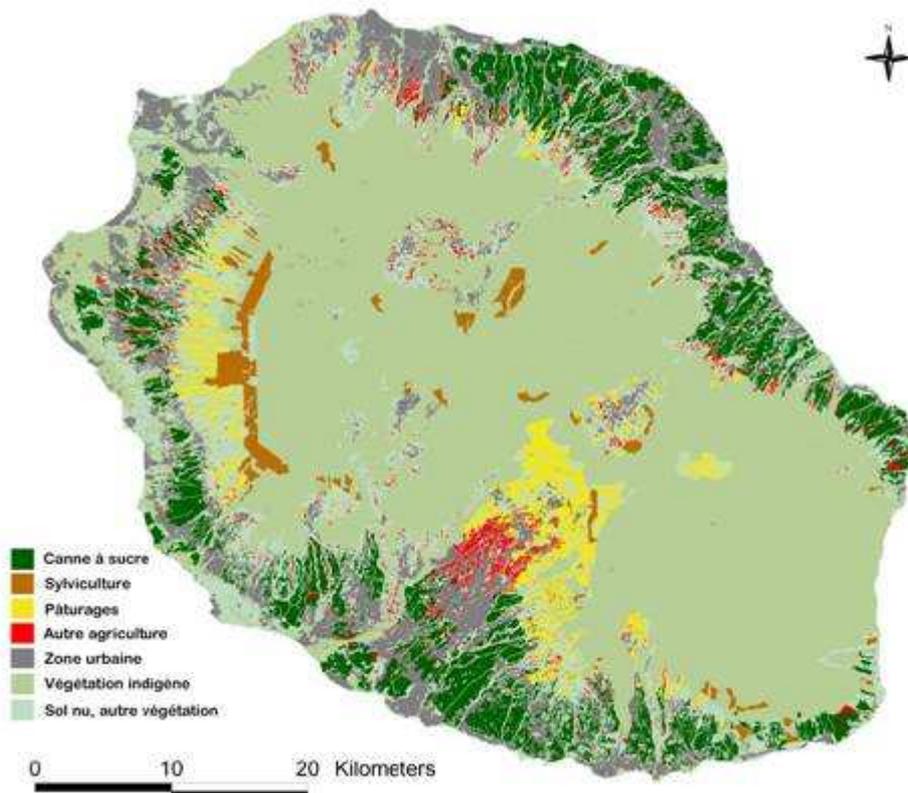


Figure 1.10. La Réunion vue du ciel. Répartition des surfaces agricoles. Les zones fruitières et maraîchères sensibles aux attaques de Tephritidae sont intégrées dans la catégorie « Autre végétation ». Assemblage de l'information géographique : Erwann Lagabrielle, Bruce Ayache, Projets APIC-bio-DOMINO, Cirad, 2006. Source des données initiales : UMR 53 (Cirad-Université de La Réunion), University of Cape Town, Mission Parc National de La Réunion, Cirad, Joël Dupont, TEMOS (Cirad-IRD), AGORAH, INSEE, BD TOPO® IGN.

1.3.3. Les Tephritidae nuisibles à La Réunion

Des huit espèces de Tephritidae d'importance économique actuellement présentes à La Réunion, une seule est endémique des Mascareignes. Ces espèces sont réparties en quatre genres (figure 1.11). Quatre d'entre elles sont nuisibles aux cultures légumières (Solanaceae et Cucurbitaceae), alors que les quatre autres, plus polyphages, s'attaquent aux cultures fruitières de diverses familles botaniques. D'après une étude menée par le CIRAD-FLHOR, les dégâts annuels (pertes et coût de la lutte) s'élèveraient à plus d'un million d'euros (Bunge-Vivier, 1993). Les descriptions ci-dessous sont tirées de White & Elson-Harris (1992), Brevault (1999) et de données non publiées de Pierre François Duyck et Serge Quilici. Les photos sont de Antoine Franck.

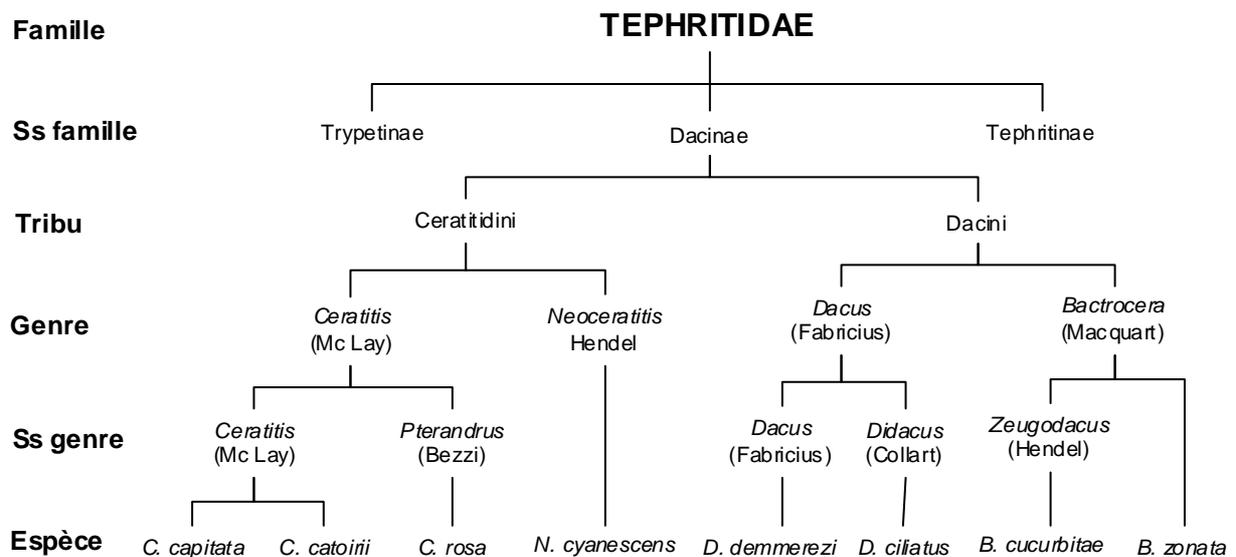


Figure 1.11. Position taxonomique des espèces nuisibles de Tephritidae de La Réunion (Norrbon, 2004).

Nom complet *Ceratitis catoirii* Guérin-Méneville, 1843

Nom vernaculaire La mouche des Mascareignes

Tribu Ceratitidini

Répartition Désormais endémique de La Réunion.
Espèce menacée

Gamme d'hôtes Polyphage en théorie. En pratique, n'est plus signalée que sur trois hôtes réguliers.



Nom complet *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824)

Nom vernaculaire La mouche méditerranéenne des fruits

Tribu Ceratitidini

Répartition Quasi-cosmopolite (zones tropicale, subtropicale et méditerranéenne)
Amérique du nord ?

Détectée à La Réunion en 1939

Gamme d'hôtes Très polyphage. On lui connaît 357 fruits hôtes dans 67 familles



Nom complet *Ceratitis rosa* (Karsch, 1887)

Nom vernaculaire La mouche du Natal

Tribu Ceratitidini

Répartition Afrique de l'est et du sud, Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1955

Gamme d'hôtes Très polyphage. On lui connaît à La Réunion 56 plantes hôtes de plus d'une dizaine de familles différentes.



Nom complet *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi, 1923)

Nom vernaculaire La mouche de la tomate

Tribu Ceratitidini

Répartition Madagascar
Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1951

Gamme d'hôtes Oligophage, inféodée aux Solanaceae



Nom complet *Dacus ciliatus* Loew, 1862
Nom vernaculaire La mouche éthiopienne
des Cucurbitacées
Tribu Dacini
Répartition Afrique, Inde, Moyen Orient
Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1964
Gamme d'hôtes Oligophage, inféodée aux Cucurbitaceae



Nom complet *Dacus demmerezi* Bezzi, 1917
Nom vernaculaire La mouche des Cucurbitacées
de l'Océan Indien
Tribu Dacini
Répartition Madagascar, Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1972
Gamme d'hôtes Oligophage, inféodée aux Cucurbitaceae



Nom complet *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett, 1899)
Nom vernaculaire La mouche du melon
Tribu Dacini
Répartition Asie-Pacifique (Pakistan - Philippines)
Afrique de l'est, Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1972
Gamme d'hôtes Oligophage à large gamme d'hôtes.
125 hôtes signalés, majoritairement des Cucurbitaceae.



Nom complet *Bactrocera zonata* (Saunders, 1842)
Nom vernaculaire La mouche de la pêche
Tribu Dacini
Répartition Afrique du nord est (Kenya, Egypte)
Asie du sud est, Mascareignes
Détectée à La Réunion en 1991
Gamme d'hôtes Polyphage. Une trentaine d'hôtes connus.



1.3.4. La lutte biologique contre les Tephritidae à La Réunion

On compte à La Réunion trois espèces « indigènes » de parasitoïdes de Tephritidae. Sous ce terme sont regroupées les espèces ayant colonisé l'île de façon naturelle ainsi que celles qui ont été introduites involontairement par l'Homme, sans que ces introductions puissent être datées. Il s'agit de trois Braconidae Opiinae larvo-pupaux : *Psytalia distinguenda* (Granger), *P. insignipennis* (Granger) et *D. fullawayi* (Wharton *et al.*, 1999, Hurtrel, 2000).

A ces espèces s'ajoutent les introductions volontaires menées par l'IRAT* puis le CIRAD depuis 1962. Lors d'une première phase, de 1962 à 1982, 10 espèces plus ou moins spécifiques sont introduites et lâchées (tableau 1.2), et deux premières tentatives d'introduction de *F. arisanus* sont effectuées. Huit de ces espèces sont également élevées en laboratoire et massivement relâchées, avec un maximum de plus de 13 millions d'individus pour *Psytalia concolor* (Szépligeti). Une première enquête menée en 1981 conclut à l'échec de ces introductions : les seules re-captures sont anecdotiques et suivent de près les lâchers (Vercambre, 1982). Ces conclusions décourageantes provoquent une interruption momentanée des programmes...

...lesquels reprennent en 1995, avec l'introduction de *D. tryoni* et *P. fletcheri* à partir de Hawaii (Hurtrel, 2000, Quilici *et al.*, 2004). Les deux espèces sont des Opiinae larvo-pupaux, le premier s'attaquant à des Tephritidae frugivores tandis que le second ne parasite que certaines Tephritidae des Cucurbitaceae, notamment *B. cucurbitae*. Dans le même temps, une troisième tentative d'introduction est faite avec *F. arisanus*, mais les difficultés de l'élevage ne permettent de relâcher qu'un faible nombre d'insectes (S. Quilici *et al.* données non publiées). Quelques temps après, une enquête est menée afin de mesurer la distribution géographique et l'efficacité des parasitoïdes (Malvolti, 1998, Simon, 1998). Six espèces sont répertoriées au cours de ce travail mais les taux de parasitisme relevés restent faibles, à l'exception de celui de *T. giffardianus* (tableau 1.2).

C'est à la suite de ce succès en demi-teinte que le CIRAD décide de s'intéresser une nouvelle fois à *F. arisanus*. Cette introduction vise principalement l'acclimatation d'un ennemi naturel efficace de *B. zonata*, récemment arrivée et désormais bien installée. Les

travaux menés précédemment à Hawaïi (Harris & Okamoto, 1991, Bautista *et al.*, 1999) ont finalement permis de développer une souche d'élevage stable, et il reste à espérer que les conditions climatiques similaires de La Réunion permettent des résultats comparables à ceux obtenus à Hawaïi...

Tableau 1.2. Parasitoïdes de Tephritidae « indigènes » ou introduits à La Réunion (Vercambre, 1982, Simon, 1998, Quilici *et al.*, 2004). Les données concernant l'origine géographique et la gamme d'hôtes sont tirées des sites internet de Noyes (2006) et Wharton (2006).

Espèce ¹	Famille	Parasitisme ²	Gamme d'hôtes	Introduction	Origine ³	Notes
<i>P. insignipennis</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	?	Madagascar	Parasitisme faible
<i>P. distinguenda</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	?	Madagascar	Parasitisme faible
<i>D. fullawayi</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	?	Afrique	Parasitisme faible
<i>P. concolor</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	1962	Afrique	13.5 millions relâchés, pas de re-capture
<i>F. arisanus</i>	Braconidae	OP	Tephritidae	1965, 1972, 1995, 2003	Indo-Pacifique	Faibles lâchers, pas de re-capture
<i>M. uniraptor</i>	Pteromalidae	P	Diptères	1970	Amérique du sud et centrale	15.5 millions relâchés, acclimaté, faible parasitisme
<i>D. longicaudata</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	1971	Indo-Pacifique	2.8 millions relâchés, pas de re-capture
<i>A. indica</i>	Eulophidae	LP	Tephritidae	1972	Inde ?	Pas de re-capture
<i>T. giffardianus</i>	Eulophidae	LP	Tephritidae	1972	Afrique de l'ouest	25000 relâchés, acclimaté, faible parasitisme
<i>P. vindemiae</i>	Pteromalidae	P	Diptères Hémiptères Hyménoptères Lépidoptères Coléoptères	1972	Ubiquiste	2 millions relâchés, pas de re-capture
<i>E. urozonus</i>	Eupelmidae	LP, P	Diptères Hyménoptères Lépidoptères Hémiptères	1973	Ubiquiste	110000 relâchés, pas de re-capture
<i>T. giffardii</i>	Eulophidae	LP	Tephritidae	1973	Afrique équatoriale	3.2 millions relâchés, pas de re-captures
<i>A. daci</i>	Figitidae	LP	Tephritidae	1975	Malaisie ?	1.5 millions relâchés, faible parasitisme
<i>P. fletcheri</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	1995	Indo-Pacifique	Acclimaté, parasitisme localement notable
<i>D. tryoni</i>	Braconidae	LP	Tephritidae	1995	Australie	Pas de re-capture

1. *M. uniraptor* : *Muscidifurax uniraptor* Kogan & Legner ; *A. indica* : *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri) ; *P. vindemiae* : *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani) ; *E. urozonus* : *Eupelmus urozonus* Dalman ; *T. giffardii* : *Tetrastichus giffardii* Silvestri ; *A. daci* : *Aganaspis daci* (Weld).

2. Mode de parasitisme le plus commun. P : pupal ; LP : larvo-pupal ; OP : ovo-pupal.

3. Origine supposée. Un pays suivi d'un point d'interrogation désigne la première description uniquement.

1.4. Objectifs

Notre travail débute donc avec l'introduction à La Réunion de *F. arisanus* en fin 2003. Il se déroule en parallèle des lâchers effectués sur le terrain et de leur suivi. La première étape en est une revue bibliographique regroupant les connaissances accumulées sur cet insecte, revue que nous plaçons dans le cadre de la sélection de l'hôte chez les parasitoïdes. Elle doit en effet nous permettre de répondre ensuite à deux questions principales :

- **Quelle est la spécificité de *F. arisanus* par rapport aux Tephritidae locales ?**
- **Comment ce parasitoïde localise-t-il ses hôtes dans leur habitat ?**

Sous la première question se cache le problème de l'acceptation des différents hôtes que le parasitoïde peut rencontrer dans l'île ainsi que celui des influences respectives de l'hôte et du parasitoïde sur leurs développements mutuels. Il s'agit également des choix interspécifiques du parasitoïde et du déterminisme de ces relations. La deuxième question englobe l'ensemble des comportements visant à localiser l'hôte dans un complexe tritrophique. Y interfèrent le parasitoïde, l'hôte et leur habitat mutuel. Quels stimuli guident le parasitoïde ? Quelle est la spécificité de ces stimuli ? Quelle est l'influence des facteurs physiologiques et climatiques sur ce comportement ?

De ces études nous tirerons ensuite une synthèse permettant de qualifier le comportement de sélection de l'hôte de *F. arisanus*. Nous analyserons en quoi ce comportement et sa biologie lui permettent d'exploiter efficacement sa niche écologique*. Enfin, d'après les résultats de travaux de laboratoire, nous émettrons des hypothèses quant à son comportement et sa distribution dans l'environnement. D'un point de vue appliqué, ce travail vise à court terme à favoriser le développement local de la lutte biologique contre les mouches des fruits. Dans une perspective plus étendue, les nouvelles connaissances acquises sur *F. arisanus* en particulier et sur le parasitisme ovo-pupal en général devraient favoriser son utilisation, ainsi que celle d'autres parasitoïdes à l'écologie similaire tels que *Fopius ceratitivorus* Wharton ou *Fopius caudatus* (Szepligeti).

2.ETAT DES CONNAISSANCES



PatrickMartin. *Le ver est dans le fruit.*

La revue présentée dans les pages suivantes a pour fonction de fournir un socle bibliographique aux expérimentations qui vont suivre. Elle est organisée en deux axes d'investigation, global puis spécifique à notre étude. La première partie porte sur le comportement de sélection de l'hôte chez les parasitoïdes, avec une attention particulière pour les parasitoïdes d'œufs. Elle définit les mécanismes considérés et fournit des pistes de réflexion pour les expérimentations et les discussions présentées plus loin. La deuxième partie correspond à une synthèse des connaissances actuelles sur *F. arisanus*. Là encore, elle fournit des éléments de discussion qui seront utilisés par la suite. En outre, elle souligne les lacunes existant dans la connaissance de cet insecte, lacunes que notre travail a pour ambition de contribuer à combler.

2.1. La sélection de l'hôte chez les parasitoïdes d'œufs

2.1.1. Définition et description

La sélection de l'hôte désigne le processus comportemental englobant la recherche par la femelle parasitoïde d'un hôte apte à recevoir et supporter le développement de sa progéniture. Ce comportement met en scène les échanges d'informations entre les acteurs du système formé par le milieu, la plante-hôte, l'hôte et le parasitoïde. Les informations perçues peuvent être de nature physique (stimuli visuels, mécaniques...) mais sont majoritairement de nature chimique et sont alors désignées par les termes d'infochimiques (sémiochimiques)* ou plus précisément d'allélochimiques*.

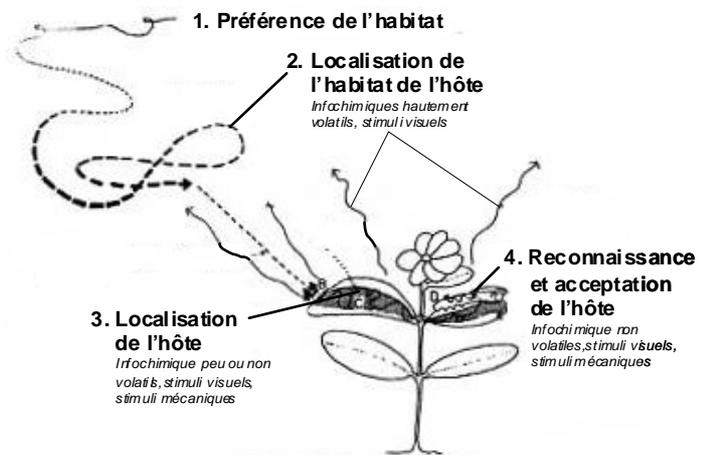


Figure 2.1. Aperçu général du comportement de sélection de l'hôte chez les parasitoïdes (d'après Vinson, 1976 et Vinson, 1991)

Les premiers travaux sur ce sujet datent des années 1930 (Salt, 1935, Laing, 1937). Classiquement, on divise la sélection de l'hôte en quatre phases (figure 2.1) que sont la localisation de l'habitat, la localisation de l'hôte *s.s.*, la reconnaissance puis l'acceptation de cet hôte (Vinson, 1976, 1998). Une dernière phase, la régulation de l'hôte, désigne les

interactions liant l'hôte parasité au parasitoïde immature, interactions particulièrement complexes dans le cas des endoparasitoïdes*. Cette dernière phase, qui ne concerne pas directement le comportement de recherche de l'adulte, ne sera abordée ici que sous forme d'une revue succincte des mécanismes de réponse immunitaire de l'hôte et de leur contournement par le parasitoïde.

Cette séquence n'est que théorique, l'importance relative de chacune de ces phases dans le comportement d'une espèce de parasitoïde donnée étant très variable (Vet *et al.*, 1995). Dans la présente synthèse, on s'intéressera principalement aux espèces ayant un lien taxonomique (Braconidae) ou écologique (parasitoïdes d'œufs) avec notre modèle d'étude.

2.1.2. Stimuli visuels et mécaniques

Parmi les travaux de recherche sur le comportement des parasitoïdes, l'essentiel des études publiées porte sur la compréhension des stimuli olfactifs. La réaction aux stimuli autres a été relativement peu étudiée.

Les stimuli visuels jouent pourtant un rôle déterminant (quoique leur importance relative soit difficile à cerner) dans la recherche des ressources indispensables à la survie et à la reproduction de nombreux parasitoïdes. Ils incluent la perception de la taille, la forme et la couleur. Ces paramètres, en particulier la taille, jouent par exemple un rôle direct sur le taux de parasitisme de la Tephritidae *Anastrepha ludens* (Loew) par *D. longicaudata* (Leyva *et al.*, 1991). *Dapsilarthra rufiventris* (Nees) (Braconidae : Alysiinae), parasitoïde de larves mineuses d'Agromyzidae, répond aux dessins blancs et linéaires formés par ses hôtes sur les feuilles attaquées (Sugimoto *et al.*, 1988). Combinés aux stimuli olfactifs, les stimuli visuels peuvent avoir un effet synergique, comme cela a été démontré chez *C. glomerata* (Wäckers & Lewis, 1994).

Les couleurs peuvent être définies par leur teinte* et leur réflectance*. Par conséquent, la réponse aux stimuli visuels peut être induite par des informations chromatiques (perception véritable des couleurs) ou achromatiques. Peitsch *et al.* (1992) ainsi que Chittka *et al.* (1993) ont démontré que la plupart des hyménoptères apocrites* ont une perception trichromatique de leur environnement grâce à des photorécepteurs sensibles aux UV, au bleu

et au vert, qui permettent la perception d'informations chromatiques. L'utilisation d'information chromatique par certains parasitoïdes a ainsi pu être clairement démontrée (Fischer *et al.*, 2003a), bien que souvent cette perception ne puisse être clairement dissociée de l'influence des informations achromatiques (Messing & Jang, 1992, Schmidt *et al.*, 1993). Par ailleurs, la perception des contrastes lumineux est fondamentale dans la vision de nombreux hyménoptères : ceci a été démontré pour les pollinisateurs (Menzel & Schmida, 1993, Giurfa & Lehrer, 2001) mais également pour des parasitoïdes (Fischer *et al.*, 2003b). Cependant, très peu d'études ont été réalisées sur ce dernier groupe.

La catégorie la moins documentée de stimuli inducteurs englobe les stimuli mécaniques, à savoir la perception des textures, de la taille, des vibrations... Bien que certains d'entre eux, comme des stimuli sonores, puissent guider l'orientation à distance (Vinson, 1984), ils sont principalement perçus au contact et interviennent donc tardivement dans la séquence de sélection de l'hôte. On connaît des exemples où de tels stimuli interviennent dans la localisation de l'hôte. Par exemple, *P. concolor* et *D. longicaudata*, Opiinae larvo-pupaux, détectent les larves hôtes par les vibrations qu'elles créent en se déplaçant dans le substrat (Lawrence, 1981, Canale, 2003). Pour des parasitoïdes oophages*, ces stimuli interviennent lors de la reconnaissance et l'acceptation de l'hôte, par estimation de sa taille ou de sa forme (Strand & Vinson, 1983a, Borges *et al.*, 1999).

2.1.3. Stimuli olfactifs

Plusieurs catégories d'infochimiques sont classiquement distinguées selon une analyse coût/bénéfice pour les émetteurs et les récepteurs : on parle d'allomones*, de kairomones* et de synomones* (Nordlund & Lewis, 1976). D'autres classifications de ces allélochimiques ont été proposées, l'une étant fondée sur les réponses comportementales induites chez le parasitoïde (Vinson, 1991). Elle distingue quatre groupes de composés de nature différente, qui s'échelonnent lors de la sélection de l'hôte (tableau 2.1). C'est cette classification que nous utiliserons ici pour présenter le comportement de sélection de l'hôte.

2.1.3.1. Groupe 0 : la préférence pour un habitat donné

Considérons rapidement la répartition des parasitoïdes d'un point de vue écologique dans leur environnement. Leur concentration dans un habitat donné sera dirigée par de multiples facteurs de nature abiotique (luminosité, pluviométrie...) ou biologique (compétition, prédation...). Un tel habitat maximisera leurs chances de contacter des signaux permettant la localisation de l'hôte et l'oviposition, tout en leur offrant des ressources telles que la nourriture, les partenaires sexuels et/ou l'abri. Il peut différer de l'habitat d'émergence du parasitoïde. Ces divers paramètres, par ailleurs difficiles à quantifier, ne rentrent pas dans le champ de notre étude puisque la sélection de l'hôte à proprement parler ne débute qu'avec la localisation de l'habitat potentiel de celui-ci (Vinson, 1998).

Tableau 2.1. Résumé de la séquence de la sélection de l'hôte, des stimuli olfactifs et des comportements associés (Vinson, 1991).

	Séquence	Comportement	Niveau de sélection de l'hôte	Source	Nature	Chémorécepteurs
Groupe 0	Préférence de l'habitat	Accumulation	0	Environnement	?	Nombreux ?
Groupe I	Localisation de l'habitat potentiel de l'hôte	Vol orienté vers la source	1	Plante-hôte, communauté d'hôtes, organismes associés	Composés attractifs hautement volatils	Antennes
		a) Transition : atterrissage	2	Plante hôte, communauté d'hôtes	Composés chimiques modérément volatils	
Groupe II	Localisation de l'hôte	b) Marche, tâtonnement antennaire	3	Hôte, communauté d'hôtes		
		Reconnaissance de l'hôte	4	Surface de l'hôte ou de son abri	Composés chimiques non volatils	
Groupe III	Acceptation de l'hôte	a) Transition antennes-ovipositeur	4	Milieu interne de l'hôte	Composés chimiques hydrosolubles	Ovipositeur
		b) Insertion de l'ovipositeur	5			
	Oviposition	Ponte, injection de « venins »	6			

2.1.3.2. Groupe I : la localisation de l'habitat

Il s'agit ici pour le parasitoïde de localiser le proche environnement de son hôte. Dans le cas d'un hôte phytophage, il s'agit de la plante sur laquelle celui-ci se nourrit. Mais il s'agit également des autres individus constituant la population hôte, voire des autres organismes commensaux, qui peuvent également émettre des volatils perçus par le parasitoïde. Pour cette raison, Vinson (1984) préfère parler de localisation de la communauté des hôtes potentiels.

Cette localisation sous entend une détection de substances volatiles à une certaine distance de la source, qui peut aller de quelques centimètres à plusieurs centaines de mètres, bien que des données précises manquent pour illustrer ce dernier cas. Pour cette raison cette phase est parfois subdivisée, la recherche proximale (par exemple la localisation d'une section particulière de la plante) étant alors désignée sous le terme de localisation du micro-habitat. La perception de ces différents stimuli volatils induit une anémotaxie* vers leur provenance qui se conclut classiquement par un atterrissage sur la source émettrice. Ce comportement correspond donc à un vol orienté, et on parlera alors de stimuli attractifs ou « attractant »* en opposition aux « arrestant »* que nous évoquerons plus loin (Dethier *et al.*, 1960).

La majeure partie de ces signaux chimiques correspond à des composés hautement volatils, permettant l'induction de comportements de recherche à longue distance (Godfray, 1994). L'origine de ces composés est plus diverse, puisqu'elle peut être associée à l'hôte directement, à son activité, ou encore à la plante hôte (Quicke, 1997). Dans le cas des parasitoïdes d'œufs, où l'on suppose une faible émission voire une absence de substances volatiles émis par l'hôte (Noldus *et al.*, 1988), on envisage plutôt la perception de stimuli provenant de la plante-hôte, de la population d'hôtes et/ou de l'interaction des deux (Vinson, 1998).

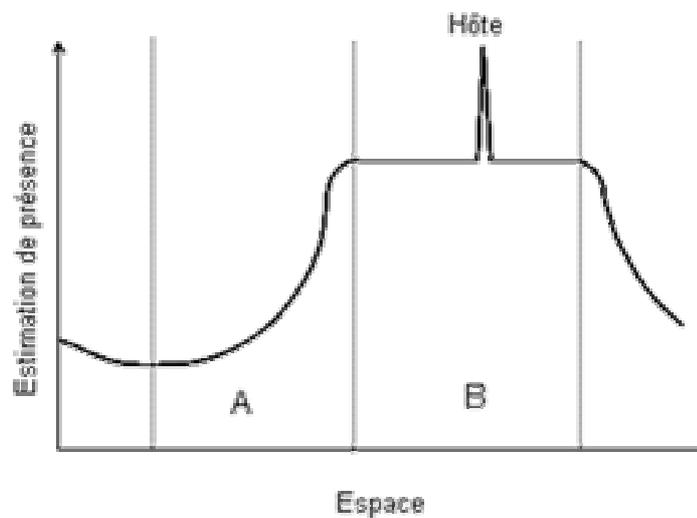


Figure 2.2. Relations entre la recherche directionnelle (zone A) et l'exploitation du patch d'hôtes (zone B). Dans cet espace à deux dimensions, l'insecte suit tout d'abord un mouvement dirigé, guidé par des stimuli (« attractant ») d'intensité croissante. C'est la recherche de l'habitat. Ces stimuli atteignent un plateau d'intensité (« arrestant ») et induisent une recherche erratique, privée de stimuli directionnels. C'est la recherche de l'hôte *s.s.*, signalé par un pic très localisé d'intensité des stimuli perçus (Godfray, 1994).

La plante hôte elle-même peut être source de composés attractifs pour le parasitoïde, au même titre que pour l'hôte (Lewis & Martin Jr, 1990). Ces synomones peuvent être produites par la plante-hôte indemne (Barbosa & Saunders, 1985, Nordlund *et al.*, 1989, Takabayashi *et al.*, 1998) ou à la suite de l'action phytophage de l'hôte (Turlings *et al.*, 1990b, Turlings & Tumlinson, 1991, Turlings *et al.*, 1995). On parle alors de synomones à production induite par l'hôte, hautement spécifiques puisqu'elles peuvent permettre au

parasitoïde d'effectuer une discrimination entre des espèces proches de ravageurs (De Moraes *et al.*, 1998, De Moraes & Mescher, 1999). Les Braconidae *Cotesia rubecula* (Marshall) et *C. glomerata* non seulement répondent aux odeurs émises par la plante-hôte, mais peuvent également discriminer entre des plantes plus ou moins infestées (Geervliet *et al.*, 1998b). Plus précisément, on sait que *D. longicaudata*, répond à des alcools primaires, des aldéhydes et des acides organiques. Ces molécules proviennent du fruit pourrissant sous l'action de l'hôte, l'attraction étant provoquée par les produits de la fermentation fongique plutôt que par des kairomones directement émises par les larves hôtes (Greany *et al.*, 1977). A l'inverse, chez *P. fletcheri*, cette augmentation des réponses au fruit attaqué ne vient pas des microorganismes commensaux mais bel et bien du fruit pourrissant lui-même (Messing *et al.*, 1996). La réponse est parfois liée au degré de spécialisation de l'hôte : si deux Encyrtidae monophages (*Epidinocarsis lopezi* De Santis et *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) sont sensibles à l'odeur de la plante hôte attaquée, seul le premier, dont l'hôte unique est lui-même monophage, répond à l'odeur de la plante indemne (Van Baaren & Nénon, 1996).

La population hôte, incluant les stades de développement non parasités, peut également être source d'infochimiques. La détection d'une phéromone sexuelle hautement volatile peut intervenir dans le cas où les lieux d'accouplement de l'hôte sont proches des lieux de ponte, ou encore si les œufs sont imprégnés par la phéromone (Quicke, 1997). Citons en exemple les cas de *Trichogramma evanescens* Westwood (Lewis *et al.*, 1982) (Trichogrammatidae) ou *Trissolcus basalis* (Wollaston) (Scelionidae) (Colazza *et al.*, 1999). D'autres phéromones, telles les phéromones d'agrégation repérées par les parasitoïdes de larves de drosophiles (Wiskerke *et al.*, 1993) ou certains Encyrtidae oophages (Leal *et al.*, 1995) illustrent également ce mode de détection.

En raison du rapport de taille entre l'hôte et son habitat et des comportements de dissimulation façonnés par l'évolution, les stimuli émis par la plante sont généralement plus faciles à détecter à une certaine distance. Ce type d'infochimiques est donc théoriquement le premier perçu mais ne constitue qu'un indice de la présence potentielle de l'hôte dans cet habitat donné (Vinson, 1991). En fait, il existe généralement une relation inversement proportionnelle entre la détectabilité d'un composé volatil et la fiabilité de son association à l'hôte (paradigme fiabilité/détectabilité des infochimiques). Les synomones induites systématiquement par la plante-hôte suite à l'attaque de l'hôte sont une alternative à ce

principe (Vet & Dicke, 1992) : elles sont à la fois hautement détectables et hautement fiables puisqu'elles impliquent obligatoirement la présence de l'hôte.

2.1.3.3. Groupe II : localisation de l'hôte

L'étape suivante conduit le parasitoïde au contact de son hôte. Les stimuli entrant en jeu lors de cette phase diffèrent des précédents par les comportements qu'ils induisent, leur nature, leur portée et, dans une moindre mesure, leur origine. Alors que les stimuli précédents induisent un déplacement orienté, ceux qui interviennent lors de cette étape provoquent une intensification du comportement de recherche non orienté, localisé à l'intérieur du micro-habitat (figure 2.2). On passe typiquement d'un vol dirigé à une marche erratique et de tâtonnement par les antennes et l'ovipositeur.

Les composés chimiques intervenant à ce stade sont typiquement des kairomones modérément volatiles, détectables par le parasitoïde à faible distance (< 1 m). Dans le cas d'un parasitoïde d'œufs, de tels stimuli peuvent là encore être émis non par l'œuf-hôte lui-même mais par les autres stades de développement de l'hôte, et de préférence associés à des événements chronologiquement proche de la ponte. De telles substances volatiles peuvent provenir des jeunes larves avoisinantes, de leurs déchets (fèces, exuvies...) ou encore de composés liés à la ponte (Vinson, 1976, 1991, 1998).

Bien sûr, la différenciation entre « attractant » hautement volatils ou « arrestant » modérément volatils est parfois schématique : si l'on considère par exemple le cas de *Habrobracon hebetor* (Say), on s'aperçoit que les fèces de son hôte déclenchent à courte distance le sondage du substrat par l'ovipositeur (Fukushima *et al.*, 1989), mais également que cette odeur est encore perçue à 65cm de la source (Parra *et al.*, 1996). La réponse aux fèces de l'hôte est par ailleurs assez commune chez les Ichneumonoidea, puisqu'elle a par exemple été signalée chez les Braconidae *Microplitis croceipes* (Cresson) (McCall *et al.*, 1993) et *Microplitis demolitor* Wilkinson (Hérard *et al.*, 1988) ou encore l'Ichneumonidae *Diadromus pulchellus* (Thibout *et al.*, 1993). Dans un autre registre, les parasitoïdes d'œufs de papillons répondent à l'odeur des écailles tombées des ailes des adultes. Ce phénomène a pu être observé chez les Trichogrammatidae (Noldus *et al.*, 1986) ou encore les Braconidae Cheloninae (Chiri & Legner, 1982). Enfin, plus proche de notre sujet d'étude, il a été montré que l'Opiinae *Opius lectus* Gahan, parasitoïde larvo-pupal de *Rhagoletis pomonella* (Walsh),

détecte les sites de pontes de son hôte grâce aux phéromones de marquage, ou HMP (Averill & Prokopy, 1989), que celui-ci dépose sur le substrat (Prokopy & Webster, 1978).

2.1.3.4. Groupe III : reconnaissance et acceptation de l'hôte

Une fois en contact avec son hôte, le parasitoïde doit décider si celui-ci est apte ou non à assurer un développement correct à sa progéniture. En effet, il aura à estimer si la cible en question appartient à une espèce-hôte. Si c'est le cas, il devra encore décider si les ressources nutritionnelles apportées par cet hôte sont suffisantes et s'il n'est pas déjà parasité par un autre (multiparasitisme* ou superparasitisme*). Cette phase du comportement de recherche de l'hôte répond à des informations nettement distinctes de celles reçues jusque-là. Les stimuli perçus sont dans ce cas physiques (tactiles, visuels) ou correspondent à des infochimiques non volatils (Vinson, 1991).

Les parasitoïdes d'œufs reconnaissent leur hôte grâce à des facteurs externes ou internes. Ainsi, *Telenomus heliothidis* Ashmead (Scelionidae) reconnaît l'œuf-hôte à l'aide de facteurs physiques (la forme de l'œuf) et chimiques (présence d'une kairomone protéique à la surface de l'œuf) (Strand & Vinson, 1982, 1983b). Cette kairomone est constituée de deux protéines sécrétées par les glandes accessoires de l'hôte Noctuidae qui serviraient de substrat adhésif à la ponte (Strand & Vinson, 1983a). *Ascogaster reticulata* (Watanabe), Braconidae ovo-pupal, localise et accepte ses œufs-hôte grâce à une kairomone éthano-soluble (Kainoh & Tatsuki, 1988).

Les substances internes à l'œuf qui induisent l'oviposition semblent relativement simples et sont aisément simulées en laboratoire. *Trichogramma pretiosum* Riley et *T. minutum* Riley (Trichogrammatidae) pondent dans des œufs artificiels remplis d'une solution de chlorure de potassium et de sulfate de magnésium (Nettles Jr & Morrison, 1982). Quant à *A. reticulata*, son oviposition est stimulée par des acides aminés présents dans l'hémolymphe* de son hôte, en particulier l'histidine, l'arginine et la méthionine (Kainoh *et al.*, 1989, Kainoh & Brown, 1994).

La capacité de discrimination entre un hôte déjà parasité ou non a pour effet de limiter la compétition intra-spécifique, généralement fatale à la descendance d'au moins une des

femelles. Souvent, cet évitement de la compétition est sélectionné par l'évolution, bien que la compétition puisse dans de rares cas favoriser le développement des larves, en particulier lorsqu'elle affaiblit les défenses immunitaires de l'hôte (Turlings *et al.*, 1985, Van Alphen & Visser, 1990). La majorité des espèces de parasitoïdes est donc en mesure de discriminer les hôtes parasités par les femelles de leur espèce. A l'inverse, on connaît peu d'espèces dont les femelles discriminent les hôtes parasités par des femelles d'autres espèces (Quicke, 1997). En confrontant trois espèces de parasitoïdes d'œufs (*Chelonus insularis* Cresson, *T. pretiosum* et *T. heliothidis*), toutes trois capables de limiter efficacement le superparasitisme, on s'aperçoit que seul le Braconidae *C. insularis* effectue un examen interne de l'œuf. Les deux Trichogrammes s'arrêtent à un examen externe du chorion* à l'aide des antennes (Ables *et al.*, 1981). Dans cet exemple, il est important de noter qu'aucune des trois espèces ne rejette les œufs préalablement parasités par une femelle d'une autre espèce. Le phénomène de marquage des œufs a été observé chez *Telenomus sphingis* (Ashmead) (Scelionidae). Après la ponte, la femelle frotte son ovipositeur sur la surface de l'œuf-hôte pendant une à deux minutes, déposant un composé qui empêche la ponte de la majorité des femelles conspécifiques (Rabb & Bradley, 1970).

2.1.4. Le rôle des organes sensoriels

La majorité des travaux effectués sur les organes sensoriels ont porté sur l'ovipositeur et les antennes. Ces organes sont porteurs de nombreuses sensilles* (figure 2.3), dont on distingue différents types morphologiques. Plusieurs classifications ont été proposées (Slifer,

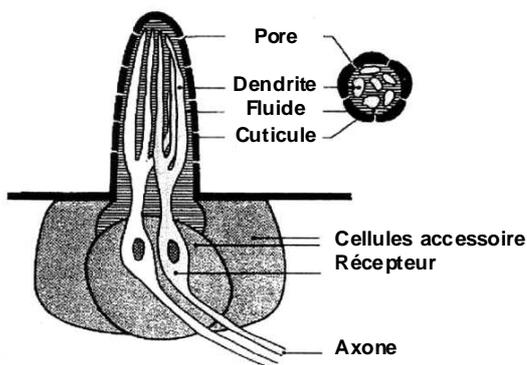


Figure 2.3. Représentation schématique d'une section longitudinale et transverse d'une sensille olfactive (Schoonhoven *et al.*, 1998).

1970, Zacharuk, 1980, Schneider, 1994). Elles peuvent être mécano- ou chémoréceptrices, à distance ou au contact, parfois hygro- ou encore thermoréceptrices. Les plus communes, de type placoïde*, sont percées de multiples pores et semblent toutes chémoréceptrices. L'ovipositeur est également percé de nombreux pores, qui peuvent avoir un rôle sensoriel ou sécrétoire (Quicke, 1997).

Les informations perçues par ces sensilles sont transmises sous forme de dépolarisations brèves d'intensité constante, les potentiels d'action (figure 2.4). Ils sont transmis le long de l'axone liant la cellule réceptrice au système nerveux central *via* les lobes antennaires situés à l'avant du cerveau et subdivisés en glomeruli*. Le nombre et la fréquence des potentiels d'actions perçus donnent une information quantitative sur le stimulus perçu, tandis que la nature des canaux olfactifs activés donne une information qualitative. En effet, à chaque profil de réponse correspond une machinerie donnée constituée du récepteur olfactif, d'un glomerulus et probablement d'une protéine de liaison spécifique. Des travaux récents permettent d'appréhender les bases génétiques de la réponse aux infochimiques. Chez la

drosophile par exemple, on a pu montrer qu'à un récepteur olfactif donné correspond un gène particulier (Dahanukar *et al.*, 2005, Jefferis & Hummel, 2006).

D'autres sensilles réceptrices ont été mises en lumière sur le fourreau de l'ovipositeur, les tarsi ou les palpes buccaux. En général cependant, leur nombre est inférieur à celui des récepteurs antennaires.

Les hyménoptères parasitoïdes portent sur les pattes des mécanorécepteurs campaniformes* responsables de la détection des vibrations. Enfin, la position relative des différentes parties du corps semble être évaluée par le biais de petites surfaces densément parsemées de minuscules sensilles mécanoréceptrices, et il a été suggéré qu'elles pourraient avoir un rôle dans l'estimation de la taille de l'hôte (Schmidt & Smith, 1987).

Les hyménoptères sont pourvus de deux yeux composés et de trois ocelles. Dans ces récepteurs, à la différence de ce qu'on observe dans les autres récepteurs sensoriels, l'information lumineuse n'est pas transmise par des potentiels d'action discontinus mais par une diffusion continue des substances synaptiques. Les pigments photosensibles contenus dans les cellules réceptrices transmettent les informations lumineuses lorsqu'ils sont activés

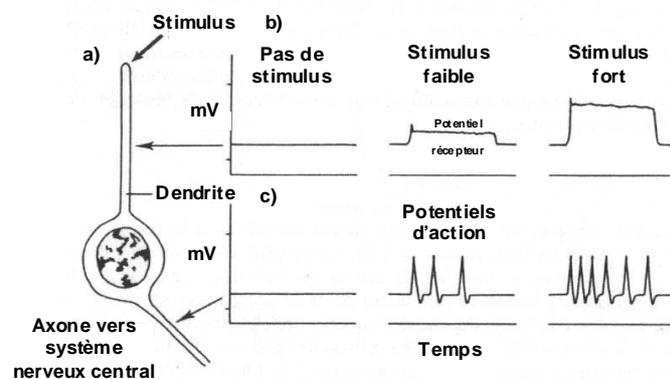


Figure 2.4. Anatomie et physiologie du système récepteur. a) L'unité de base, le neurone : un stimulus approprié entraîne un changement du potentiel de la membrane, le potentiel récepteur. b) Le potentiel récepteur est transformé en potentiels d'action. c) Les potentiels d'actions ont une taille constante, mais leur nombre est proportionnel à l'amplitude du potentiel récepteur (Bernays & Chapman, 1994).

par les longueurs d'ondes correspondantes. Les travaux menés sur les photorécepteurs d'hyménoptères ont montré une sensibilité spectrale maximum à trois longueurs d'ondes (340, 430 et 535nm), ce qui tend à prouver que la majorité d'entre eux a un système de perception visuelle trichromatique dans les UV, le bleu et le vert. Un quatrième pic de sensibilité, dans le rouge (600 nm) a été mis en évidence chez quelques espèces, notamment des symphytes*. Il n'a pas été possible de lier la sensibilité spectrale de chaque espèce avec son écologie (Peitsch *et al.*, 1992).

2.1.5. Plasticité* et flexibilité* des comportements

Le comportement d'un parasitoïde est déterminé par l'interaction de facteurs génétiques, environnementaux, physiologiques et acquis (Vet *et al.*, 1995). Les facteurs génétiques, à l'échelle d'un individu, sont par définition invariants et innés. Les facteurs environnementaux englobent les facteurs biotiques (notamment les allélochimiques vus précédemment) et abiotiques (notamment météorologiques) alors que les paramètres physiologiques correspondent à l'alimentation, l'âge, le statut reproducteur, le nombre d'œufs disponibles pour la ponte... Enfin, les facteurs acquis désignent les paramètres intégrés par le parasitoïde grâce à l'apprentissage. Dans ce paragraphe, nous nous attacherons à ces deux derniers types de facteurs, afin de les définir et d'appréhender les types de mécanismes pouvant intervenir dans notre modèle d'étude.

2.1.5.1. L'apprentissage : définitions

2.1.5.1.1. Que définit le terme d'apprentissage ?

Pour Vet *et al.* (1995), la définition la plus simple de l'apprentissage (« modification du comportement par l'expérience ») n'est pas entièrement satisfaisante. En effet, les modifications observées peuvent par exemple découler du statut physiologique du parasitoïde, ressenti et donc prenant part à l'expérience de celui-ci. Dans ce dernier cas, on ne peut parler d'apprentissage. Un consensus s'est donc généralement établi pour définir sous ce terme les réponses comportementales obéissant à trois critères : 1- Elles modifient le comportement de façon répétitive grâce à l'expérience ; 2- Ces modifications sont graduelles avec l'expérience jusqu'à une asymptote d'intensité ; 3- Ces réponses acquises peuvent disparaître suite à une autre expérience (Papaj & Prokopy, 1989). Le deuxième point s'applique avec difficulté aux

parasitoïdes, chez lesquels l'apprentissage semble être quasiment instantané (Vet & Dicke, 1992).

2.1.5.1.2. Les différentes formes d'apprentissage

2.1.5.1.2.1. *Les acquis pré- et post-émergence*

On peut tout d'abord distinguer les deux phases, pré- et post-imaginale, durant lesquelles le parasitoïde est susceptible de construire son expérience. On pense le plus souvent aux acquis de la vie imaginale (Godfray & Waage, 1988). Cependant, il est maintenant reconnu que le comportement de l'adulte peut également être modifié par l'environnement qui a été le sien lors des stades larvaires et nymphal, alors que l'essentiel du système sensoriel de l'adulte ne se met en place que lors de la nymphose (Vet & Groenewold, 1990). Ce dernier hiatus a donné naissance à l'hypothèse du legs chimique (« Chemical legacy hypothesis »), selon laquelle l'environnement chemo-sensoriel du juvénile se transmettrait à l'adulte non pas par une modification neurale permanente (mémoire), mais par des traces physiques de cet environnement à l'intérieur ou l'extérieur du corps de l'insecte (Corbet, 1985). Quoi qu'il en soit, il est généralement admis que l'expérience acquise lors du stade adulte influe beaucoup plus sur son comportement que « l'expérience » acquise avant l'émergence (Vet & Groenewold, 1990).

2.1.5.1.2.2. *L'apprentissage associatif et non associatif*

A l'émergence, on considère que l'adulte possède tout un panel de stimuli, innés, auxquels il peut répondre avec une intensité différente (figure 2.5). Les stimuli engendrant les réponses les plus fortes sont sensés avoir été modelés par l'évolution et leurs réponses sont donc moins susceptibles d'être modifiées par l'apprentissage. Il peut s'agir par exemple de réponse à des stimuli émanant directement de l'hôte d'un parasitoïde spécialiste. Les autres couples stimulus/réponse concernent alors des propriétés de l'environnement, des caractéristiques d'hôtes pour un généraliste..., c'est à dire des paramètres hautement variables d'une génération à l'autre. Ce réponses sont les plus susceptibles d'être modifiées par l'expérience (figure 2.6) (Vet *et al.*, 1995).

L'apprentissage est dit associatif lorsqu'il lie un stimulus à une réponse ou à un autre stimulus. Il s'agit là de conditionnement, dont on distingue deux formes, α et β . Le

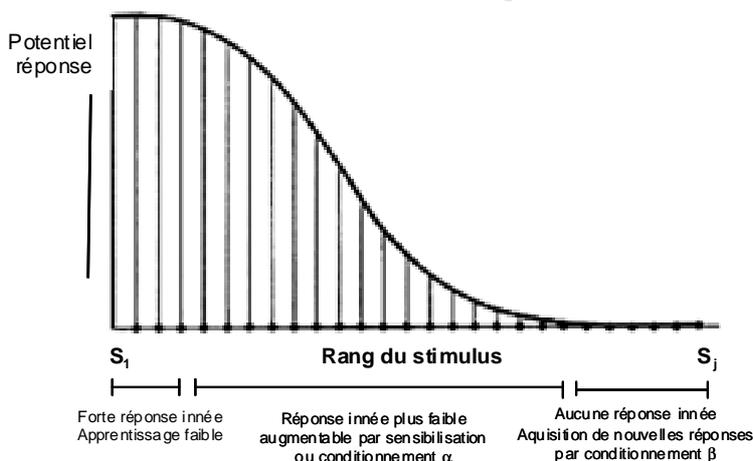


Figure 2.5. Diagramme des réponses comportementales potentielles à toute une variété de stimuli environnementaux. Tous les stimuli perçus sont rangés selon le potentiel de réponse inné de l'insecte. Les stimuli situés après S_j sont au-delà des capacités perceptives de l'insecte et ne peuvent être appris (Vet *et al.*, 1995).

la sensibilisation. La première désigne la diminution progressive d'une réponse par rapport à un stimulus invariant et la deuxième l'augmentation de la réponse à un stimulus reconnu de façon innée mais non associé à un renforcement* (Vet *et al.*, 1995).

2.1.5.1.3. L'apprentissage : pour qui et pour quoi ?

Une fois définies les modalités de l'apprentissage, nous pouvons nous interroger sur sa raison d'être. En fonction du modèle tritrophique étudié, on peut présupposer l'existence ou non d'un phénomène d'apprentissage. Tout d'abord, l'hypothèse d'un comportement de prospection optimal (« optimal foraging »*) façonné par les mécanismes de la sélection naturelle invite à considérer la valeur adaptative d'un tel comportement par une approche

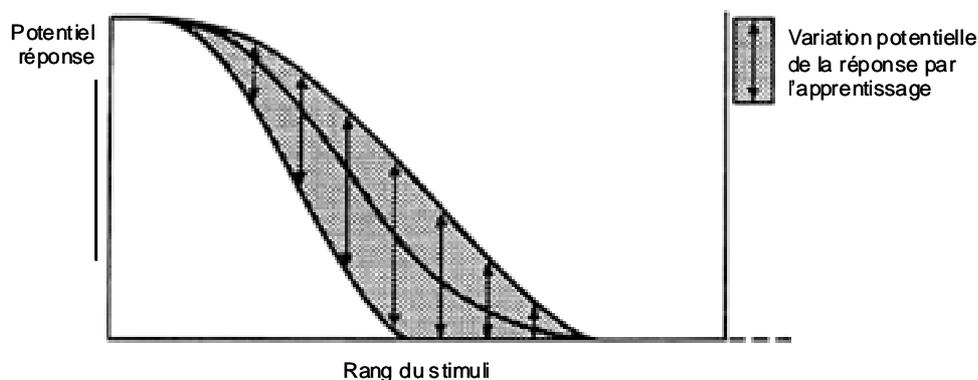


Figure 2.6. Conformément au modèle précédent, les réponses comportementales les plus susceptibles d'être modifiées par l'apprentissage sont celles entraînant une réponse innée d'intensité intermédiaire (Vet *et al.*, 1995).

conditionnement α désigne l'augmentation d'intensité d'une réponse innée à un stimulus par apprentissage associatif. Le conditionnement β s'applique à l'apparition d'une réponse par rapport à un stimulus nouveau, là encore par apprentissage associatif (Vet *et al.*, 1995).

On distingue également deux formes non associatives d'apprentissage : l'habituation et

coût/bénéfice. Ainsi, certains parasitoïdes très spécialisés, de petite taille ou à longévité très faible ne montrent aucune faculté d'apprentissage (Potting *et al.*, 1997, Geervliet *et al.*, 1998a). Pour d'autres, l'apprentissage peut être une réponse au problème déjà évoqué de fiabilité/délectabilité des stimuli dirigeant la sélection de l'hôte (figure 2.7), problème plus important lorsque le parasitoïde est peu spécifique, s'attaquant à des hôtes émettant peu ou pas de composés volatils. Dans ce cas, l'apprentissage de stimuli que le parasitoïde pourra associer à la présence des hôtes améliore grandement son comportement de recherche. On peut donc s'attendre à ce qu'une telle espèce montre assez peu de fortes réponses innées à des stimuli donnés, mais présente au contraire une forte propension à l'apprentissage (Vet *et al.*, 1995). Il importe également de considérer la phénologie du système étudié. On considère en effet que l'existence de phénomènes d'apprentissage est plus probable chez les espèces vivant dans un environnement aux variations prédictibles à l'échelle de la vie d'un individu mais non à celle de générations successives (Stephens, 1993).

2.1.5.2. Interférences avec l'état physiologique : que faire et quand ?

Chez les espèces de parasitoïdes dont les adultes se nourrissent, l'alimentation peut affecter grandement le potentiel de recherche d'hôtes. En particulier, lorsque les sources de nourriture sont séparées dans l'espace ou le temps de l'habitat de l'hôte, le parasitoïde devra affecter du temps à leur recherche (Lewis *et al.*, 1998). Ceci implique pour ces parasitoïdes femelles un compromis (« trade-off »*) entre la prospection pour l'hôte et la nourriture. Lewis et Takasu (1990) ont ainsi démontré que *M. croceipes* était capable de mémoriser plusieurs odeurs et de les associer à l'hôte ou la nourriture, puis de s'orienter vers l'une ou l'autre en fonction de leur statut alimentaire.

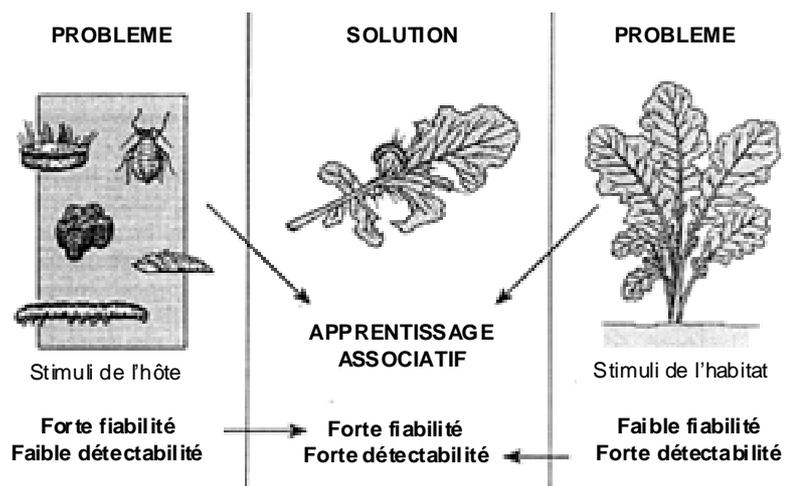


Figure 2.7. Le dilemme fiabilité/délectabilité et son contournement par les parasitoïdes grâce à l'apprentissage associatif. En associant des stimuli hautement détectables à d'autres fortement susceptibles d'être associés à leur cible, les parasitoïdes peuvent temporairement augmenter la fiabilité d'indices indirects de la présence de leur hôte (Vet *et al.*, 1995).

Un autre paramètre physiologique essentiel est la quantité d'oeufs disponibles à un moment donné chez la femelle à la recherche d'un hôte. En effet, plusieurs études ont démontré que ce stock est limité et donc limitant, et ce même pour les espèces synovigéniques* (Heimpel & Rosenheim, 1998). Pour ces dernières, cette limitation est d'ailleurs plutôt temporaire et récurrente, bien que le rythme de production décroisse avec l'âge. Ainsi, on conçoit que des femelles en situation de pénurie ovocytaire soient beaucoup plus sélectives vis-à-vis des hôtes rencontrés que d'autres mieux pourvues (Godfray, 1994). Cette question a fait l'objet de la mise au point de nombreux modèles comportementaux, mais les démonstrations expérimentales sont rares (Heimpel & Rosenheim, 1996).

2.1.6. Interactions physiologiques hôte-parasitoïde

Les endoparasitoïdes koïnobiontes* se développent à l'intérieur de leur hôte sans empêcher son développement. Ces développements conjoints et intimement liés entraînent de nombreuses interactions d'ordre immunitaire (l'hôte essaie de se débarrasser du parasitoïde, qui tente de survivre) et hormonal (le parasitoïde se développe en fonction des stades juvéniles de son hôte ou inversement) : le comportement ou le développement de l'hôte peuvent s'en trouver affectés. Nous examinerons ici la réponse immunitaire de l'hôte.

2.1.6.1. La réponse immunitaire chez les diptères

Afin de se faire une idée des mécanismes de défense des Tephritidae face au non-soi, on peut se référer au modèle de diptère le plus étudié, à savoir les drosophiles (figure 2.8). Plusieurs aspects de la réponse immunitaire élaborée par la drosophile sont également connus chez *C. capitata* (Charalambidis *et al.*, 1994, Marmaras *et al.*, 1994). La réponse immunitaire face aux macro-organismes repose principalement sur l'encapsulation. Ce phénomène décrit la transformation d'hémocytes de l'hôte qui constituent une gangue mélanique autour de l'intrus ce qui a pour effet de le priver de nutriments et/ou d'oxygène et entraîne son élimination (Strand & Pech, 1995). Les hémocytes sont des cellules sphériques de l'hémolymphe qui constituent le type dominant de plasmocytes chez les larves. Un autre type de cellules, propre aux diptères, intervient aussi dans ce phénomène : les cellules à cristaux (« crystal cells »), caractérisées par des inclusions enzymatiques (Vass & Nappi, 2001).

La reconnaissance du non-soi met en jeu des processus encore mal élucidés. Elle entraîne une cascade de réactions dont la prolifération des hémocytes et leur transformation en lamellocytes, plus grands et aplatis. Les lamellocytes adhèrent à la surface du corps étranger et forment une gangue épaisse. Les cellules à cristaux, initialement absentes, prolifèrent ensuite et adhèrent à cette gangue. Elles sont responsables de la synthèse d'eumélanine (phénomène de mélanisation). Le rôle de ces pigments est encore méconnu, mais on suppose que certains de leurs précurseurs comme la quinoïde sont cytotoxiques. Ces toxines, associées à des composés réactifs azotés ou oxygénés, participent à la destruction de l'organisme encapsulé.

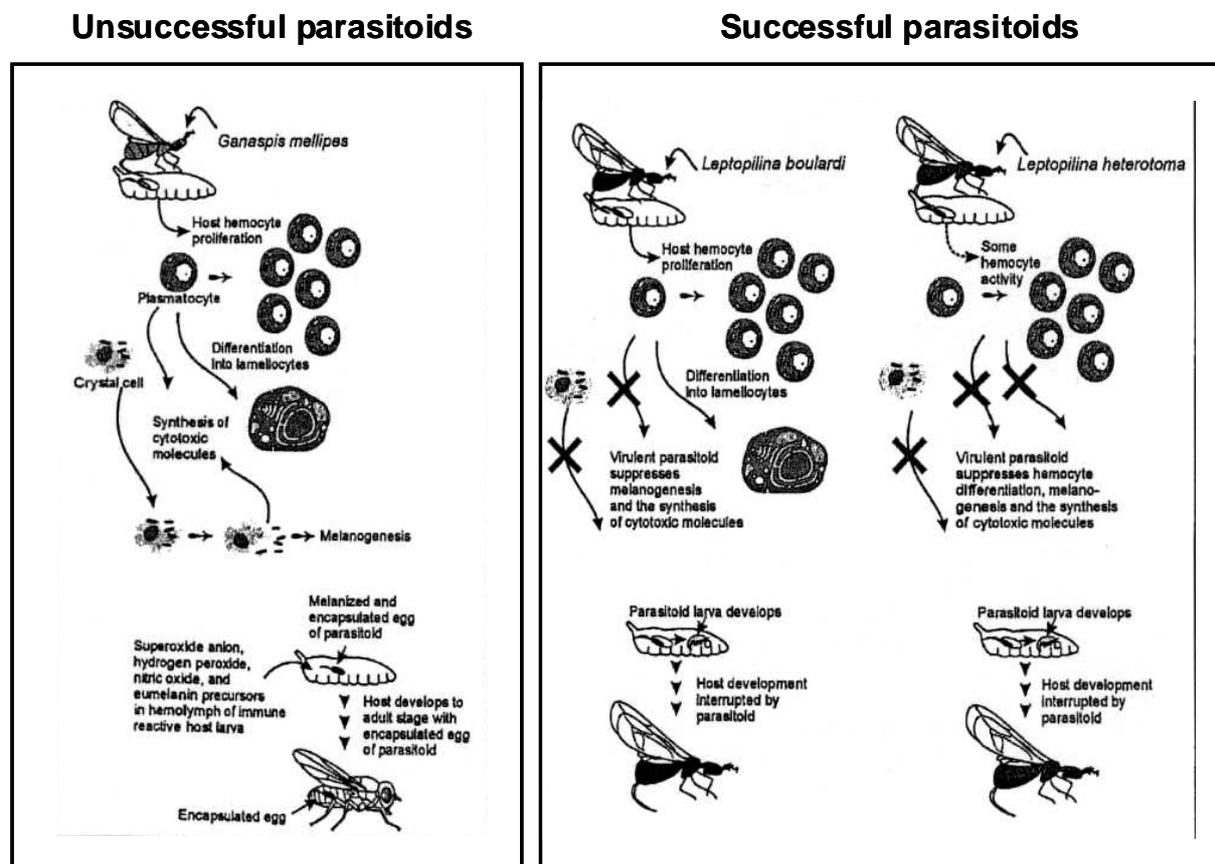


Figure 2.8. Devenir de divers parasitoïdes face au système immunitaire d'une drosophile. Les œufs du parasitoïde avirulent sont éliminés par la réponse immunitaire de l'hôte, qui inclut la prolifération d'hémocytes, la mélanogénèse et la synthèse de molécules cytotoxiques. L'ensemble est désigné sous le terme d'encapsulation. A l'opposé, les parasitoïdes virulents parviennent à contourner cette réponse (Vass & Nappi, 2001).

L'encapsulation ne mène pas toujours à la destruction du parasitoïde, et semble fortement dépendre de la spécificité de la relation hôte-parasitoïde (Nénon *et al.*, 1988). De plus, le succès de cette réponse immunitaire dépend des souches géographiques de l'hôte comme du parasitoïde (Rizki *et al.*, 1990), de la condition physiologique générale de l'hôte (Blumberg, 1982, Debolt, 1991) ou encore du nombre d'œufs pondus par le parasitoïde. Ce

dernier point est important puisque dans certains cas le superparasitisme peut constituer un désavantage pour le parasitoïde (Giordanengo & Nénon, 1990) ou au contraire un avantage (Streams, 1971).

2.1.6.2. Contournement de la réponse immunitaire par le parasitoïde

La plus simple des mesures d'évitement constatées est d'ordre comportemental : pondre là ou lorsque l'hôte n'est pas en mesure de se défendre. En fait, on peut considérer que s'attaquer à des œufs est la première de ces stratégies, puisque la réponse immunitaire y est minimale, voire nulle (Vinson, 1998). Les autres réponses du parasitoïde sont physiologiques : il s'agit d'interactions entre les produits du système immunitaire de l'hôte et des sécrétions du parasitoïde. Ces dernières peuvent provenir de la femelle lors de la ponte, de la larve en développement ou encore de tératocytes* (Quicke, 1997).

2.1.6.2.1. Sécrétions injectées par la femelle au moment de l'oviposition

Au moment de l'oviposition, certains parasitoïdes injectent avec l'œuf des substances qui peuvent, entre autres, bloquer la réponse immunitaire de l'hôte. On en distingue trois catégories.

La première comprend ce que l'on désigne sous le terme de « venins », c'est à dire les sécrétions produites par les glandes acides* de l'appareil génital femelle. Celles-ci sont de nature protéique et interagissent avec les cellules du système immunitaire de l'hôte (Kitano, 1982, Vinson, 1990).

La deuxième catégorie comprend les virus symbiontes (la majorité sont des Polydnavirus ou PDV), qui sont des particules virales contenant plusieurs molécules d'ADN circulaires et double-brins. Ces virus sont signalés chez certaines sous-familles de Braconidae et d'Ichneumonidae. Les PDV de ces familles ont une structure spécifique et sont désignés sous les termes de Bracovirus et Ichneumovirus (Whitfield & Asgari, 2003). Ils sont produits et/ou se multiplient dans les glandes à calyx* de la femelle du parasitoïde, mais les gènes qu'ils contiennent ne s'expriment que lorsqu'ils sont injectés dans l'hôte où ils ne se

répliquent plus (Stolz, 1993). Il a été montré que ces virus étaient responsables d'un affaiblissement général de la réponse immunitaire de l'hôte (Strand & Noda, 1991).

Enfin, une troisième catégorie englobe les particules protéiques ne contenant pas d'acides nucléiques. On parle de Virus-Like Particles (VLP) (Quicke, 1997). Ces protéines, également produites dans les glandes à calyx, ont des propriétés antigéniques semblables à des protéines de l'hôte. Elles adhèrent au chorion de l'œuf pondu et semblent fournir un certain camouflage immunitaire à celui-ci (Feddersen *et al.*, 1986). Leur interaction avec les cellules de l'hémolymphe responsables des réactions d'encapsulation a également été mise en lumière (Rizki & Rizki, 1990).

2.1.6.2.2. Sécrétions larvaires et tératocytes

La larve du parasitoïde elle-même produit des composés interagissant avec la physiologie de son hôte. Ces sécrétions proviendraient des glandes salivaires et/ou du tube digestif (tubes de Malpighi*). Cependant, les composés analysés semblent surtout jouer un rôle dans les modifications comportementales de l'hôte plus que dans le contournement de ses défenses immunitaires (Quicke, 1997).

L'existence de tératocytes a été confirmée chez quelques taxons de parasitoïdes, dont les Opiinae (Lawrence, 1990). On leur attribue trois types de fonctions : nutritives (ils absorbent les nutriments de l'hôte durant leur croissance et peuvent être absorbés par la suite par la larve), sécrétrices (ils produisent des composés interférant avec la physiologie de l'hôte) ou affaiblissantes pour l'hôte (ils multiplient le nombre de cibles pour le système immunitaire). Cependant, leur fonctionnement reste méconnu du fait du peu d'études les concernant (Godfray, 1994).

2.2. *Fopius arisanus* (Sonan, 1932)

Dans ce chapitre, nous présentons l'état des connaissances publiées sur *F. arisanus*. Il s'agit d'une version légèrement modifiée de l'article présenté en Annexe 1 :

Rousse, P., E.J. Harris & S. Quilici, 2005. *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Information* 26: 59N-69N.

2.2.1. Systématique

Fopius arisanus (figure 2.9) appartient à la famille des Braconidae et à la sous-famille des Opiinae. Cette dernière compte 17 genres et plus de 1300 espèces décrites (Wharton, 1997, Yu, 1998). Au sein des Braconidae, les Opiinae forment avec les Alysiinae un groupe monophylétique. Ce groupe est défini par le caractère apomorphique* d'endoparasitisme de diptères cyclorhaphes*. Wharton (1988) souligne cependant qu'au contraire des Alysiinae on ne connaît pas chez les Opiinae de critères synapomorphiques* unissant les membres de la sous-famille. Celle-ci est donc définie par défaut comme regroupant des endoparasitoïdes de diptères cyclorhaphes aux mandibules jointives (Wharton, 1988). La majorité des espèces d'Opiinae est rangées dans le vaste genre *Opius* (Goulet & Huber, 1993).



Figure 2.9. Femelle (à gauche) et mâle (à droite) de *Fopius arisanus*.

Opius arisanus est décrit en 1932 à partir de spécimens capturés à Formose (Taïwan) sur le mont Arisan (Sonan, 1932). Une synonymie apparaît lorsque l'espèce est re-décrite à Hawaii sous le nom d'*Opius oophilus* (Fullaway, 1951). L'espèce sera plus tard placée dans le genre *Diachasma* sous le nom de *D. arisanum* (Sonan, 1932) (Fischer, 1967). En 1983, elle est placée dans le genre *Biosteres* sous le nom de *B. arisanus* (Sonan, 1932), et *B. oophilus* (Fullaway, 1951) est reconnu comme synonyme junior (Wharton & Gilstrap, 1983).

Le terme *Fopius* (contraction de Fisher et *Opius*) apparaît dans le travail de Wharton (1987) comme subdivision du genre *Rhynchostreres*. Il est élevé peu après au rang de genre (Van Achterberg & Maetô, 1990). En 2002, ce genre comptait entre 25 et 29 espèces décrites (Yu, 1998, Wharton, 1999, Kimani-Njogu & Wharton, 2002). Le binôme *Fopius arisanus* (Sonan 1932) est utilisé pour la première fois par Waterhouse (1993) même si le transfert officiel de *B. arisanus* au genre *Fopius* n'a jamais fait l'objet d'une publication (Wharton, com. pers., 2004).

2.2.2. Morphologie

2.2.2.1. Description de l'adulte

Une description complète de l' imago de *F. arisanus* peut être trouvée dans les travaux de Sonan (1932) et de Fullaway (1951) (Annexe 2). Le genre *Fopius* est caractérisé par la présence de notauli* profonds et crénelés (figure 2.10). A l'intérieur de ce genre, *F. arisanus* est caractérisé par la combinaison des traits suivants: extrémité de l'ovipositeur effilée, sculpture rugueuse du sommet de la tête, sculpture striée du deuxième tergite* métasomal* et couleur d'ensemble sombre (Wharton, 1999). Grâce à ces critères, nous avons actualisé la clef de détermination des Opiinae de La Réunion (Hurtrel, 2000).

1. - Notauli présents, nettement imprimés et crénelés (figure 2.10) *Fopius arisanus*
- Notauli absents ou vestigiaux..... 2
2. - Clypéus* convexe. Présence de (m-cu) sur l'aile postérieure (figure 2.11B)..... 3
- Clypéus concave. Absence de (m-cu) sur l'aile postérieure (figure 2.11A)4
3. - 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*
4. - Carène occipitale présente (figure 2.12A). Tarses des pattes postérieures marron.
Ovipositeur aussi long que les $\frac{3}{4}$ du corps.....*Psytalia insignipennis*
- Carène occipitale absente (figure 2.12B). Pattes testacées*. Ovipositeur aussi long que le
mésosoma* 5
5. - Taches noires sur tergites abdominaux. Nervure r-rs plus long que la moitié de Rs entre r-
rs et 2r-m (figure 2.13A). Ailes hyalines*Psytalia fletcheri*
- Pas de taches noires. Nervure r-rs plus de deux fois plus petite que Rs entre r-rs et 2r-m
(figure 2.13B). Ailes fumées*Psytalia distinguenda*

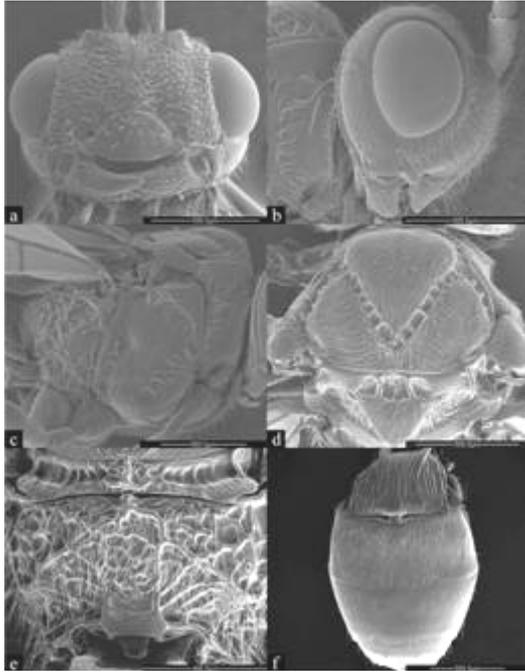


Figure 2.10. *Fopius arisanus*. a : tête, vue frontale. b : tête, vue latérale. c : mésosoma, vue latérale. d : mésonotum, vue dorsale. e : propodeum, vue dorsale. f : métasoma, vue dorsale (Carmichael *et al.* 2005).

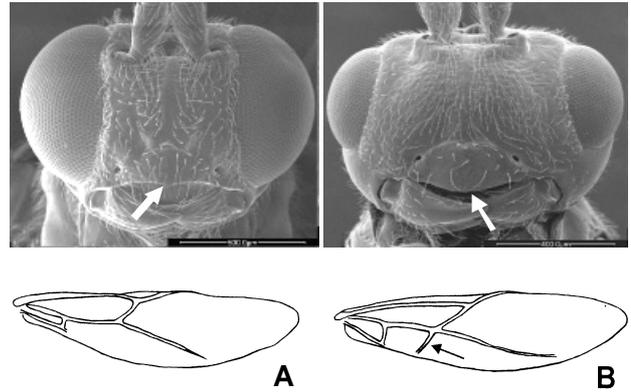


Figure 2.11. *Psyttalia* spp. (A) et *Diachasmimorpha* spp. (B). Dans le premier genre, le clypéus est concave et l'aile postérieure ne porte pas de nervure (m-cu). Le deuxième est caractérisé par un clypéus convexe et la présence de cette nervure (d'après Carmichael *et al.*, 2005 et Hurtrel, 2000).

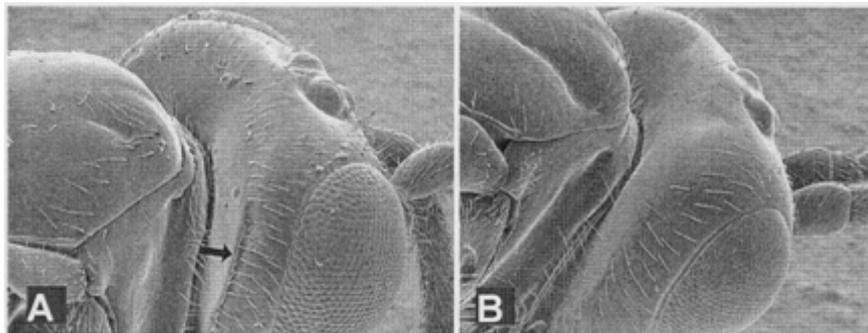


Figure 2.12. Tête, en vue dorsale, de *Psyttalia fletcheri* (A) et *Diachasmimorpha longicaudata* (B). La carène occipitale de *Psyttalia fletcheri* est indiquée par la flèche (Wharton, 1997).

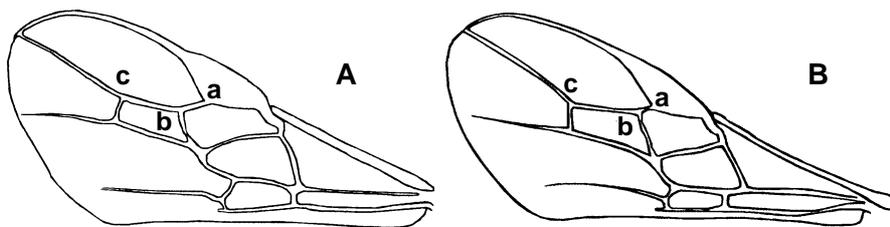


Figure 2.13. Ailes antérieure de *Psyttalia fletcheri* (A) et *Psyttali. distinguenda* (B). La distinction se fait sur la comparaison de r-rs (a-b) et de la section de Rs désignée par les lettres b-c (d'après Hurtrel, 2000).

2.2.2.2. Organes sensoriels

La seule étude portant sur les organes sensoriels de l'adulte de *F. arisanus* est celle de Lawrence *et al.* (2000), qui détaille les sensilles de l'ovipositeur. Celui-ci comporte, à l'apex des valves ventrales, une formation en pointe de flèche crantée comportant dix sensilles basiconiques* (habituellement associées à la chémoreception de contact). Cette formation aiderait à maintenir l'extrémité de l'ovipositeur dans l'œuf hôte, tandis que les sensilles permettraient à la femelle d'en évaluer le contenu. Lawrence *et al.* (2000) décrivent également des sensilles coeloconiques* présentes sur la face ventrale de l'ovipositeur, sans avancer d'hypothèse quant à leur rôle. Ce type de sensilles a déjà été associé à des fonctions de chémo-, de thermo- ou d'hygroréception (Navasero & Elzen, 1991).

2.2.3. Répartition géographique

Fopius arisanus est originaire de la région Indo-Pacifique. Fullaway (1951) le signale ainsi à Taiwan, à Bornéo, en Inde, en Malaisie et en Thaïlande. Il a été introduit en 1946 à Hawaii où il s'est acclimaté avec succès (Van den Bosch & Haramoto, 1951). Depuis, de nombreuses tentatives d'introduction ont été effectuées dans diverses régions du monde (tableau 2.2).

2.2.4. Données biologiques

2.2.4.1. Le parasitisme ovo-pupal

Fopius arisanus est un parasitoïde ovo-pupal, solitaire* et koïnobionte. Il peut également parasiter les larves de premier stade fraîchement écloses (Bautista *et al.*, 1998). Chez ce type de parasitoïdes, les femelles pondent leur œuf à l'intérieur de l'embryon de leur hôte. Celui-ci poursuit normalement son développement jusqu'au stade prépupal* tandis que le parasitoïde reste au stade L1 jusque là. Son développement se poursuit ensuite, et il dévore la puppe de son hôte dont il émerge. Pour cette raison, Mills (1994) suggère de parler dans ce cas d'endoparasitisme ovo-prépupal.

Un tel mode de développement est connu chez des Chalcidoidea (quelques Encyrtidae et Eulophidae), des Evanoidea (Aulacidae), des Proctotrupeoidea (beaucoup de Platygasteridae), mais principalement chez des Ichneumonoidea : certains Braconidae (Cheloninae, certains Heliconinae et Ichneutinae, ainsi que quelques Microgastrinae et Opiinae) et Ichneumonidae (Collyrinae, Stilbopinae, et quelques Ctenopelmatinae et Diplazontinae) (Mills, 1994). Tous les parasitoïdes ovo-pupaux connus de Tephritidae appartiennent à la sous-famille des Opiinae. *Fopius arisanus*, *F. ceratitivorus*, *F. caudatus* et *Utetes canaliculatus* (Gahan) sont les seules espèces connues présentant ce mode de développement (Lopez *et al.*, 2003), mais on suppose, d'après la forme de leur ovipositeur, que ce serait également le cas d'au moins trois autres espèces de *Fopius* (Wharton, 1999).

Tableau 2.2. Introductions volontaires de *Fopius arisanus* à des fins de lutte biologique.

Pays	Année d'introduction	Référence ¹	Notes
USA (Hawaii)	1946	(Van den Bosch & Haramoto, 1951)	Acclimaté. Principal parasitoïde de Tephritidae
Fidji	1951, 2002	(Wharton, 1989), NP	Acclimaté. Parasitisme important.
Mexique	1954	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté.
Australie	1956	(Snowball, 1966)	Acclimaté. Parasitisme localement important.
Maurice	1957	(Orion & Moutia, 1960)	Statut inconnu
Costa Rica	1958	(Wharton <i>et al.</i> , 1981)	Acclimaté. Faible parasitisme.
Pérou	1960	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté.
Argentine	1961	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté.
France (Réunion)	1965, 1972	(Vercambre, 1982)	Non acclimaté
USA (Floride)	1974	(Baranowski <i>et al.</i> , 1993)	Non acclimaté.
Pakistan	1996	NP	Statut inconnu
Micronésie	1997	NP	
Mexique	1998	NP	Elevage et expérimentations en laboratoire
Guatemala	1998	NP	
Italie	1999	(Calvitti <i>et al.</i> , 2002)	
Israël	2002	NP	
Espagne	2002	(Falco <i>et al.</i> , 2003)	
Polynésie française	2002	NP	Acclimaté
France (Réunion)	2003	NP	Acclimaté. Elevage et expérimentations en laboratoire.

1. NP : E. Harris, rapport non publié.

Ce mode de parasitisme concerne le plus souvent des hôtes dissimulés, en général enfouis dans le substrat de ponte (Mills, 1994). Les pontes que recherchent ces parasitoïdes regroupent de nombreux hôtes, qui, à ce stade de leur développement, n'ont aucune possibilité d'évitement comportemental du parasitisme et des défenses immunitaires quasi nulles. D'autre part, en s'attaquant à de jeunes stades, le parasitoïde sera probablement plus apte à s'attaquer à d'éventuels concurrents en cas de multiparasitisme ultérieur. Ces deux raisons peuvent expliquer la grande efficacité du parasitisme ovo-pupal. La dominance de *F. arisanus* au sein de la guildes* des Opiinae parasitoïdes de Tephritidae a été confirmée à plusieurs reprises (Bautista & Harris, 1997, Vargas *et al.*, 2002b, Wang & Messing, 2002, 2003c, Wang *et al.*, 2003). Toutefois, aux Philippines, Palacio *et al.* (1991) indiquent qu'il peut être supplanté par *D. longicaudata*.

2.2.4.2. Spécificité parasitaire

2.2.4.2.1. Gamme d'hôtes

Fopius arisanus est une espèce polyphage. En 2006, sans tenir compte des nouveaux hôtes mis en évidence au cours de notre travail, on connaissait 39 espèces sur lesquelles il est susceptible de se développer, 33 d'entre elles ayant été recensées grâce à des prélèvements effectués sur le terrain. La liste complète de ces hôtes est présentée en Annexe 3. Ces 39 espèces appartiennent toutes à la famille des Tephritidae. Elles sont réparties en sept genres, six tribus et trois sous-familles. Toutes ces espèces ont cependant en commun de se développer sur des fruits charnus. Trente de ces espèces appartiennent au genre *Bactrocera*, qui possède la même zone d'origine que le parasitoïde. Ce n'est pas le cas des *Ceratitis* spp. africaines, au sein duquel seule *C. capitata* était connue comme hôte de *F. arisanus*. De même, les hôtes recensés dans le genre *Anastrepha* l'ont été lors d'expérimentations en laboratoire. Toutefois, au sein de cette gamme d'hôte, il convient de souligner que certaines espèces, bien que pouvant être parasitées, ne permettent qu'un très faible taux de développement achevé du parasitoïde, comme c'est le cas de *B. cucurbitae* (Harris & Bautista, 1996). D'autres espèces comme *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Zenil *et al.*, 2004) et *Bactrocera cucumis* (French) (Quimio & Walter, 2001) peuvent être parasitées au laboratoire mais sans qu'aucune survie du parasitoïde n'ait été obtenue. Toutefois, même si le parasitoïde ne se développe pas ou très peu sur certains hôtes, les stades immatures parasités connaissent une mortalité supérieure, et l'influence du parasitoïde sur les populations de tels hôtes n'est par conséquent pas négligeable (Moretti & Calvitti, 2003). Bien que relativement

large pour un endoparasitoïde, une telle polyphagie semble commune chez les Opiinae parasitoïdes de Tephritidae : on trouve des gammes d'hôte de largeur similaire chez *Diachasmimorpha kraussii* (Fullaway), *D. longicaudata*, *Fopius deeralensis* (Fullaway) ou encore *Psytalia fijiensis* (Fullaway) (Carmichael *et al.*, 2005).

Cette polyphagie de *F. arisanus* apparaît encore plus nettement si l'on considère la gamme d'espèces végétales sur lesquelles il a été recensé (Annexe 4). Celle-ci compte en effet 84 espèces, appartenant à 35 familles, où le parasitoïde a été trouvé au moins une fois. La quasi-totalité (77) de ces signalements provient de prélèvements de terrain, majoritairement effectués dans sa zone d'origine Indo-Pacifique. Ainsi, lors d'une enquête effectuée sur huit ans en Thaïlande et Malaisie, Chinajariyawong *et al.* (2000) ont recensé 61 espèces de fruits-hôtes. Toutes ces espèces possèdent des fruits charnus et sont attaquées par au moins une espèce de Tephritidae dont certaines sont très polyphages (*C. capitata*), d'autres monophages (*Bactrocera arecae* (Hardy & Atachi)).

2.2.4.2.2. Influence de l'espèce-hôte sur le taux de parasitisme et le développement du parasitoïde

2.2.4.2.2.1. Parasitisme et survie

Les résultats mentionnés ici proviennent d'essais menés avec des adultes de *F. arisanus* élevés par l'USDA sur *B. dorsalis* (Hendel) depuis plus de 200 générations (Harris & Okamoto, 1991, Bautista *et al.*, 1999), à la notable exception des travaux de Zenil *et al.* (2004) menés avec une souche élevée sur *C. capitata* pendant 28 générations. Ces essais portent sur le parasitisme effectué, la durée du développement pré-imaginal et l'influence du parasitisme sur le développement de l'hôte. Dans certains cas l'utilisation de méthodologies similaires permet d'effectuer des comparaisons entre espèces hôtes. Ces résultats sont regroupés dans le tableau 2.3.

On constate une grande différence de développement entre les espèces hôtes, mais ces valeurs doivent être considérées avec précaution du fait que les parasitoïdes utilisés dans ces essais ont tous été élevés sur *B. dorsalis*. La souche d'élevage influence la survie du parasitoïde comme celle de l'hôte. En effet, Zenil *et al.* (2004) obtiennent quant à eux une survie du parasitoïde sur *C. capitata* de près de 40%. De même, bien que *B. cucurbitae* ne soit pas considérée comme une espèce-hôte de *F. arisanus*, il est possible de développer des

souches du parasitoïde dont la survie s'améliore au fil des générations sur cet hôte (Harris, com. pers., 2004). Sur toutes les espèces hôtes étudiées, le superparasitisme reste négligeable (< 4 %), ce qui suggère que les femelles de *F. arisanus* sont capables de discriminer entre un œuf parasité ou non.

Tableau 2.3. Parasitisme et survie de *Fopius arisanus* sur différentes espèces hôtes (Harris & Bautista, 1996, Lawrence *et al.*, 2000, Calvitti *et al.*, 2002).

Espèce-hôte	Taux de parasitisme initial (%)	Survie ovo-larvaire (%) ¹	Parasitisme effectif (%) ²
<i>B. dorsalis</i>	34	42	46
<i>B. latifrons</i>	21	5	20
<i>B. cucurbitae</i>	13	45	<1
<i>B. oleae</i>	28	?	30
<i>C. capitata</i>	29	8	26
<i>A. suspensa</i>	?	?	22

1. Pourcentage moyen de pupes récoltées à partir de la cohorte d'œufs exposée

2. Pourcentage moyen de pupes parasitées parmi les pupes récoltées

2.2.4.2.2.2. Facteurs influençant la survie du couple hôte/parasitoïde

Les études citées plus haut montrent que le parasitisme a deux grandes conséquences pour les mouches : une mortalité des pupes conséquente au développement effectif du parasitoïde mais aussi une augmentation de la mortalité ovo-larvaire. Il existe souvent une grande différence entre le taux de parasitisme sur les œufs et la mortalité des stades pré-pupaux de l'hôte. Ainsi, sur *C. capitata*, Harris & Bautista (1996) enregistrent près de 90 % de mortalité ovo-larvaire alors que seuls 30 % des œufs sont parasités. Il a été montré que cette mortalité est en partie due à l'insertion de l'ovipositeur et donc la rupture du chorion et aux blessures causées à l'embryon, même sans dépôt d'œuf par le parasitoïde (Moretti & Calvitti, 2003).

2.2.4.2.2.3. Interactions physiologiques

La durée de développement pré-imaginal de *F. arisanus* est intimement liée à celle de son hôte, les mâles émergent en général un ou deux jours après les mouches non parasitées de la même cohorte, suivis deux ou trois jours plus tard par les femelles (Lawrence *et al.*, 2000, Calvitti *et al.*, 2002). Dans les cas d'*A. ludens* et d'*A. serpentina*, on a cependant constaté que les adultes de parasitoïdes émergent avant les hôtes non parasités (Zenil *et al.*,

2004), ce qui peut s'expliquer par la durée plus importante du développement pupal chez ces deux Tephritidae (Celedonio *et al.*, 1988).

Il est donc probable que la mue des L1 de *F. arisanus* soit régulée par un événement lié à la physiologie de son hôte au stade prépupal. Lawrence (1982) a ainsi montré que la première mue larvaire de *D. longicaudata* était dépendante des sécrétions hormonales de son hôte à ce stade. Les exemples de telles interactions hôte/parasitoïde sont fréquents (Smilowitz, 1973, Vinson & Iwantsch, 1980). *Fopius arisanus* serait ainsi à ranger dans la catégorie des endoparasitoïdes conformistes* (Lawrence, 1990).

La réponse immunitaire des hôtes face à *F. arisanus* est mal connue. Il semble que peu d'espèces de Tephritidae soient capables d'éliminer ce parasitoïde. *Anastrepha suspensa* (Loew) (Lawrence *et al.*, 2000) et *B. cucurbitae* (Nishida & Haramoto, 1953) sont les seules espèces chez lesquelles une telle réaction a été signalée. Bien qu'aucun contournement des défenses immunitaires de l'hôte par *F. arisanus* n'ait été mis en évidence, un tel phénomène n'est pas à exclure. En comparaison, on sait par exemple que la glande à venin de *D. longicaudata* contient deux types de virus (un entomopoxvirus et un rhabdovirus) qui sont injectés lors de l'oviposition et altèrent la structure des hémocytes de l'hôte, bloquant la réponse immunitaire (Lawrence & Akin, 1990, Lawrence, 2005, Lawrence & Matos, 2005).

2.2.4.3. Traits d'histoire de vie

Sauf mention contraire, les résultats présentés ici concernent des individus élevés en laboratoire sur *B. dorsalis*.

2.2.4.3.1. Développement larvaire

Les résultats mentionnés ici sont tirés des travaux de Haramoto (1953), Ibrahim *et al.* (1993) et Rocha *et al.* (2004). L'œuf du parasitoïde (figure 2.14A) éclot après 28 à 35 heures, à l'intérieur de l'œuf-hôte ou de la larve L1 en fonction de l'âge de l'œuf parasité. On distingue trois stades larvaires et un stade prépupal. La larve de premier stade (figure B), la plus active, est dotée de fortes mandibules. Elle est entourée à l'éclosion de cellules sérosales*. On peut la voir se déplacer à l'intérieur de la larve parasitée, mais elle semble se nourrir principalement sur le corps gras de celle-ci. Les stades suivants se rencontrent dans le

puparium* parasité : l'histolyse* des tissus de l'hôte s'effectue dans tous les cas, mais les pupes parasitées ne poursuivent pas leur développement.

Les deuxième (figure C) et troisième (figure D) stades larvaires durent respectivement 2 et 6 jours en moyenne. Rocha *et al.* (2004) distinguent également un stade prépupal, caractérisé par l'élongation antennaire. Le stade nymphal (figure E) dure de 5 à 8 jours, et est plus court de un ou deux jours chez le mâle que chez la femelle. Initialement incolore, le corps de la nymphe prend en 48 heures les couleurs noire et rouge de l'adulte. Une fois totalement formé, l'imago sort du puparium parasité en pratiquant une ouverture sur les premier et deuxième segments. Il se débarrasse de la dernière mue larvaire, expulse le méconium*, étend ses pattes, ses ailes et (éventuellement) son ovipositeur tout en les nettoyant, puis s'envole au bout d'une dizaine de minutes.

Avant l'émergence, on peut généralement distinguer

les pupes parasitées des non parasitées. Des classes de taille permettent de distinguer avec précision, dans le sens croissant (figure F) : les pupes parasitées par un mâle, les pupes parasitées par une femelle et enfin les pupes non parasitées (Ramadan *et al.*, 1994).

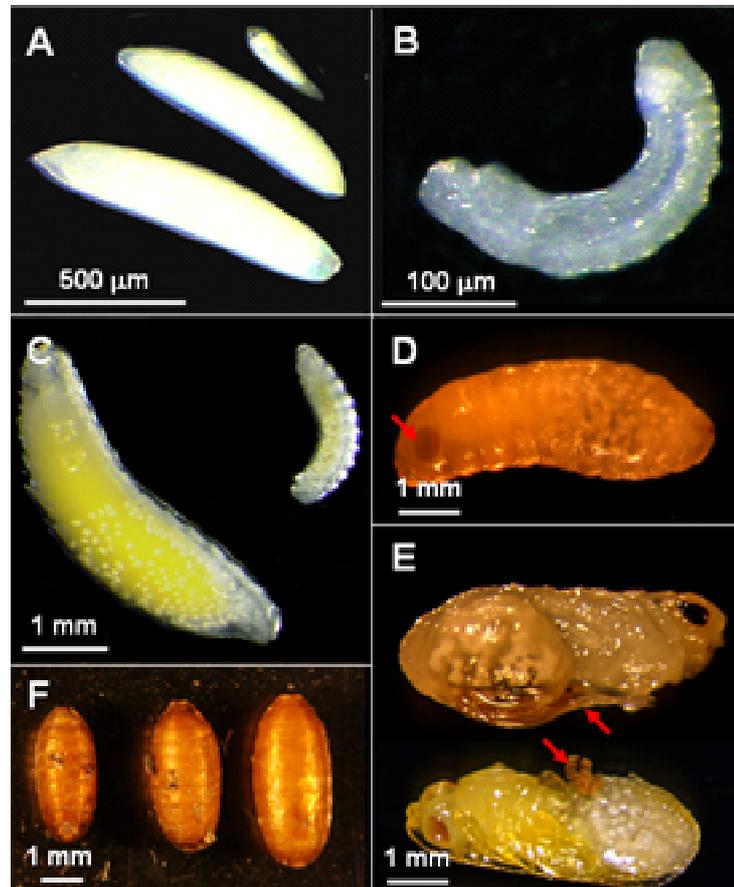


Figure 2.14. Stades pré-imaginaux de *Fopius arisanus*. A : comparaison de la taille des œufs de *Bactrocera zonata* (bas), *Ceratitits capitata* (milieu) et *F. arisanus* (haut). B : L1. C : L2 en début (droite) et fin (gauche) de stade. D : L3 en fin de stade. On distingue l'œil de la pupa à travers le tégument (flèche). E : nymphes de femelle (haut) et de mâle (bas). Sur la première, on distingue l'ovipositeur replié sur la face dorsale, tandis qu'on peut voir sur la deuxième le résidu du tégument larvaire (flèches) (photo A. Franck). F : puparia issus d'une cohorte de *B. zonata* exposée. On note la différence entre la pupa non parasitée (droite), et les puparia contenant un parasitoïde femelle (milieu) ou mâle (gauche).

L'influence de la température sur la durée de développement pré-imaginal a été étudiée en conditions contrôlées (Roubaud, 2005). Dans une gamme température croissante de 20 à 30°C, cette durée diminue d'environ 30 à 18 jours. Mais cette même gamme de température a également un effet négatif sur sa survie pré-imaginale qui passe d'environ 50% à moins de 10%. Le parasitoïde ne se développe pas en dehors de cette gamme. L'humidité relative semble jouer un rôle fondamental dans ce développement, sans que cet effet ait pu être précisément évalué.

2.2.4.3.2. Comportement sexuel et accouplement (Quimio & Walter, 2000)

Contrairement à la grande majorité des hyménoptères parasitoïdes, les mâles de *F. arisanus* passent par une période pré-copulatoire d'au moins trois jours, durant laquelle tout accouplement est impossible. La migration du sperme des testicules jusqu'à la vésicule séminale s'effectue au cours de cette maturation sexuelle. Durant cette période, les mâles forment des essaims. Ce phénomène, relativement courant chez les Braconidae, l'est beaucoup moins chez les autres familles d'hyménoptères parasitoïdes. Ces essaims sont constitués, entièrement ou presque, de mâles. Leur formation intervient peut-être dans la maturation sexuelle ou l'émission d'éventuelles phéromones. La femelle ne présente pas de telle période pré-copulatoire. Une fois sexuellement mûrs, les mâles forment de petits groupes d'au plus une dizaine d'individus. Les femelles isolées arrivent au sein de ces groupes, attirées peut-être par des phéromones émises par les mâles sans que ceci ait pu être démontré. La femelle émet quant à elle une phéromone sexuelle perceptible à courte distance : sa perception par les mâles du groupe entraîne une réaction comportementale caractéristique (vibration des ailes, marche lente et tapotement du substrat avec l'abdomen). La femelle est ensuite généralement poursuivie par un ou plusieurs mâles, elle-même pouvant se diriger vers un autre. La poursuite s'achève par un contact des antennes du mâle sur la femelle, puis le mâle monte la femelle en faisant vibrer ses ailes et réalise l'accouplement qui dure une quinzaine de secondes.

2.2.4.3.3. Longévité

Les données sur la longévité de *F. arisanus* ont été acquises sur des individus d'élevage, ayant à disposition une source de glucides et de l'eau en quantités illimitées. Dans ces conditions, les mâles vivent en moyenne 15 jours (maximum 38) et les femelles 20 jours

(maximum 40, en l'absence d'hôtes) (Haramoto, 1953, Bautista *et al.*, 1998). Lorsque les femelles sont élevées individuellement, leur longévité est supérieure de 2-3 jours à cette moyenne. Chez des femelles directement issues de populations sauvages, alimentées en sucre et en eau, la longévité atteint en moyenne 28 jours. Elle ne dépasse pas sept jours sans alimentation glucidique (Wang & Messing, 2003b). La résorption ovocytaire*, en l'absence d'hôte, n'influe pas sur la longévité de l'adulte (Wang & Messing, 2003b).

2.2.4.3.4. Fécondité

Fopius arisanus est une espèce prosynovigénique* dont l'ovogénèse débute lors du stade pupal (Ramadan *et al.*, 1992). La femelle possède deux ovaires polytrophiques*, chacun constitué de deux ovarioles qui fusionnent à leur base en un large calyx (Lawrence *et al.*, 2000) (figure 2.15).

La première oviposition a lieu en moyenne quatre jours après l'émergence, mais

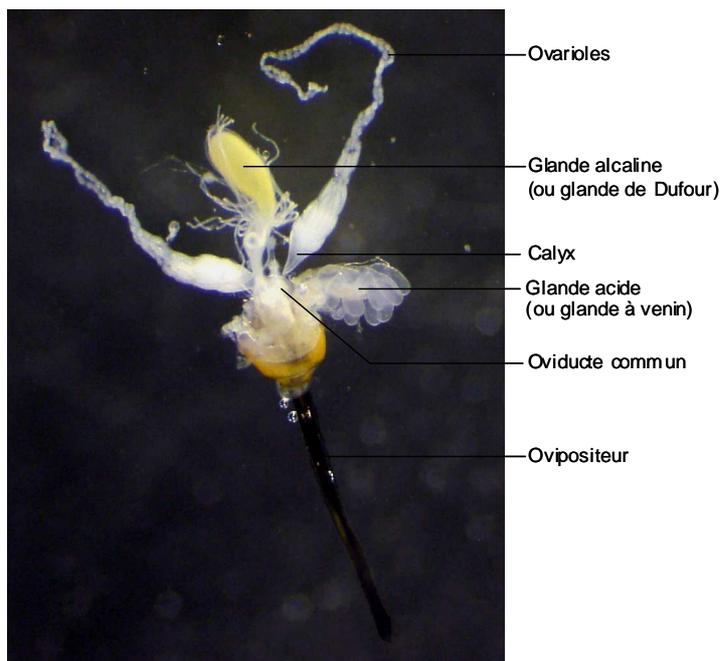


Figure 2.15. Appareil génital de la femelle de *Fopius arisanus*.

certaines femelles peuvent pondre dès le premier jour et d'autres ne pondront aucun œuf avant 10 à 15 jours (Ramadan *et al.*, 1992). Au laboratoire, la sex-ratio est fortement biaisé en faveur des femelles (57-70%) pendant les deux premières semaines d'oviposition, mais cette tendance s'inverse en fin de vie (Bautista *et al.*, 1998). Cette observation a été confirmée avec des femelles issues de populations sauvages (Ramadan *et al.*, 1994). Les résultats de diverses études sur

la fécondité de *F. arisanus* ont été regroupés dans le tableau 2.4.

Lawrence *et al.* (2000) ont montré l'influence de l'expérience des femelles en utilisant des adultes de première génération élevés sur *A. suspensa*. Le stock d'œufs disponibles d'une femelle privée d'hôtes décroît régulièrement alors qu'une femelle à laquelle on propose des

hôtes voit ce stock d'œufs augmenter fortement dans les 48 heures suivant la première ponte. Cette étude a ainsi mis en évidence deux phénomènes chez *F. arisanus* : d'une part la résorption ovocytaire et de l'autre la stimulation de la production d'œufs par la ponte chez les espèces synovigéniques (Doutt, 1964). Lors d'une autre étude où *F. arisanus* était élevé sur *C. capitata*, Wang & Messing (2003b) ont montré qu'en l'absence d'hôte la résorption ovocytaire débutait dès le quatrième jour après l'émergence et que l'oviposition stimulait la production d'œufs plus que tout autre facteur. L'alimentation, l'accouplement ou encore le contact avec un fruit non infesté mais visité par l'hôte n'ont en revanche pas d'influence sensible sur le nombre d'ovocytes présents dans les ovarioles. Enfin, Wang & Messing (2003b) ont estimé qu'il fallait un nombre considérable d'ovipositions (plus de 40 par jour, cas peu probable selon eux en dehors des murs d'un laboratoire) pour que la production d'ovocytes ne compense pas le nombre d'œufs déposés, ce qui laisse supposer une régénération rapide du stock.

Tableau 2.4. Fécondité de *F. arisanus* élevé sur différents hôtes (femelles accouplées uniquement).

Paramètre	Espèce-hôte	Valeur	Notes	Référence
Fécondité potentielle instantanée moyenne (ovocytes mûrs présents dans les ovarioles à un instant donné)	<i>B. dorsalis</i>	40	à l'émergence	(Ramadan <i>et al.</i> , 1992)
	<i>B. dorsalis</i>	121	à 6 jours	
	<i>C. capitata</i>	18	à l'émergence	(Wang & Messing, 2003b)
	<i>C. capitata</i>	104	à 6 jours	
	<i>A. suspensa</i>	78	à 7 jours	
Fécondité réalisée moyenne (total d'œufs pondus)	<i>C. capitata</i>	117	<i>F. arisanus</i> élevé sur <i>C. capitata</i>	(Zenil <i>et al.</i> , 2004)
	<i>A. ludens</i>	71		
	<i>A. serpentina</i>	92		
	<i>B. dorsalis</i>	135		(Bautista <i>et al.</i> , 1998)
Nombre moyen de descendants	<i>C. capitata</i>	117	<i>F. arisanus</i> élevé sur <i>C. capitata</i>	(Zenil <i>et al.</i> , 2004)
	<i>A. ludens</i>	15		
	<i>A. serpentina</i>	58		
Nombre moyen de descendants par jour	<i>B. dorsalis</i>	2.2	à l'émergence	(Bautista <i>et al.</i> , 1998)
		6.1	à 16-20 jours	
		1.2	à 36-40 jours	

2.2.5. Sélection de l'hôte

Peu de travaux ont été consacrés aux comportements de la sélection de l'hôte chez *F. arisanus*. Nous synthétisons ici l'ensemble de la bibliographie parue à ce sujet.

2.2.5.1. Localisation de l'habitat

Bautista & Harris (1996), puis Bautista *et al.* (2004) ont étudié l'influence du fruit-hôte sur le parasitisme par *F. arisanus*. Ils enregistrent sur *B. dorsalis* un taux de parasitisme allant décroissant selon la séquence de fruits hôtes suivante : *Musa sapientum* (L.) (banane), *Terminalia catappa* (L.) (badamier), *Carica papaya* L. (papaye), *Mangifera indica* (L.) (mangue) et *Citrus aurantiifolia* (Christman) (lime acide). Au niveau du parasitisme sur *B. cucurbitae*, la gamme de préférence est la même que celle de *P. fletcheri*. Les deux espèces parasitent leur hôte préférentiellement sur *Cucurbita pepo* L. (courgette), puis *Solanum melongena* L. (aubergine), *Momordica charantia* L. (melon amer), *Cucumis sativus* L. (concombre) et enfin *Lycopersicon esculentum* L. (tomate). Altuzar *et al.* (2004), en tunnel de vol, ont montré que *F. arisanus* répondait positivement à l'odeur de l'orange, *Citrus sinensis* (L.), et de la goyave, *Psidium guajava* L.. Par ailleurs, l'intensité du parasitisme augmente en même temps que l'état de maturité du fruit attaqué (Liquidó, 1991) bien que les femelles de *F. arisanus* soient peu attirées par des fruits tombés au sol (Purcell *et al.*, 1994).

En ce qui concerne les stimuli visuels, *F. arisanus* serait particulièrement sensible aux couleurs jaune et blanche (Vargas *et al.*, 1991). Il répond faiblement à la taille de la cible colorée, mais la forme de celle-ci ne semble jouer aucune rôle (Cornelius *et al.*, 1999).

2.2.5.2. Localisation de l'hôte s.s.

Le comportement de localisation de l'hôte de *F. arisanus* à l'intérieur du patch* (fruit attaqué) a été décrit par Wang & Messing (2003a). Une fois posée sur le fruit, la femelle passe plus de 90% de son temps dans des phases de comportement de recherche (détection, « antennating », sondage) et de ponte (oviposition) (figure 2.16). La séquence est relativement fixe : après l'arrivée sur le fruit, elle parcourt celui-ci en palpant la surface avec l'apex des antennes (« antennating »), en insérant son ovipositeur de temps en temps, les antennes

appliquées sur la surface du fruit (détection). Cette combinaison de comportements se poursuit jusqu'à la détection d'un site de ponte de Tephritidae. Elle enchaîne alors une série stéréotypée de comportements de sondage et de ponte (sondage - oviposition - sondage...) jusqu'à abandon du site.

Wang & Messing (2003a) ont montré que la majeure partie du temps était consacrée à la localisation et à l'estimation de la valeur de l'hôte. Sur des fruits de café attaqués par *C. capitata*, le sondage représente ainsi 50% du temps et la ponte 30%. 10% du temps est consacré à la détection du site de ponte et le reste est principalement occupé par le repos et le toilettage. Très peu de temps est consacré à la marche et encore moins au vol (moins de 1% en additionnant les deux). On ne connaît cependant pas les stimuli auxquels réagit *F. arisanus* lorsqu'il localise le site de ponte et par la suite son hôte.



Figure 2.16. Comportement de recherche de l'hôte chez *Fopius arisanus*. a) « Antennating » : la femelle parcourt le fruit en tâtonnant la surface à l'aide des antennes. b) Détection : elle sonde sous le fruit à l'aide de l'ovipositeur, tout en maintenant les antennes au contact de la surface. c) Sondage : après un contact avec l'œuf, elle en sonde l'intérieur avec l'ovipositeur, les antennes relevées, avant de décider ou non de pondre.

2.2.5.3. Discrimination inter- et intra-spécifique

On a vu que le taux de parasitisme initial différait selon l'espèce-hôte rencontrée (Harris & Bautista, 1996) et que le superparasitisme était rarissime (Quimio & Walter, 2001, Calvitti *et al.*, 2002). Cependant aucun travail publié n'a été consacré aux stimuli impliqués dans cette discrimination.

2.2.5.4. Statut physiologique et comportement de recherche

Les seuls travaux qui ont été menés sur ce sujet l'ont abordé de façon indirecte. Nous avons vu que le jeûne des adultes affectait surtout leur longévité, et n'avait par exemple pas

d'influence notable sur la résorption ovocytaire ou la production de nouveaux ovocytes (Wang & Messing, 2003b). Cette même étude a montré que la régénération du stock d'oeufs, très rapide, n'était sans doute pas limitante en conditions naturelles, au moins pour les femelles d'âge moyen. Pour ce qui est de l'alimentation, Bautista *et al.* (2001) ont montré que des adultes nourris à partir de baies de café mûres ne vivaient pas plus longtemps que des adultes n'ayant accès qu'à de l'eau. Il n'est donc pas prouvé que les sites d'oviposition puissent également servir de site d'alimentation. Aucune étude ne mentionne non plus l'existence de piqûres nutritionnelles* chez cette espèce. L'origine de ses apports glucidiques et protéique en milieu naturel est donc inconnue.

2.2.5.5. Facultés d'apprentissage de *F. arisanus*

Comme évoqué plus haut, les bénéfices apportés par l'expérience sont théoriquement d'autant plus importants que la gamme d'hôtes du parasitoïde est large (Vet *et al.*, 1995). Dukas & Duan (2000) mentionnent que le comportement de *F. arisanus* peut être durablement modifié par son expérience, ce qui suppose la possession de capacités sensorielles et mémorielles suffisantes. Ils ont ainsi montré que la femelle de *F. arisanus* est capable d'associer une espèce de fruit avec la présence d'hôtes potentiels, et donc de choisir préférentiellement ce fruit lors d'essais ultérieurs en condition de choix, en rejetant un autre fruit associé à l'absence d'hôtes. Cette association semble durer plusieurs jours, au moins tant qu'elle est renforcée par des expériences fructueuses lors de la recherche d'hôtes. L'augmentation des taux de rencontre et de parasitisme induite par cet apprentissage se traduit par une augmentation du nombre de descendants par rapport à des femelles non conditionnées. En d'autres termes, cette étude apporte, dans ce cas précis, la démonstration d'un lien direct entre apprentissage associatif et augmentation de la fitness*.

2.2.6. *Fopius arisanus*, agent de lutte biologique

L'établissement de *F. arisanus* à Hawaii en 1946 a démontré son efficacité en tant qu'agent de lutte biologique classique. Depuis cette date, plusieurs suivis de terrain ont été régulièrement publiés, permettant de juger de sa propagation dans les différentes îles de l'archipel (Fullaway, 1951, Bess *et al.*, 1961, Haramoto & Bess, 1970, Wong & Ramadan, 1987, Stark *et al.*, 1991). Toutes mentionnent des taux de parasitisme localement élevés et la

prédominance de *F. arisanus* par rapport aux autres parasitoïdes de Tephritidae. Par exemple, Haramoto & Bess (1970) rapportent que le nombre moyen de pupes de mouches (*B. dorsalis* et *C. capitata*) collectées sur 100 baies de café à Kona, Hawaii, diminue de 24 (dont 9% parasitées) en 1949 à 5 (dont 67% parasitées) en 1969. Les techniques de piégeages à utiliser pour effectuer le suivi des adultes sur le terrain ont également fait l'objet de plusieurs articles (Harris & Okamoto, 1983, Messing & Wong, 1992, Harris & Bautista, 1994). L'utilisation combinée du parasitoïde avec les autres composants de la lutte intégrée a été étudiée, comme par exemple avec des mâles de Tephritidae stériles (Rendon *et al.*, 2006). On sait également qu'il ne répond pas aux attractifs alimentaires protéiques (Vargas *et al.*, 2002a), que l'application de lutte chimique en traitement par taches, à l'aide de spinosyne ou de phloxine B, n'a pas d'effet notable sur ses populations (Vargas *et al.*, 2001). Les risques connus d'effets non intentionnels semblent limités : *F. arisanus* n'a jamais été signalé sur des pupes d'une autre famille que les Tephritidae, et ne parasiterait pas les mouches des fruits se développant sur les boutons floraux d'Asteraceae (Wang *et al.*, 2004).

D'un autre côté, *F. arisanus* est apparemment un mauvais candidat pour la lutte inondative. En effet, son élevage en masse est coûteux (Harris & Bautista, 2001) : Harris & Bautista (2000) estiment que le coût de production d'un million de parasitoïde dépasse les 2 000 dollars US, bien qu'ils suggèrent que ce coût puisse être divisé par deux. De plus, Larios *et al.* (2002) montrent que le passage au froid des pupes parasitées, nécessaire aux transports et aux lâchers aériens, provoque un biais de la sex-ratio en faveur des mâles. Pour ces raisons, la majorité des programmes de lutte inondative utilisent d'autres parasitoïdes, en particulier *D. tryoni* et *D. longicaudata* (Wong *et al.*, 1992, Purcell *et al.*, 1998, Montoya & Liedo, 2000, Montoya *et al.*, 2000). Néanmoins, en 1998, malgré le largage hebdomadaire de 600 à 800 000 pupes parasitées par *D. longicaudata*, *F. arisanus* était toujours le parasitoïde dominant à Hawaii, émergent de plus de 90% des pupes parasitées de *B. dorsalis* collectées au champ (Purcell *et al.*, 1998).

3.SPECIFICITE PARASITAIRE

Dietmar Jokisch. *Relationship*.

3.1. Objectifs

Plusieurs travaux portant sur le parasitisme de *F. arisanus* en conditions contrôlées ont déjà été publiés, à Hawaii (Harris & Bautista, 1996) ou lors de son introduction dans de nouvelles zones géographiques (Lawrence *et al.*, 2000, Quimio & Walter, 2001, Calvitti *et al.*, 2002, Zenil *et al.*, 2004). Dans ce chapitre sont regroupées les expériences visant à déterminer la spécificité du parasitoïde vis-à-vis des huit espèces de Tephritidae d'importance économique à La Réunion.

Dans un premier temps, nous nous interrogerons sur la qualité d'hôte de ces différentes espèces pour *F. arisanus*. Un bon critère de cette qualité consiste à déterminer si ces espèces permettent le développement du parasitoïde, et si oui avec quelle survie. Cette qualité peut également être estimée par la taille des adultes du parasitoïde émergeant de chaque espèce parasitée. Il est important dans le même temps de mesurer la survie de l'hôte, puisque la mortalité prématurée de celui-ci entraîne automatiquement celle du parasitoïde. Enfin nous explorerons une hypothèse sur le déterminisme de la survie du couple hôte-parasitoïde : est-elle influencée par la taille de l'hôte ? En effet, les différentes études publiées sur le suivi du développement de *F. arisanus* en laboratoire ont montré que la survie ovo-larvaire de l'hôte parasité, et donc celle du parasitoïde, étaient variables selon l'espèce-hôte et la souche d'origine du parasitoïde. Par exemple, la survie des larves de *C. capitata* parasitées par *F. arisanus* est relativement faible quand le parasitoïde vient d'une souche élevée sur *B. dorsalis* (Harris & Bautista, 1996), mais cette même survie est supérieure lorsque le parasitoïde vient d'une souche élevée sur *C. capitata* (Zenil *et al.*, 2004). Or, chez de nombreux parasitoïdes, le développement d'une souche donnée se traduit entre autres par une adaptation de la taille du parasitoïde à celle de son hôte (Quicke, 1997). La survie larvaire de l'hôte étant un facteur primordial de la survie de *F. arisanus*, notre hypothèse est donc que cette survie pourrait être régulée par un rapport de taille entre les deux : pour une taille donnée de *F. arisanus*, plus l'hôte est petit et plus les dommages infligés à l'embryon et la larve par l'oviposition et le parasitisme seraient néfastes à leur survie.

Dans un deuxième temps, nous étudierons le taux de parasitisme en présence des différentes espèces. Ce taux est mesuré tout d'abord en situation de non choix puis en situation de choix afin de détecter d'éventuelles préférences inter-spécifiques. Notre objectif principal

est de déterminer si le taux de parasitisme de *F. arisanus* sur une espèce donnée est corrélé à la qualité d'hôte de cette espèce. Nous examinerons également s'il existe un renforcement éventuel de la réponse des femelles expérimentées lors d'une première présentation de l'hôte. Enfin, nous étudierons l'influence d'autres facteurs dans la décision de ponte, à savoir la taille de l'hôte ou l'espèce de l'hôte sur lequel s'est effectué le développement larvaire. En effet, même des parasitoïdes d'hôtes dissimulés dans le substrat sont parfois capables de percevoir la taille de ceux-ci et de moduler leur parasitisme en fonction de cette taille, par la variation de l'acceptation de ces hôtes ou de l'allocation du sexe de leur progéniture (Quicke, 1997). Si cette taille est perçue par *F. arisanus* et influe sur ses potentialités de développement, on peut s'attendre à ce qu'il montre de telles modulations. En ce qui concerne l'influence de l'hôte larvaire, il s'agit de déterminer si le parasitoïde montre une préférence pour l'espèce sur laquelle il s'est développé. On s'interroge donc sur le déterminisme des préférences exprimées : sont-elles fixées génétiquement ou dépendent-elles d'un apprentissage pré-émergence par le signal chimique (Corbet, 1985) ?

Enfin, nous nous intéresserons à la réaction immunitaire de ces huit espèces de Tephritidae : sont-elles immunocompétentes et capables d'encapsuler le parasitoïde ? Celui-ci a-t-il la possibilité de contourner une telle réponse immunitaire ? On sait en effet que les larves de certaines espèces de Tephritidae possèdent un système de reconnaissance et d'encapsulation des organismes pathogènes. Ceci a été démontré chez *C. capitata* en présence d'*Escherichia coli* (Marmaras *et al.*, 1994), ainsi que chez plusieurs autres espèces en présence de parasitoïdes Opiinae : *C. rosa* et *B. cucurbitae* parasitées par *Psytalia cosyrae* (Wilkinson) (Mohamed *et al.*, 2003), *B. dorsalis* parasitée par *F. ceratitivorius* (Bokonon-Ganta *et al.*, 2005) et *A. suspensa* parasitée par *F. arisanus* (Lawrence *et al.*, 2000). On sait par ailleurs que certains Opiinae comme *D. longicaudata* sont effectivement capables de contourner le système immunitaire de leur hôte (Lawrence & Akin, 1990, Lawrence, 2005, Lawrence & Matos, 2005).

Pour répondre à ces questions, nous menons cinq séries d'expériences. Dans une première série, en situation de non choix, les œufs de chaque espèce de Tephritidae sont exposés à des femelles de *F. arisanus*. Nous mesurons le taux de parasitisme et suivons le développement de l'hôte et du parasitoïde. La même expérience est menée à titre comparatif sur une espèce de Muscidae, *Stomoxys calcitrans* L., également présente à La Réunion où elle est étudiée pour les nuisances qu'elle cause aux bovins.

La deuxième série d'expériences est effectuée en situation de choix. Nous exposons aux parasitoïdes des paires d'espèces, en mesurant le taux de parasitisme sur chacune d'elles, pour des parasitoïdes issus d'une même souche ou de deux souches différentes.

La troisième série d'expériences porte sur l'influence de la taille de l'oeuf-hôte sur la décision de ponte du parasitoïde. Nous avons d'abord testé cette hypothèse sur l'ensemble des espèces étudiées, à l'aide des données obtenues précédemment. De façon plus détaillée, l'étude est ensuite poursuivie sur une seule espèce, *B. zonata*, dont nous suivons le développement d'œufs de volume connu.

La quatrième série d'expériences vise à tester l'hypothèse selon laquelle la survie du parasitoïde serait liée à la taille de son hôte. Là encore, nous commençons par une analyse multi-spécifique à l'aide des données déjà obtenues puis menons l'expérience sur une seule espèce. Pour cela, nous avons suivi le développement d'œufs de *B. zonata* parasités dont nous avons fait varier la taille larvaire en modulant la quantité de nourriture disponible, en déterminant si ce facteur influençait la survie de l'hôte et/ou du parasitoïde.

Enfin, une dernière série d'expériences porte sur la réponse immunitaire de l'hôte. Nous examinons tout d'abord les larves parasitées par *F. arisanus* afin de voir si le parasitoïde peut être encapsulé par l'hôte. Puis nous procédons à des injections de corps étrangers neutres dans l'hémolymphe larvaire et observons la réaction de la mouche.

Les travaux concernant les expériences en non choix ont fait l'objet d'un article présenté dans l'Annexe 5. Ils sont donc présentés ici sous une forme résumée.

P. Rousse, F. Gourdon and S. Quilici, 2006. Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion. *Biological Control* 37: 284-290.

3.2. Méthodologie

3.2.1. Expériences en situation de non choix

Les œufs de chacune des espèces de Tephritidae et ceux de *S. calcitrans* sont présentés à des femelles de *F. arisanus* âgées de 6-8 jours. Ils sont exposés pendant 24 heures dans des trous percés à travers la peau de morceaux de papaye (figure 3.1), à raison de 160 œufs pour huit femelles. Après exposition, les œufs sont récupérés par rinçage à l'eau. Cette méthode ne permettant de récupérer



Figure 3.1. Dispositif expérimental utilisé pour les essais de spécificité en situation de non choix.

qu'une fraction de la cohorte initiale (en moyenne entre 90 et 140 œufs), l'échantillon prélevé pour évaluer le taux de parasitisme varie entre 30 et 50 œufs. Cette évaluation se fait par déchoriation : les œufs sont plongés pendant une minute dans de l'eau de javel à 2.6% puis rincés à l'eau avant observation au microscope x100 (figure 3.2). Dans le cas de *S. calcitrans*, l'intégralité des œufs récupérés est ainsi traitée. Pour les Tephritidae, le reste des œufs est transféré sur un milieu de développement propice à chaque espèce (courgette pour les *Dacus* spp. et *B. cucurbitae*, pomme de terre pour *N. cyanescens*, milieu artificiel à base de levure de



Figure 3.2. Œuf de *Ceratitiss rosa* parasité par *Fopius arisanus*, observé au microscope x100 après déchoriation. Dans ce cas de superparasitisme, on peut distinguer trois œufs du parasitoïde (flèches).

bière et de poudre de carotte pour les cinq autres (Etienne, 1973a, b)). Le taux de survie des différentes étapes du développement pré-imaginal (ovo-larvaire, pupal et global) est évalué et comparé à celui d'une cohorte témoin d'œufs non exposés au parasitoïde. On évalue également l'influence de l'espèce-hôte sur le parasitoïde en calculant le taux de survie de ce dernier (rapport entre le nombre d'adultes de parasitoïde émergent et le nombre d'œufs parasités estimé par l'échantillon) et en mesurant la taille d'un des tibias postérieurs de chaque adulte. Nous

cherchons également à mettre en évidence un éventuel renforcement de la réponse des parasitoïdes lors d'une seconde présentation des œufs de la même espèce à des femelles expérimentées, deux jours après la première exposition. Les caractéristiques biologiques comparées des différentes espèces de mouches des fruits sont présentées dans le tableau 3.1.

Les taux de parasitisme sont traités par transformation angulaire ($2 \arcsin \sqrt{x}$) et comparés par ANOVA pour les facteurs « espèce-hôte » (8 niveaux) et « expérience acquise » (deux niveaux, première et deuxième exposition). Le taux de parasitisme étant différent pour chaque espèce-hôte, son influence sur la survie de l'hôte est mesurée séparément pour chaque espèce pour le facteur « parasitisme » (deux niveaux, exposé et témoin). La taille des parasitoïdes est comparée pour les facteurs « espèce-hôte » et « sexe » et on teste la régression linéaire de ces tailles sur la masse pupale moyenne de ces espèces hôtes. Enfin, la survie du parasitoïde (pourcentages transformés) est comparée pour les facteurs « espèce-hôte » et « expérience acquise ». Lorsque l'ANOVA démontre une différence significative sur un facteur de plus de deux niveaux, les moyennes sont discriminées en utilisant un test de Tukey.

Tableau 3.1. Quelques caractéristiques biologiques des Tephritidae étudiées (les durées de développement sont issues des travaux de Brévault, 1999, Vayssières, 1999, Duyck & Quilici 2002 et Duyck *et al.* 2004b). Les tailles d'œufs et les masses pupales ont été calculées lors des expériences en non choix sur des échantillons de 50 individus non parasités.

Espèce	Durée du développement embryonnaire à 25°C (heures ± e.s.)	Durée du développement larvaire à 25°C (jours ± e.s.)	Taille de l'œuf (mm ± e.s.)	Masse pupale (mg, ± e.s.)
<i>B. cucurbitae</i>	31 ± 0	5 ± 0.2	1.3 ± 0.1	17.6 ± 3.2
<i>B. zonata</i>	49 ± 2	5 ± 0.5	1.0 ± 0.1	13.6 ± 1.3
<i>C. capitata</i>	49 ± 1	6 ± 0.1	0.8 ± 0.1	7.5 ± 0.9
<i>C. rosa</i>	52 ± 1	10 ± 0.6	1.0 ± 0.1	10.0 ± 1.2
<i>C. catoirii</i>	52 ± 1	7 ± 0.4	0.9 ± 0.1	12.3 ± 1.4
<i>D. ciliatus</i>	43 ± 1	5 ± 0.1	1.0 ± 0.1	13.4 ± 2.2
<i>D. demmerezi</i>	43 ± 1	5 ± 0.2	1.4 ± 0.1	21.1 ± 5.2
<i>N. cyanescens</i>	82 ± 1	5 ± 0.4	1.1 ± 0.1	9.3 ± 2.8

3.2.2. Expériences en situation de choix

Au cours de ces expériences, nous comparons tous les couples possibles formés à partir de six espèces de Tephritidae (*B. zonata*, *B. cucurbitae*, *D. demmerezi*, *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii*). Les œufs de chaque espèce sont placés sur deux morceaux de papaye d'environ 4cm². La peau de chaque morceau de fruit est percée de cinq trous de 0.5mm de diamètre et 5mm de profondeur, où sont disposés au total 100 œufs à raison de 20 par trou. Huit femelles de *F. arisanus* naïves (sans expérience préalable de ponte) et accouplées, âgées

de 6 à 15 jours, sont placées en présence des papayes sous une cloche plastique (1L) pendant 18 heures. Les parasitoïdes sont ensuite relâchés et les œufs récoltés par rinçage. Le taux de parasitisme obtenu sur chaque espèce est mesuré par déchoriation de l'ensemble des œufs récupérés. Pour chaque couple d'espèces on effectue 10 répétitions.

Dans les expériences sur l'influence de l'hôte larvaire, nous proposons un choix entre des œufs de *C. capitata* ou de *B. zonata* à des femelles élevées sur l'une ou l'autre de ces deux espèces. Les deux souches d'élevage sont désignées sous les termes souche Fa-Ccap (élevée pendant 70 générations sur cet hôte à partir de 30 000 insectes de la souche *B. dorsalis*) et souche Fa-Bzon (élevée tout d'abord sur *B. dorsalis* pendant des centaines de générations, puis transférée sur *B. zonata* depuis 10 générations au moment de l'essai). La procédure est similaire à celle décrite plus haut, mais les femelles de *F. arisanus* sont au nombre de 16. Une première série d'essais est conduite avec des femelles de la souche Fa-Bzon et une seconde avec des parasitoïdes de la souche Fa-Ccap. Chaque série est constituée de 10 réplicats.

Les taux de parasitisme obtenus lors des expériences de choix inter-spécifiques subissent une transformation angulaire pour stabiliser la variance, puis les préférences du parasitoïde sont déterminées en effectuant pour chaque couple un test t apparié. Pour les expérimentations sur l'influence de la souche d'origine, on mesure le taux de parasitisme total de chaque réplicat, la distribution de ce parasitisme entre les deux hôtes et enfin le taux de survie du parasitoïde de chaque souche sur les deux espèces hôtes. On teste l'effet « souche » (deux niveaux) sur le parasitisme total et sur la distribution du parasitisme observée sur *B. zonata*. On teste ensuite l'influence des facteurs « souche » et « espèce-hôte » (deux niveaux) sur la survie du parasitoïde. La distribution du parasitisme observé sur *B. zonata* est testée par ANOVA sur données transformées. Les autres tests sont des analyses de déviance (GLM) sur données binomiales, avec prise en compte de la surdispersion (Venables & Ripley, 2002).

3.2.3. La taille de l'œuf influence-t-elle la décision de ponte ?

Nous mesurons ici le parasitisme par *F. arisanus* en fonction de la taille des œufs parasités. Dans un premier temps nous utilisons des données obtenues précédemment. Nous testons la régression linéaire des taux moyens de parasitisme (obtenus pour les six espèces étudiées lors des expériences de préférences inter-spécifiques, tableau 3.5) sur la taille

moyenne des œufs (tableau 3.1). Parallèlement, nous testons pour les huit espèces la régression linéaire de la masse pupale moyenne sur la taille moyenne des œufs (tableau 3.1).

Pour l'étude de la liaison entre taille de l'hôte et le parasitisme sur *B. zonata*, nous exposons ensuite 150 œufs sur papaye pendant 24 heures dans la cage d'élevage des parasitoïdes. Ces œufs sont traités par déchoriation pour quantifier le parasitisme, puis mesurés (longueur et largeur). Dans le même temps, 90 œufs sont exposés et mesurés, puis leur développement est suivi individuellement. Pour ces 90 œufs nous examinons les relations entre la taille de l'œuf, d'une part, et d'autre part la probabilité d'éclosion, la masse pupale subséquente s'il n'est pas parasité et le sexe du parasitoïde émergent s'il est parasité. Pour chacun de ces 90 œufs, on note l'éclosion si elle a lieu, le poids de la pupa ainsi que l'espèce et le sexe de l'insecte émergent.

On calcule la régression linéaire de la masse des pupes sur la taille des œufs correspondants. Le paramètre de taille considéré est le volume, en assimilant les œufs à un ellipsoïde ($V = 1/6 \pi L^3$). On examine ensuite si les différents facteurs (« parasitisme », deux niveaux, « sexe du parasitoïde », deux niveaux, « éclosion », deux niveaux) sont liés à ce volume. Enfin, le même test est effectué en ne prenant en compte que les petits œufs, c'est-à-dire uniquement le premier quartile des volumes calculés. Tous les tests effectués sont des GLM, à l'exception du test sur le premier quartile des volumes où l'on utilise un test de Wilcoxon.

3.2.4. La taille de la larve influence-t-elle la survie du parasitoïde ?

Nous commençons par voir si notre hypothèse est soutenue par les résultats des expériences en non choix. On calcule la régression linéaire du logarithme des survies moyennes de *F. arisanus* (tableau 3.4) sur la masse pupale de chaque espèce-hôte (tableau 3.1). Nous avons également utilisé les données disponibles sur la survie du parasitoïde sur *B. dorsalis* (Harris & Bautista, 1996). La masse pupale est ici considérée comme un indicateur de la taille des larves, liée à elle par un même facteur de proportionnalité quelle que soit l'espèce considérée.

L'analyse est ensuite poursuivie en considérant des larves de *B. zonata* élevées en présence d'une quantité contrôlée de nourriture. Nous établissons d'abord une courbe étalon de la relation entre la quantité de nourriture disponible par larve de mouche et la masse pupale moyenne. Six lots de larves L1 fraîchement écloses sont déposés sur un milieu artificiel de développement, à raison de 400, 200, 100 et 50 larves pour 10g de milieu et 50 larves pour 20 et 40g de milieu, correspondant aux six densités 40, 20, 10, 5, 2.5, et 1.25 larves.g⁻¹. Pour chaque lot, les pupes collectées sont dénombrées en vue d'établir le taux de survie larvaire de *B. zonata* et un échantillon de 20 pupes est prélevé afin de mesurer la masse pupale. Chaque lot est répliqué trois fois.

Une fois cette courbe établie, on procède similairement avec des larves issues d'œufs exposés au parasitisme sur papaye pendant 24 heures. Avant la constitution des lots, on prélève 100 larves qui sont disséquées afin d'évaluer le taux de parasitisme. On dénombre ensuite les parasitoïdes émergés afin de calculer le taux de survie pour chacune des six densités. Pour chaque densité, on effectue quatre réplicats.

Les masses pupales ainsi que les survies de l'hôte et du parasitoïde sont traitées par ANOVA puis par test de Tukey pour évaluer l'influence éventuelle du facteur « densité larvaire » (six niveaux).

3.2.5. Réponse immunitaire de l'hôte

La première démarche consiste à déterminer si les larves de Tephritidae parasitées réagissent immunitairement en encapsulant et/ou mélanisant les œufs et larves de *F. arisanus*. Pour chaque espèce de Tephritidae, des œufs disposés en quantités non limitantes sur des morceaux de papaye sont exposés aux parasitoïdes dans la cage d'élevage pendant 24h. Ces œufs sont ensuite récupérés et disséqués jusqu'à ce que l'on ait retrouvé 10 œufs ou larves de parasitoïde dont on note le statut (encapsulé ou non). Le reste des œufs est alors placé sur milieu de développement. Pour toutes les espèces de Tephritidae à l'exception de *B. cucurbitae*, on procède à une série similaire de dissections à la fin du développement larvaire, lors du stade L3 (tableau 3.1). Pour *B. cucurbitae*, cette série de dissections est effectuée quotidiennement jusqu'à la pupaison des larves restantes.

Afin de tester la réaction des larves de Tephritidae face à un corps étranger neutre, nous procédons à des introductions de fil de nylon dans des larves en début de stade L3. Le tégument de la larve est tout d'abord percé sur la face antéro-dorsale grâce à une aiguille d'entomologie de taille 0. Un fragment de nylon (diamètre de 0.14 mm, longueur environ 1 mm, figure 3.3A) est alors introduit dans la blessure, puis la larve est déposée sur un milieu de développement adéquat avant d'être disséquée 48 heures plus tard si elle est encore vivante. On teste ainsi six modalités : des larves saines de *B. zonata*, *C. capitata*, *C. catoirii*, *B. cucurbitae* et *D. demmerezi*, puis des larves de *B. zonata* issues d'œufs exposés au parasitisme. A la dissection, on note l'intensité de la réaction : aucune (pas de trace de réaction, figure 3.3A), légère (quelques traces d'agrégation cellulaire, figure C) ou nette (le filament porte des amas d'hémocytes très nets, figures B et D). On note également s'il y a mélanisation, au moins partielle, de l'objet. Ce test est répété 10 fois pour chaque modalité.

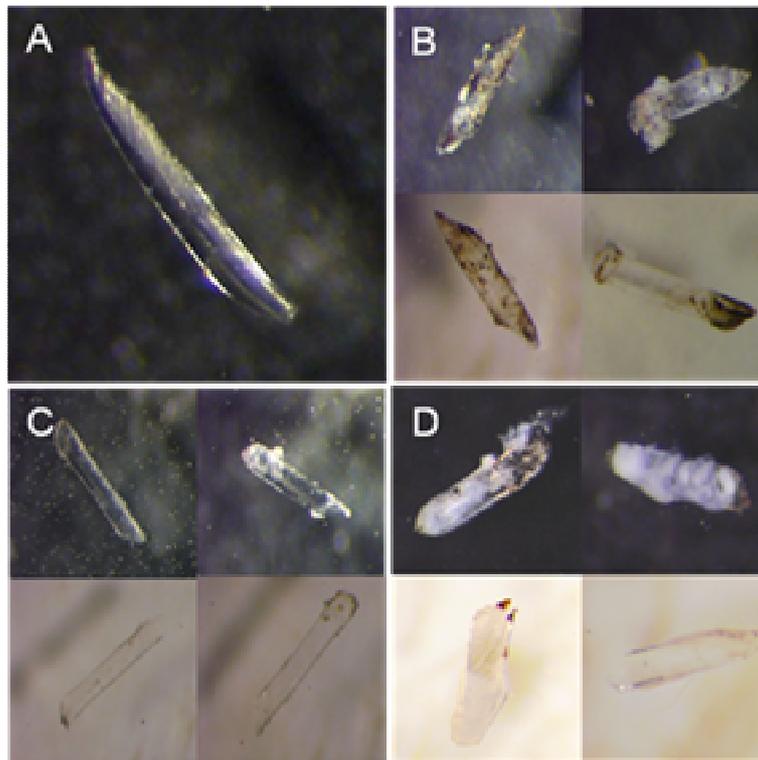


Figure 3.3. Comparaison des réactions immunitaires de Tephritidae face à un corps neutre. A : fragment de nylon non injecté. B : après 48 heures dans une L3 de *Bactrocera zonata*. On note à la fois l'agrégation hémocytaire (sur fond noir) et la mélanisation (sur fond blanc). C : après 48 heures dans une L3 de *B. zonata* parasitée par *F. arisanus*. L'agrégation comme la mélanisation sont fortement réduites. D : après 48 heures dans une L3 de *B. cucurbitae*. L'agrégation est très forte, mais la mélanisation faible.

3.3. Résultats

3.3.1. Expériences en situation de non choix

3.3.1.1. Taux de parasitisme

Le facteur «expérience acquise» ne montrant pas d'influence globale significative, nous avons utilisé les taux de parasitisme calculés à partir des traitements cumulés (première et deuxième expositions) pour effectuer la comparaison inter-spécifique (tableau 3.2).

Le taux de parasitisme des œufs de *S. calcitrans* est nul, bien que les parasitoïdes aient prospecté les fruits durant l'expérience. Pour les Tephritidae, le taux de parasitisme moyen varie selon l'espèce présentée entre 9% (*N. cyanescens*) et 26% (*D. demmerezi*). Si l'on considère l'ensemble des réplicats exposés (parasitisme initial), on constate que *Dacus demmerezi* est plus parasitée que *N. cyanescens*, *C. capitata* et *C. catoirii*. Les quatre autres espèces sont parasitées à des taux intermédiaires. En ne considérant que les réplicats où le parasitisme est non nul (parasitisme effectif), la moyenne varie dans une fourchette similaire entre 9% (*N. cyanescens*) et 30% (*D. demmerezi*). Les différences sont par contre plus nettes, et entre ces deux extrêmes se dessine un groupe de parasitisme moyen voisin de 15-20% regroupant l'essentiel des espèces. Sur un total de 705 œufs parasités observés, seuls 13 contenaient plus d'un œuf de parasitoïde, ce qui correspond à un taux de superparasitisme de 1.8%.

Tableau 3.2. Taux de parasitisme moyens des cohortes d'œufs de *S. calcitrans* et de chacune des huit espèces de Tephritidae exposées en non choix à *F. arisanus*. Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes.

Espèce	Nombre de réplicats ¹	Parasitisme initial (% ± e.s.) ²	Première exposition (% ± e.s.)	Seconde exposition (% ± e.s.)	Parasitisme effectif (% ± e.s.) ^{2,3}
<i>S. calcitrans</i>	- / 5 / 0	0 A	0	-	-
<i>B. cucurbitae</i>	10 / 14 / 14	17.9 ± 3.3 BC	20.0 ± 4.8	14.9 ± 2.6	17.9 ± 3.3 B
<i>C. capitata</i>	10 / 22 / 17	13.3 ± 2.2 B	11.0 ± 2.3	16.2 ± 4.1	17.3 ± 2.1 B
<i>D. ciliatus</i>	8 / 15 / 14	16.8 ± 2.9 BC	17.1 ± 4.0	16.3 ± 4.5	18.0 ± 2.8 B
<i>N. cyanescens</i>	10 / 14 / 14	8.9 ± 1.6 B	8.2 ± 1.6	9.7 ± 3.1	8.9 ± 1.6 A
<i>C. rosa</i>	10 / 17 / 15	17.9 ± 2.4 BC	17.0 ± 2.6	19.1 ± 4.8	20.3 ± 2.0 BC
<i>D. demmerezi</i>	10 / 16 / 14	26.2 ± 3.9 C	20.4 ± 4.7	35.8 ± 7.0	29.9 ± 3.9 C
<i>C. catoirii</i>	9 / 16 / 10	9.3 ± 2.5 B	5.4 ± 2.1	15.9 ± 4.8	14.7 ± 2.5 AB
<i>B. zonata</i>	10 / 24 / 24	17.3 ± 1.6 BC	15.7 ± 2.3	19.0 ± 2.1	17.3 ± 1.6 B

1. Témoin / Exposés / Exposés et parasités

2. Première et deuxième expositions réunies

3. Les réplicats exposés mais non parasités n'ont pas été pris en compte

3.3.1.2. Altération du développement de l'hôte

Dans le tableau 3.3 sont présentées les données sur les mortalités ovo-larvaire, pupale et globale pour chacune des huit espèces exposées au parasitisme. Seuls les réplicats exposés où le parasitisme n'était pas nul ont été pris en compte pour les calculs. Toutes les espèces voient leur mortalité totale significativement augmentée par le facteur « parasitisme ».

Tableau 3.3. Evolution de la mortalité des stades pré-imaginaux des huit espèces de Tephritidae dont les œufs ont été parasités par *F. arisanus* aux taux présentés dans le tableau 3.2. NS : différence non significative ; * $P < 0.05$; ** : $P < 10^{-2}$; *** : $P < 10^{-3}$.

Espèce	Mortalité ovo-larvaire ¹ (% ± s.e.) (DAT ⁴)	Mortalité pupale ² (% ± s.e.) (DAT)	Mortalité totale ³ (% ± s.e.) (DAT)
<i>B. cucurbitae</i>	49.0 ± 2.1 (+ 9.1 *)	14.2 ± 2.6 (+ 5.9 NS)	56.0 ± 2.6 (+ 11.1 *)
<i>C. capitata</i>	62.7 ± 5.4 (+ 22.0 **)	13.1 ± 2.4 (- 5.7 NS)	69.8 ± 4.7 (+ 18.0 *)
<i>D. ciliatus</i>	69.3 ± 4.7 (+ 31.5 ***)	32.3 ± 4.4 (+ 5.7 NS)	81.2 ± 3.3 (+ 27.3 ***)
<i>N. cyanescens</i>	69.6 ± 3.4 (+ 15.2 **)	30.2 ± 7.0 (- 1.4 NS)	78.8 ± 2.9 (+ 10.3 *)
<i>C. rosa</i>	60.0 ± 5.7 (+ 25.2 ***)	9.0 ± 2.4 (+ 1.3 NS)	67.2 ± 4.7 (+ 27.0 ***)
<i>D. demmerezii</i>	56.9 ± 2.8 (+ 6.85 NS)	40.5 ± 4.7 (+29.4 ***)	81.2 ± 2.3 (+25.2 ***)
<i>B. zonata</i>	59.3 ± 2.9 (+ 5.5 NS)	8.4 ± 2.7 (+ 4.2 NS)	75.5 ± 1.9 (+ 19.8 ***)
<i>C. catoinii</i>	62.9 ± 3.6 (+ 9.8 NS)	8.9 ± 3.8 (+ 0.9 NS)	80.2 ± 3.5 (+ 23.2 ***)

1. 1 – (Rapport du nombre de pupes récoltées sur le nombre d'œufs initial)

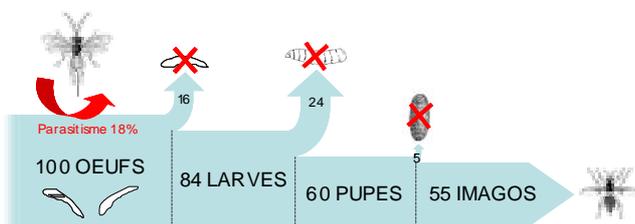
2. 1 – (Rapport du nombre d'adultes émergés (mouches et parasitoïdes) sur le nombre de pupes récoltées)

3. 1 – (Rapport du nombre de mouches adultes émergées sur le nombre d'œufs initial)

4. Différence Arithmétique avec le Témoin

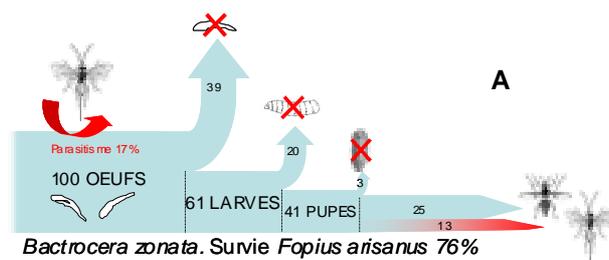
Prises séparément, les mortalités des œufs et larves de *B. cucurbitae* ne sont pas significativement altérées par le parasitisme (figure 3.4). Toutefois, l'augmentation de la mortalité ovo-larvaire est, elle, significative, ce qui entraîne une augmentation de la mortalité totale de 11%.

Le développement de *C. capitata*, *C. rosa*, *D. ciliatus*, *D. demmerezii* et *N. cyanescens* est altéré de façon similaire par le parasitisme (figure 3.5). Globalement, la mortalité totale des stades pré-imaginaux est significativement augmentée de 10 à 27%. Pour quatre de ces cinq espèces, cette augmentation de la mortalité totale est due à celle de la mortalité ovo-larvaire qui s'échelonne entre 15 et 32%. Dans le cas de *D. demmerezii*, la mortalité ovo-larvaire n'est pas significativement augmentée et l'augmentation de la mortalité totale est due à celle du taux de mortalité pupale (+ 29%).

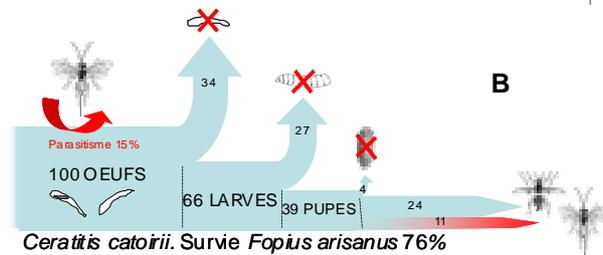


Bactrocera cucurbitae. Survie *Fopius arisanus* 0%

Figure 3.4. Survie d'une cohorte de 100 œufs de *Bactrocera cucurbitae* exposés à *Fopius arisanus* selon notre protocole. Les flèches bleues indiquent la mortalité naturelle moyenne de la cohorte, estimée selon le témoin non parasité. Sur cette espèce, nous n'enregistrons ni mortalité supplémentaire due au parasitisme ni aucune émergence du parasitoïde.



Bactrocera zonata. Survie *Fopius arisanus* 76%



Ceratitis catovirii. Survie *Fopius arisanus* 76%

Figure 3.6. Survie d'une cohorte de 100 œufs de *Bactrocera zonata* (A) ou *Ceratitis catovirii* (B) exposés à *Fopius arisanus* selon notre protocole. Les flèches bleues indiquent la mortalité naturelle moyenne de la cohorte, estimée selon le témoin non parasité, les flèches rouges indiquent l'augmentation de cette mortalité imputable au parasitisme. Sur ces deux espèces, nous ne notons pas d'augmentation significative de la mortalité pré-imaginale de l'hôte, ce qui permet le développement effectif de 76% des œufs pondus par le parasitoïde.

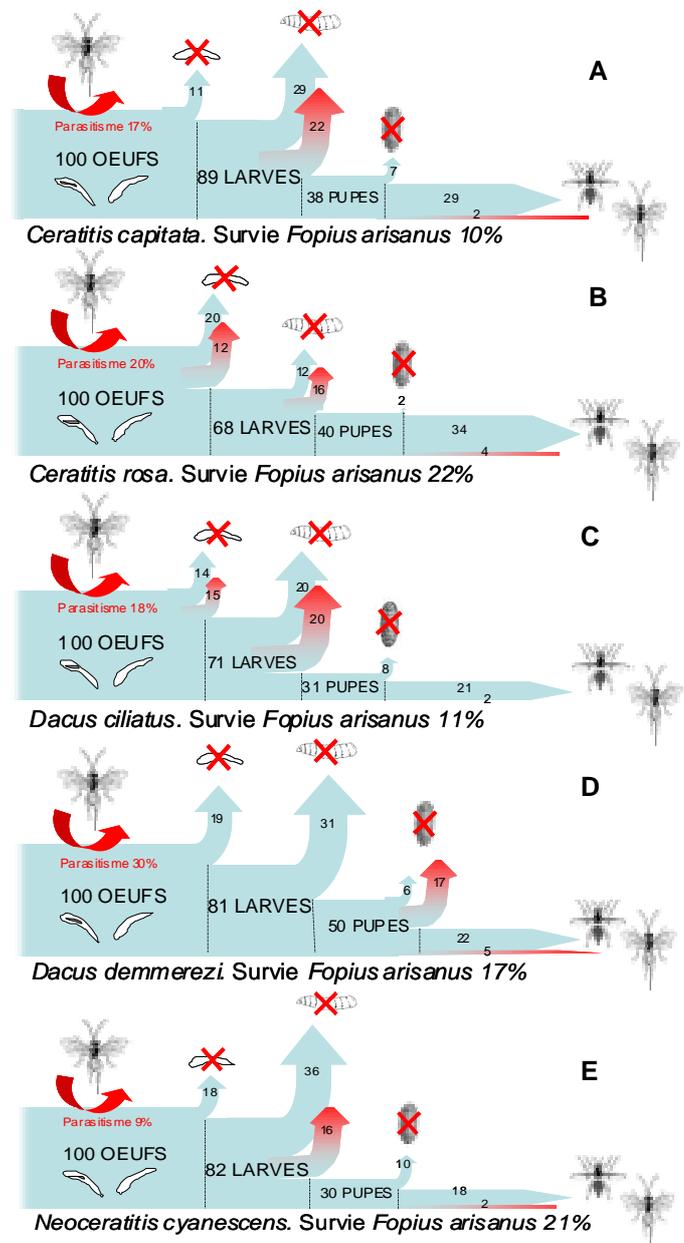


Figure 3.5. Survie d'une cohorte de 100 œufs de *Ceratitis capitata* (A), *C. rosa* (B), *Dacus ciliatus* (C), *D. demmerezi* (D) ou *Neoceratitis cyanescens* (E) exposés à *Fopius arisanus* selon notre protocole. Les flèches bleues indiquent la mortalité naturelle moyenne de la cohorte, estimée selon le témoin non parasité, les flèches rouges indiquent l'augmentation de cette mortalité imputable au parasitisme. Sur ces cinq espèces, nous enregistrons une forte augmentation de la mortalité pupale (*D. demmerezi*) ou ovo-larvaire (les quatre autres). Cette mortalité augmente la mortalité du parasitoïde : de 78 à 90% des œufs pondus par le parasitoïde ne donnent pas d'adultes.

Pour *B. zonata* et *C. catoirii*, la mortalité totale est respectivement augmentée de 20 et 23% (figure 3.6). Ni la mortalité ovo-larvaire ni la mortalité pupale ne sont significativement affectées. L'essentiel de l'augmentation de la mortalité globale est ici dû au développement effectif du parasitoïde.

3.3.1.3. Développement du parasitoïde

3.3.1.3.1. Survie

Ni le facteur « expérience acquise » ni son interaction avec le facteur « espèce-hôte » n'affectent significativement la survie de *F. arisanus*. Celle-ci dépend par contre du facteur « espèce-hôte » (tableau 3.4). En terme de survie moyenne, les espèces peuvent être classées en trois groupes. Aucun parasitoïde adulte n'a été obtenu sur *B. cucurbitae*. La mortalité du parasitoïde est élevée (de 78 à 90% des œufs parasités meurent) sur *Ceratitis capitata*, *D. ciliatus*, *C. rosa*, *N. cyanescens* et *D. demmerezi*. Les deux espèces hôtes les plus favorables à la survie de *F. arisanus* sont *B. zonata* et *C. catoirii* : 71 et 83% des œufs déposés par le parasitoïde, respectivement, donnent un adulte.

3.3.1.3.2. Taille

La taille du parasitoïde à l'émergence est significativement affectée par l'espèce-hôte et le sexe, les deux facteurs n'ayant pas d'interaction significative. Quelle que soit l'espèce-hôte, les mâles sont plus petits que les femelles. En regroupant les données pour les deux sexes, les parasitoïdes se développant sur *C. capitata* et *D. ciliatus* donnent des adultes plus petits que ceux qui émergent de *N. cyanescens*, *C. rosa*, *C. catoirii* ou *B. zonata*, eux même de taille inférieure aux parasitoïdes issus de *D. demmerezi* (tableau 3.4). Pour les deux sexes, la régression linéaire de la taille

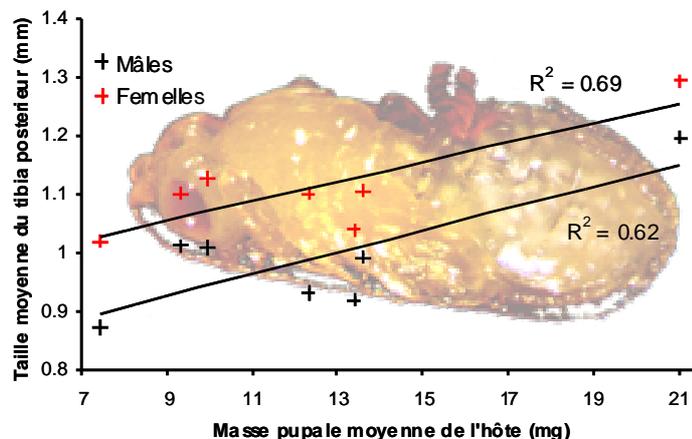


Figure 3.7. Régression linéaire de la taille du tibia postérieur de *Fopius arisanus* sur la masse pupale moyenne de l'hôte non parasité. La taille du parasitoïde augmente avec celle de l'hôte. Dans tous les cas, les mâles sont plus petits que les femelles.

des tibias sur la masse pupale de l'espèce-hôte est significative ; d'après ces données, entre 60 et 70% de la variation de la taille des parasitoïdes adultes est due aux différences de masse pupale des Tephritidae hôtes (figure 3.7).

Tableau 3.4. Influence de l'espèce-hôte sur le développement de *Fopius arisanus*. Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes.

Espèce	Taille moyenne du tibia des mâles (mm ± s.e.)	Taille moyenne du tibia des femelles (mm ± s.e.)	Survie moyenne du parasitoïde (% ± s.e.)
<i>C. capitata</i>	0.87 ± 0.02 A	1.02 ± 0.02 A	9.5 ± 2.1 B
<i>D. ciliatus</i>	0.92 ± 0.02 AB	1.04 ± 0.02 AB	11.2 ± 3.1 B
<i>N. cyanescens</i>	1.01 ± 0.02 B	1.10 ± 0.00 AB	20.5 ± 6.7 B
<i>C. rosa</i>	1.01 ± 0.01 B	1.13 ± 0.02 B	22.0 ± 4.3 B
<i>C. catoirii</i>	0.93 ± 0.02 B	1.10 ± 0.01 B	76.0 ± 9.5 C
<i>B. zonata</i>	0.99 ± 0.01 B	1.11 ± 0.01 B	75.7 ± 7.7 C
<i>D. demmerezi</i>	1.20 ± 0.02 C	1.29 ± 0.01 C	17.0 ± 4.2 B
<i>B. cucurbitae</i>	NA	NA	0 A

3.3.2. Expériences en situation de choix

3.3.2.1. Taux de parasitisme

Le tableau 3.5 regroupe les résultats des tests pour chaque couple d'espèces étudié. Les femelles de *F. arisanus* montrent une préférence significative uniquement dans les cas où on leur présente conjointement une *Ceratitis* sp. et une espèce d'un autre genre (figure 3.8). Les *Ceratitis* spp. sont alors systématiquement dédaignées au profit de l'autre espèce. Aucune préférence n'apparaît lorsque le parasitoïde a le choix entre deux espèces d'un même genre, ou entre *D. demmerezi* et une *Bactrocera* sp..

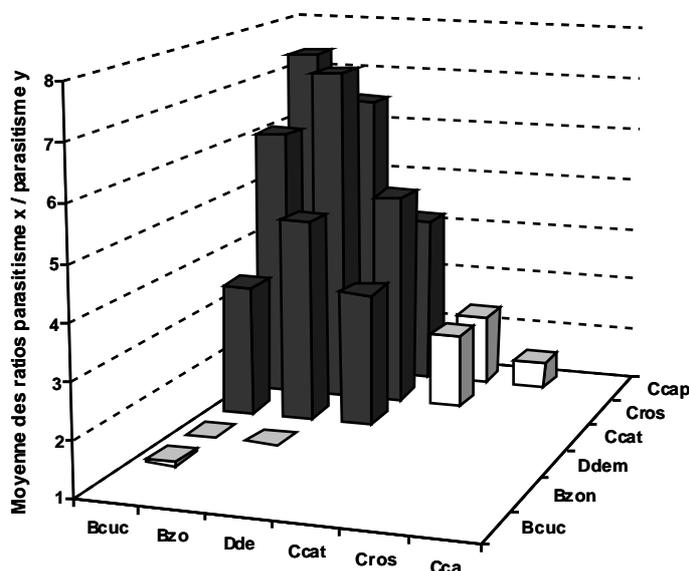


Figure 3.8. Préférences de *Fopius arisanus* en situation de choix entre l'espèce x et l'espèce y. Les barres sombres correspondent à une préférence significative pour l'espèce x. Ccap : *Ceratitis capitata* ; Cros : *C. rosa* ; Ccat : *C. catoirii* ; Bzon : *Bactrocera zonata* ; Bcuc : *B. cucurbitae* ; Ddem : *Dacus demmerezi*.

Tableau 3.5. Taux de parasitisme obtenus pour chacun des couples d'espèces. De haut en bas : taux de parasitisme moyen de l'espèce en ligne (\pm i.c.95), de l'espèce en colonne, t ; P. Les cases grisées correspondent à des préférences significatives de *Fopius arisanus* pour l'espèce en ligne.

Espèce ¹	Ccap	Cros	Ccat	Ddem	Bzon
Bcuc	27 \pm 14	17 \pm 04	15 \pm 07	15 \pm 06	50 \pm 07
	04 \pm 02 4.14; <10 ⁻²	03 \pm 01 9.85; <10 ⁻⁵	05 \pm 02 5.65; <10 ⁻³	15 \pm 09 0.41; 0.69	45 \pm 05 -1.57; 0.15
Bzon	18 \pm 05	19 \pm 09	20 \pm 06	29 \pm 08	
	06 \pm 06 4.21; <10 ⁻²	03 \pm 01 4.75; <10 ⁻²	07 \pm 05 6.89; <10 ⁻⁴	30 \pm 03 0.16; 0.88	
Ddem	25 \pm 03	23 \pm 06	10 \pm 04		
	09 \pm 03 8.46; <10 ⁻⁴	07 \pm 04 5.02; <10 ⁻³	04 \pm 02 2.92; 0.02		
Ccat	15 \pm 06	07 \pm 04			
	12 \pm 01 1.34; 0.21	04 \pm 02 1.05; 0.32			
Cros	14 \pm 04				
	12 \pm 04 0.78; 0.46				

1: Bcuc: *B. cucurbitae*. Bzon: *B. zonata*. Ddem; *D. demmerezi*. Ccat: *C. catoirii*. Cros: *C. rosa*. Ccap: *C. capitata*

3.3.2.2. Influence de l'hôte larvaire

Pour chacune des deux souches de parasitoïdes, la figure 3.9 présente les taux de parasitisme totaux, la distribution de ce parasitisme entre les deux hôtes et les taux de survie sur chacun. Les femelles issues de la souche Fa-Ccap parasitent plus d'œufs que celles de la souche Fa-Bzon ($F_{1,8} = 55.28$, $P < 10^{-4}$). Par contre, la souche d'origine n'a pas d'effet significatif sur la distribution du parasitisme qui se porte préférentiellement sur *B. zonata*. Dans les deux cas, environ les trois quarts des œufs parasités sont des œufs de *B. zonata* ($F_{1,8} = 0.46$, $P = 0.51$).

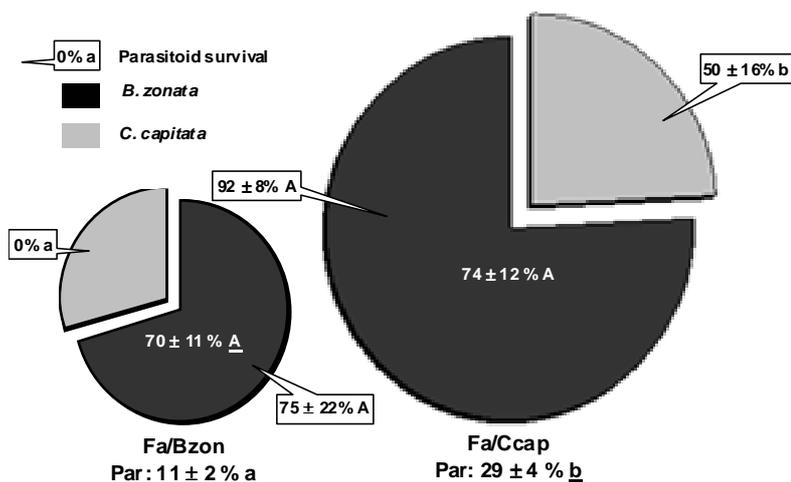


Figure 3.9. Influence de la souche d'origine sur la spécificité parasitaire de *Fopius arisanus*. Les disques sont de taille proportionnelle au taux de parasitisme total (Par) de chacune des deux souches. Les portions représentent la distribution du parasitisme entre les deux espèces hôtes. Enfin, on a rapporté la survie du parasitoïde sur chaque espèce. Les moyennes suivies par un même type de caractère typographique (casse et soulignement) sont comparées par GLM ou ANOVA (voir texte pour les détails).

L'interaction entre les facteurs « souche » et « espèce-hôte » influence significativement la survie du parasitoïde. Dans les deux cas, la survie du parasitoïde est meilleure sur *B. zonata* ($F_{1,8} = 30.56, P < 10^{-3}$ et $F_{1,8} = 16.85, P < 10^{-2}$ pour Fa-Bzon et Fa-Ccap). La survie de *F. arisanus* sur *B. zonata* n'est pas influencée par la souche d'origine ($F_{1,8} = 1.75, P = 0.22$), mais sa survie sur *C. capitata* est significativement plus importante pour la souche Fa-Ccap ($F_{1,8} = 35.32, P < 10^{-3}$).

3.3.3. La taille de l'hôte influence-t-elle la décision de ponte ?

La première régression entre la taille des oeufs et les taux de parasitisme, prenant en compte les données sur les six espèces utilisées dans les expériences de choix, n'est pas significative au seuil de 5% ($R^2 = 0.53, P = 0.06$, figure 3.10). Par contre, la régression entre la taille moyenne des œufs et la masse pupale moyenne de chacune des huit espèces est significative ($R^2 = 0.77, P < 10^{-2}$).

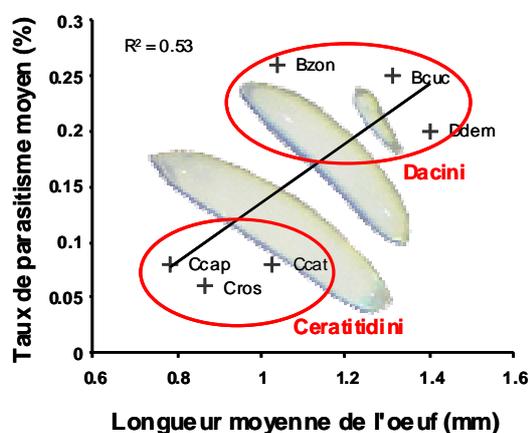


Figure 3.10. Régression linéaire du taux de parasitisme moyen observé en situation de choix sur la longueur des œufs de chaque espèce. La régression n'est pas significative. Ccap : *Ceratiitis capitata* ; Cros : *C. rosa* ; Ccat : *C. catoirii* ; Bzon : *Bactrocera zonata* ; Bcuc : *B. cucurbitae* ; Ddem : *Dacus demmerezi*.

Lors de l'expérience de discrimination intra-spécifique des œufs de *B. zonata* par la taille, 46% des hôtes exposés dans la cage d'élevage ont été parasités par *F. arisanus*. La longueur de ces œufs se situe dans une gamme de 0.84 à 1.30mm pour une largeur de 0.23 à 0.30mm, couvrant ainsi la majorité des moyennes de taille d'œufs des six espèces précédemment observées (tableau 3.1). Le volume de l'œuf n'est pas lié au poids de la pupa par une régression significative ($R^2 = 0.01 ; P = 0.56$). Le facteur « parasitisme » est indépendant du volume de l'œuf ($F_{1,148} = 0.22 ; P = 0.61$), comme le facteur « sexe du parasitoïde » ($F_{1,16} = 0.05 ; P = 0.83$). Par contre, la probabilité d'éclosion des oeufs est influencée par leur volume ($F_{1,88} = 10.03 ; P < 10^{-2}$) : les œufs non éclos sont de taille inférieure aux autres. Le premier quartile ($L < 1.12\text{mm} ; l < 0.24\text{mm}$) compte 47 œufs, dont 33% sont parasités, mais la distribution du parasitisme parmi ces œufs reste indépendante du volume de l'œuf ($W = 211, P = 0.62$).

3.3.4. La taille de l'hôte influence-t-elle la survie du parasitoïde ?

Lorsque l'on prend en considération les huit espèces de Tephritidae, la régression liant la survie du parasitoïde à la masse pupale de l'hôte non parasité (figure 3.11) est non significative si les deux *Dacus* spp. sont incluses ($R^2 = 0.01$, $P = 0.78$). Elle le devient par contre si l'on exclue ces deux espèces ($R^2 = 0.96$, $P < 10^{-3}$). La suite de l'analyse ne prend en considération que *B. zonata*. Le facteur « densité larvaire » influence

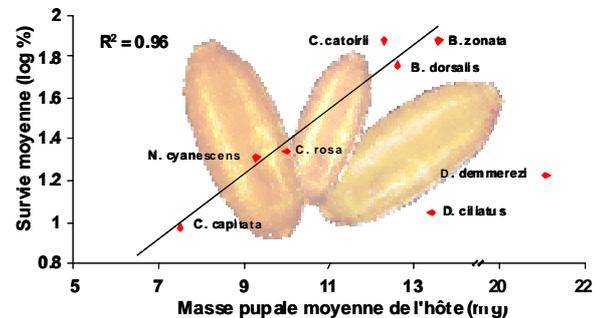


Figure 3.11. Régression linéaire du logarithme de la survie du parasitoïde sur la masse pupale de l'hôte, utilisée ici en tant qu'indicateur de la taille des larves de chaque espèce. Les données utilisées sont celles obtenues lors des expériences de non choix auxquelles on ajoute les données obtenues par Harris & Bautista (1996). A l'exclusion des deux *Dacus* spp., la masse pupale semble un facteur explicatif satisfaisant de la survie du parasitoïde.

significativement la masse pupale de *B. zonata* ($F_{5, 354} = 157.49$; $P < 10^{-15}$) : la masse des pupes obtenues croît avec la quantité de milieu disponible par larve jusqu'à un plateau correspondant à 0.2g par larve (figure 3.12). Toutefois, la survie des larves de *B. zonata* n'est pas influencée par la densité ($F_{5, 12} = 1.02$; $P = 0.45$) et la survie du parasitoïde peut donc être ensuite analysée sans effectuer de correction liée à la survie de l'hôte. Cette survie n'est pas non plus influencée par la densité larvaire ($F_{5, 18} = 1.87$; $P = 0.15$) (figure 3.12).

3.3.5. Réponse immunitaire de l'hôte

Pour toutes les espèces à l'exception de *B. cucurbitae*, tous les œufs ou L1 de *F. arisanus* observés dans des larves hôtes sont vivants. Les œufs sont pleins et les L1 réagissent sous la stimulation de l'aiguille. Les œufs et L1 de *F. arisanus* trouvés dans les œufs et larves de *B. cucurbitae* sont tous vivants jusqu'au quatrième jour après parasitisme (stade L3 de la mouche). A partir de ce jour, de plus en plus des L1 du parasitoïde sont encapsulées (figure 3.13). Au moment de la pupaison de *B. cucurbitae*, toutes les L1 de *F. arisanus* sont ainsi éliminées.

Les fragments de nylon retrouvés dans les larves non parasitées de *B. zonata*, *C. capitata*, *C. catoirii* et *D. demmerezi* après 48 heures présentent tous des signes nets

d'encapsulation et de mélanisation (figure 3.3B), bien que la capsule formée n'englobe jamais l'intégralité du fragment. Dans le cas des larves de *B. cucurbitae* (figure D), nous constatons également une encapsulation du filament mais très peu de traces de mélanisation. A l'inverse, la réaction est bien moins nette (figure C) dans le cas des fragments récupérés dans des larves de *B. zonata* parasitées par une larve de *F. arisanus*, bien que la réaction immunitaire n'y soit pas nulle.

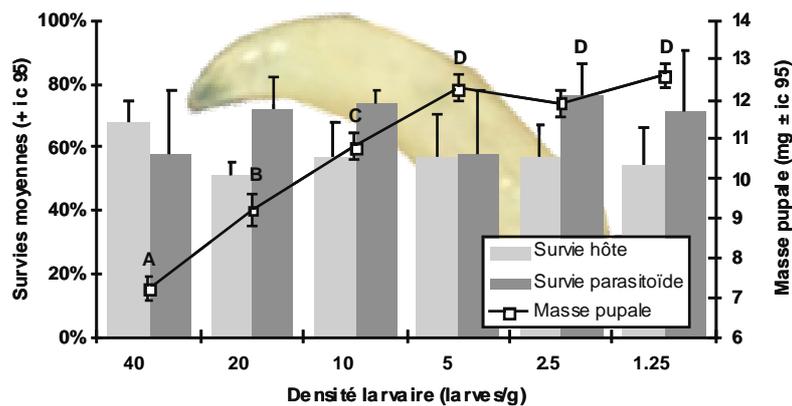


Figure 3.12. Effet de la densité larvaire sur la survie de larves de *Bactrocera zonata* parasitées par *Fopius arisanus*. Evolution de la masse pupale, de la survie de l'hôte et du parasitoïde en fonction de la quantité de nourriture disponible par larve. Cette quantité n'influence que la masse pupale (lettres). Les survies de l'hôte et du parasitoïde ne sont pas significativement affectées.

3.4. Discussion

3.4.1. Qualité d'hôtes des Tephritidae de La Réunion pour *F. arisanus*

Les potentialités de développement offertes au parasitoïde par les différentes espèces de Tephritidae testées sont très variables. On peut grouper ces espèces en trois classes. La première, celle des espèces non-hôtes, ne contient que *B. cucurbitae*. Cette espèce empêche quasi systématiquement le développement du parasitoïde, comme cela avait déjà été constaté par Harris & Bautista (1996) et Bautista *et al.* (2004). Comme nous, ces auteurs constatent une augmentation significative de la mortalité pré-imaginale de cette espèce. Par rapport à nos résultats, cette augmentation est plus importante (80%) dans l'étude de Bautista *et al.* (2004), sans doute du fait d'un taux de parasitisme également supérieur (45%). L'élimination du parasitoïde est clairement due à la réponse immunitaire de *B. cucurbitae* (figure 3.13), réponse qui sera discutée plus loin.

La seconde classe (hôtes de qualité médiocre) regroupe les espèces sur lesquelles la survie de *F. arisanus* est faible, inférieure à 25% dans le meilleur des cas : *D. ciliatus*, *D. demmerezi*, *N. cyanescens*, *C. rosa* et *C. capitata*. Dans ces cinq cas, la forte mortalité du parasitoïde semble principalement due à la mortalité prématurée des stades pré-imaginiaux de l'hôte et non à une réaction immunitaire efficace. La troisième classe (hôtes favorables) regroupe *B. zonata* et *C. catoirii*. Ces deux espèces permettent une bonne survie du parasitoïde, et l'augmentation de leur mortalité totale n'est due qu'au développement effectif du parasitoïde.



Figure 3.13. Larve L1 de *Fopius arisanus* encapsulée dans une larve L3 de *Bactrocera cucurbitae*.

L'analyse multi-spécifique de la régression de la survie du parasitoïde sur la taille de l'hôte (3.11) montrait que ces paramètres semblaient liés dans le cas de cinq de ces sept espèces hôtes et pour *B. dorsalis*. Cependant, cette hypothèse n'est pas confortée par l'analyse intra-spécifique menée sur *B. zonata*. A titre de comparaison, on note qu'au minimum les pupes de *B. zonata* collectées pèsent en moyenne 7.25mg (figure 3.12), soit moins que les pupes de *C. capitata* en conditions optimales. Or la survie du parasitoïde reste bien supérieure

(58% en moyenne) à celle observée sur *C. capitata* (10%). Sur un hôte favorable comme *B. zonata*, la survie du parasitoïde est indépendante de la taille de l'hôte, ce qui sous-entend que les différences de survie sur différentes espèces hôtes dépendent d'autres paramètres. On peut par exemple supposer des problèmes d'incompatibilité hormonale entre l'hôte et l'endoparasitoïde conformiste. Dans le cas des *Dacus* spp. notamment, qui se développent sur Cucurbitaceae, il est possible que les cucurbitacines ingérées par l'hôte entraînent un déséquilibre hormonal néfaste au développement du parasitoïde (Ferguson & Metcalf, 1985, Dinan *et al.*, 1997). L'effet de l'hôte larvaire, noté sur la survie du parasitoïde sur *C. capitata* (figure 3.9), nous montre cependant que cette incompatibilité peut être réduite par l'élevage continu sur une espèce donnée. La survie de *F. arisanus* est donc très dépendante de l'hôte larvaire, et la plupart de nos résultats doivent être considérés dans l'absolu comme valables pour des parasitoïdes élevés sur *B. zonata*.

Les différences de qualité entre les différents hôtes se traduisent également par des différences de taille des adultes de parasitoïdes. Globalement, la taille de ces derniers augmente avec celle des pupes de l'espèce concernée (tableau 3.1, figure 3.7). *Fopius arisanus* se développant essentiellement lors du stade pupal de son hôte, la quantité de ressources disponible est proportionnelle à la taille de la pupa de ce dernier. Zenil *et al.* (2004) ont montré que les pupes d'*A. ludens*, plus grandes que celles de *C. capitata*, donnent des adultes de *F. arisanus* également plus grands. Ce phénomène est connu chez beaucoup de parasitoïdes (Quicke, 1997). En terme de fitness, il est d'autant plus important que l'on sait que la taille des femelles est souvent liée à leur fécondité (Godfray, 1994).

3.4.2. Taux de parasitisme

En choix comme en non choix, on note la faiblesse relative des taux de parasitisme observés. Après une exposition de 18h avec un ratio de 25 œufs pour une femelle, nous obtenons un parasitisme moyen maximal de 50% (tableau 3.5). Toutefois, la plupart du temps, que ce soit à 20 ou 25 œufs par femelle et pendant 24 ou 18h, le taux de parasitisme dépasse rarement les 20% (tableaux 3.4 et 3.5). Ces taux sont proches de ceux obtenus par Harris & Bautista (1996) avec une méthodologie similaire : dans leur étude, *B. dorsalis*, *C. capitata* et *B. latifrons*, sont parasitées à des taux de 20-30% et *B. cucurbitae* à 13%. La méthode utilisée, utilisant des œufs artificiellement déposés sur papaye, semble donc être liée à ces faibles valeurs.

Seules les Tephritidae sont parasitées par les femelles de *F. arisanus*. Les œufs de *S. calcitrans* sont systématiquement rejetés. En non choix, les taux de parasitisme varient légèrement en fonction de l'espèce-hôte, bien que leur forte variabilité ne permette pas de distinguer clairement des préférences d'oviposition. Harris & Bautista (1996) avaient déjà montré qu'en situation de non choix, les femelles de *F. arisanus* discriminent peu entre les œufs de différentes espèces de Tephritidae. Dans une autre série d'expériences en non choix, avec des femelles de *F. arisanus* âgées de 9 à 11 jours, Quimio & Walter (2001) obtiennent également des taux de parasitisme assez faibles (entre 3 et 11%) sans différence significative entre *B. tryoni*, *B. jarvisi* et *B. cucumis*. Avec des femelles plus âgées (13-15 jours), ces taux s'échelonnent par contre entre 5% (*B. cucumis*) et 38% (*B. tryoni*). Les résultats de leur étude suggèrent que l'âge des femelles utilisées pourrait avoir une influence sur leur faculté à discriminer : les femelles plus âgées sembleraient plus aptes que les jeunes à moduler leur parasitisme en fonction de l'espèce-hôte. Cette éventuelle influence de l'âge pourrait être liée aux variations de la fécondité, mais Ramadan *et al.* (1994) n'observent pas de différence entre les taux de parasitisme de femelles âgées de 6-10 et ceux de femelles de 11-15 jours. Quoiqu'il en soit, dans nos expériences, ni les différences d'âge ni l'expérience acquise n'influencent significativement le parasitisme.

Le taux de superparasitisme observé dans notre étude reste très faible, résultat qui correspond à ceux d'autres études menées dans des conditions similaires (Palacio *et al.*, 1991, Harris & Bautista, 1996, Quimio & Walter, 2001, Bautista *et al.*, 2004). Les femelles de *F. arisanus* peuvent sans aucun doute reconnaître des œufs déjà parasités et les éviter lorsque le ratio hôte/femelle est suffisamment élevé. On peut penser que ce mécanisme d'évitement du superparasitisme est susceptible d'être contourné lorsque ce ratio diminue, c'est-à-dire lorsque la pression de ponte devient un facteur limitant.

Malgré le peu de discrimination dont font preuve les femelles de *F. arisanus* en situation de non choix, elles sont capables, dans une certaine mesure, de différencier deux espèces hôtes proposées simultanément. Dans la gamme d'espèces proposées, cette discrimination se limite à différencier les *Ceratitidis* spp. des autres genres. Ces préférences sous-entendent une reconnaissance de l'hôte. Comment s'effectue-t-elle ? Dans le cas d'un parasitoïde sondant des hôtes dissimulés à l'intérieur du substrat, des stimuli physiques comme la taille, la forme ou la texture du chorion peuvent jouer un rôle. Nous avons testé

l'hypothèse selon laquelle la femelle de *F. arisanus* pourrait percevoir la taille de l'œuf-hôte, en nous plaçant à deux échelles de discrimination, intra- et inter-spécifique.

A l'échelle d'une seule espèce, *B. zonata* en l'occurrence, la taille des œufs n'est pas liée à la masse pupale. Elle n'est donc pas un bon indicateur de la quantité de ressource disponible lors du développement larvaire du parasitoïde, et on conçoit qu'elle ne provoque aucun choix notable du parasitoïde quant à l'allocation de ses œufs ou du sexe de sa progéniture. Cette absence de discrimination est encore plus flagrante lorsque l'on ne considère que les plus petits œufs de l'échantillon, dont la probabilité d'éclosion est plus faible, ce qui engendre une pression évolutive supplémentaire pour le parasitoïde.

A l'échelle des huit espèces étudiées, la régression de la masse pupale sur la taille des œufs est par contre significative. Dans l'hypothèse où la femelle de *F. arisanus* pourrait percevoir la taille de son hôte, on s'attendrait alors à ce que la taille de l'œuf-hôte puisse expliquer ses préférences inter-spécifiques. Or nous avons vu qu'il n'en est rien (figure 3.10). La non significativité de cette régression est en particulier due aux faibles taux de parasitisme mesurés sur *C. catoirii*, dont les œufs et les pupes ont pourtant des caractéristiques proches de ceux de *B. zonata*. Dans le même ordre d'idée, on ne note pas de préférence significative pour *D. demmerezi* par rapport à *B. zonata*, alors que la première espèce a des œufs nettement plus grands et des pupes plus lourdes. Lawrence et al. (2000) n'ont d'ailleurs pas signalé la présence de mécanorécepteurs sur l'ovipositeur de *F. arisanus* (même si la perception de stimuli liés à la taille de l'hôte peut dépendre de mécanismes indirects comme la position relative des différentes parties du corps du parasitoïde au moment de la ponte (Wehner, 1997)). Rien ne permet donc de soutenir l'hypothèse selon laquelle les femelles de *F. arisanus* sont capables de percevoir la taille de l'œuf hôte. On peut supposer que la reconnaissance de l'hôte s'effectue plutôt *via* des stimuli chimiques ou d'autres stimuli physiques qui n'ont pas été considérés dans le cadre de nos travaux.

Si l'on considère que les préférences inter-spécifiques sont motivées à l'échelon de l'espèce, certains choix de *F. arisanus* semblent incompréhensibles d'un point de vue évolutif puisqu'ils ne correspondent pas à la qualité de l'hôte choisi et donc aux gains de fitness potentiels. Ainsi, *B. cucurbitae*, espèce sur laquelle le développement du parasitoïde est quasi-nul, est préférée à toutes les *Ceratitis* spp. testées, qui sont pourtant des hôtes permettant plus ou moins bien son développement. On ne peut y voir non plus une préférence pour des

espèces sympatriques* puisque *D. demmerezi*, espèce originaire de la région de l'Océan indien, fait partie des espèces préférées.

Par contre, si l'on superpose les préférences du parasitoïde à la classification systématique, on s'aperçoit qu'elles favorisent la tribu des Dacini par rapport à celle des Ceratitidini (figure 1.10, page 14). *Fopius arisanus* ne reconnaît donc pas une espèce, mais une tribu. Cette discrimination inter-tribale apparaît également dans la figure 3.10. Considérés à l'échelon de la tribu, ces choix sont plus compréhensibles. On peut tout d'abord supposer que *F. arisanus* reconnaisse préférentiellement la tribu des Dacini, dont beaucoup de membres partagent sa zone de diversification génétique (à l'inverse des Ceratitidini africaines) et avec lesquels le parasitoïde est donc sensé avoir co-évolué. D'autre part, les Dacini pondent en général des œufs plus gros et forment des pupes plus volumineuses que les Ceratitidini, offrant plus de ressources au développement du parasitoïde (tableau 3.1). La préférence de *F. arisanus* pour les espèces de cette tribu serait donc un garant relativement fiable d'une augmentation de fitness... sauf dans le cas d'espèces dont la réponse immunitaire empêche ce développement. Toutefois, de ce point de vue, la réponse immunitaire efficace de *B. cucurbitae* reste exceptionnelle chez les Tephritidae.

L'étude de l'influence de la souche d'origine nous montre également que la préférence pour *B. zonata* par rapport à *C. capitata* n'est pas altérée par la nature de l'hôte sur lequel le parasitoïde s'est développé (figure 3.9). Dans nos conditions expérimentales, nous n'observons donc pas d'apprentissage pré-imaginal, comme c'est le cas chez d'autres espèces (Cortesero & Monge, 1994). Si l'on exclue tout autre facteur épigénétique* qui n'aurait pas été considéré ici, nous pouvons donc supposer qu'il existe un déterminisme génétique fort des préférences inter-spécifiques de *F. arisanus*. L'évolution séparée des deux souches pendant des années n'a par ailleurs aucunement modifié l'expression de ces préférences.

3.4.3. Réponse immunitaire de l'hôte

Seule *B. cucurbitae* présente une réponse immunitaire efficace contre *F. arisanus*. Cette réaction intervient tard au cours du développement larvaire et diffère de la réaction immunitaire classique chez les diptères, puisqu'elle consiste en une encapsulation sans mélanisation et sans formation d'une capsule rigide (Carton & Nappi, 1997, Vass & Nappi, 2001, Carton *et al.*, 2005). Nishida & Haramoto (1953) avaient déjà observé la mortalité des

larves de *F. arisanus* dans des L3 de *B. cucurbitae*, sans mentionner de réponse immunitaire. On ne connaît qu'une seule autre espèce de Tephritidae montrant une réponse immunitaire à *F. arisanus* : il s'agit d'*A. suspensa*, hôte semi permissif, qui élimine parfois les larves du parasitoïde par une réaction d'encapsulation avec mélanisation (dans 50% des cas lors des expériences menées par Lawrence *et al.*, (2000)). Les trois autres *Anastrepha* spp. expérimentalement parasitées par *F. arisanus* étant des espèces non-hôtes ou des hôtes de faible qualité (Zenil *et al.*, 2004), ce type de réaction n'est peut-être pas rare à l'intérieur de ce genre de Tephritidae.

Chez toutes les autres espèces parasitées, nous avons constaté l'absence de cette réaction, bien que les expériences menées avec l'injection d'un corps neutre nous aient prouvé qu'elles sont immunocompétentes. Dans le cas de *B. zonata*, on a pu constater que la réaction normale d'encapsulation et de mélanisation disparaît lorsque la larve est parasitée. La comparaison entre les deux séries de dissections (figure 3.3) tend à démontrer une inhibition par *F. arisanus* de la réaction immunitaire de son hôte (Y. Carton, com. pers., 2006). On peut aisément supposer un tel contournement chez les autres hôtes étudiés. On peut donc émettre l'hypothèse d'une stratégie de résistance similaire chez de nombreuses espèces de Tephritidae, résistance contournée par une stratégie de virulence généraliste du parasitoïde.

Les mécanismes de ce contournement restent inconnus. Il s'agirait d'une immunosuppression générale (non restreinte au parasitoïde), mais il est impossible de savoir si elle est constante tout au long du développement du parasitoïde ou si elle intervient lors de plages temporelles critiques (Schmidt *et al.*, 2001). Plusieurs hypothèses peuvent être formulées, comme par exemple l'existence de virus injectés avec l'œuf lors de l'oviposition. De tels virus ont un effet similaire à ce que nous avons observé, et ils sont fréquemment rencontrés chez les Braconidae (Schmidt *et al.*, 2001). Lawrence (2005) et Lawrence & Akin (1990) ont démontré chez *D. longicaudata* l'existence de particules virales symbiontes. Des observations au microscope électronique seraient nécessaires pour confirmer une telle hypothèse.

La figure 3.3D montre l'originalité de la réponse de *B. cucurbitae* par rapport aux autres Tephritidae, fait également rapporté par Mohammed *et al.* (2003). La mélanisation est plus réduite, mais l'agrégation hémocytaire plus intense que chez les autres espèces de Tephritidae. Cette réaction n'est donc pas spécifique au parasitisme par *F. arisanus* mais semble être la réponse immunitaire normale de *B. cucurbitae*. L'apparition de cette réponse

originale peut être due à diverses causes : co-évolution sympatrique avec les parasitoïdes polyphages de Tephritidae, acquisition secondaire face à un autre pathogène, voire par hasard... (A. Dubuffet, com. pers., 2006). Quoi qu'il en soit, elle représente une résistance particulière au sein des Tephritidae, qui permet apparemment à cette espèce de contourner la stratégie de virulence généraliste de *F. arisanus*.

3.5. Conclusions

Notre étude nous a tout d'abord permis de confirmer des faits suggérés par la bibliographie. Ainsi, il est confirmé que la gamme d'hôte de *F. arisanus* apparaît très large pour un hyménoptère endoparasitoïde et que l'espèce présente une spécialisation vis-à-vis de la famille des Tephritidae. Cinq des sept espèces testées, à savoir *C. rosa*, *C. catoirii*, *N. cyanescens* et les deux *Dacus* spp., n'étaient pas connues comme hôtes. On considère que la gamme d'hôtes potentiels de *F. arisanus* inclue toutes les espèces sur lesquelles on a signalé au minimum une fois son développement (*B. cucurbitae* est alors considérée comme un hôte potentiel). Cette gamme d'hôtes potentiels comprend désormais 44 espèces (Annexe 3). Pour 33 d'entre elles, le statut d'hôte a été prouvé par des relevés de terrain (Snowball, 1966, Wharton & Gilstrap, 1983, Chinajariyawong *et al.*, 2000, Carmichael *et al.*, 2005) et pour 16 autres par des résultats de laboratoire (Harris & Bautista, 1996, Lawrence *et al.*, 2000, Quimio & Walter, 2001, Moretti & Calvitti, 2003, Zenil *et al.*, 2004).

Par ailleurs, en suivant le développement sur chacun de ces hôtes nouvellement signalés, nous avons montré que tous ne sont pas équivalents en termes de qualité pour le parasitoïde. Sur les 44 espèces potentiellement hôtes, beaucoup n'assurent qu'une survie faible voire très faible de *F. arisanus*. Son apparente polyphagie, déterminée à partir d'expérimentations en laboratoire et de données de terrain parfois ponctuelles, ne traduit sans doute que très imparfaitement sa spécificité réelle sur le terrain.

Enfin, nous avons surtout mis en lumière l'acceptation très large des diverses espèces de Tephritidae par la femelle de *F. arisanus*. La large gamme d'hôtes potentiels du parasitoïde inclue des espèces telles que *B. cucurbitae*, que l'on peut difficilement considérer comme un hôte effectif. On peut de même évoquer le cas de *B. cucumis* et *A. obliqua*, parasitées en laboratoire sans que le parasitoïde ne puisse se développer sur ces espèces (Quimio & Walter, 2001, Zenil *et al.*, 2004). De même, on trouve dans cette gamme des *Ceratitis* spp., *Dacus* spp., *Anastrepha* spp... que le parasitoïde n'a jamais rencontré dans son histoire évolutive. On conçoit donc difficilement la mise en place chez *F. arisanus* de mécanismes de reconnaissance et d'acceptation spécifiques à ces espèces *via* la sélection naturelle. On peut donc supposer que ces comportements sont régis par des stimuli génériques communs à un plus grand nombre d'espèces. Selon cette hypothèse, la reconnaissance de l'hôte se ferait à un

échelon taxonomique supérieur à celui de l'espèce. Les deux niveaux auxquels nous avons pu démontrer cette discrimination sont la tribu et la famille : le parasitoïde serait apte à reconnaître les représentants de la famille des Tephritidae, et à l'intérieur de cette famille, ceux d'une tribu habituellement favorable. L'histoire évolutive de *F. arisanus* s'est déroulée en sympatrie avec de nombreuses espèces de Tephritidae-hôtes, en particulier des Dacini du genre *Bactrocera*. Il est donc envisageable que les mécanismes de reconnaissance mis en place par l'évolution soient génériques à ces espèces favorables, si génériques qu'ils englobent également des espèces non-hôtes ainsi que d'autres tribus de Tephritidae, tribus « exotiques » pour le parasitoïde.

4. LOCALISATION DE L'HOTE ET DE SON HABITAT



Rob Gonsalves. *The labyrinth.*

4.1. Objectifs

Nous abordons ici la problématique de la sélection de l'hôte sous un angle comportemental. Il s'agit d'observer la réponse de la femelle de *F. arisanus* placée dans un contexte de recherche d'hôte et soumise à divers stimuli. Nous chercherons à recenser les stimuli modulant le comportement des femelles afin de dresser un portrait éthologique de *F. arisanus*, portrait que nous interpréterons en termes d'écologie comportementale.

Les facteurs influençant le comportement des parasitoïdes sont multiples. Ils se situent à tous les niveaux du système tritrophique, y compris à celui du parasitoïde lui-même. Il peut s'agir de facteurs abiotiques ou biotiques, pouvant agir par voie olfactive, visuelle, mécanique... Dans ce chapitre, nous déterminerons tout d'abord la nature des stimuli olfactifs et visuels guidant la recherche de l'hôte. Nous étudierons ensuite la spécificité de ces stimuli et de la réponse du parasitoïde qui leur est associée. Enfin, nous chercherons à savoir comment les facteurs climatiques et physiologiques interfèrent avec ce comportement. Notre recherche s'articulera donc selon quatre axes directeurs.

Le premier axe concerne la perception de stimuli olfactifs par *F. arisanus*. Cette partie est la plus conséquente, reflétant ainsi l'abondance relative des travaux menés sur ce type de stimuli. En termes de recherche fondamentale et appliquée, la détermination précise de la perception des infochimiques par un parasitoïde est en effet cruciale puisqu'elle façonne largement son comportement et son écologie. Or, malgré la volumineuse littérature sur ce sujet et l'intérêt porté à *F. arisanus* depuis plus de 50 ans (cf. Etat des connaissances, pages 40-57), il existe très peu de données concernant la perception olfactive de ce parasitoïde. Les études de Liquido (1991), Bautista & Harris (1996), Harris & Bautista (1996), et de Bautista *et al.* (2004) documentent sa réaction à des infochimiques en termes de taux de parasitisme final. Plus précisément, Altuzar *et al.* (2004) se sont intéressés à son comportement en tunnel de vol en présence de composés volatils issus de fruits. Toutefois, les sources et la nature des volatils attractifs pour cette espèce sont encore largement inconnues. Nous nous intéresserons donc à la réponse innée des femelles naïves à des infochimiques issus de l'habitat (défini ici comme l'arbre fruitier), du micro-habitat (le fruit) et, finalement, de l'hôte lui-même. Pour ce faire, l'essentiel des expérimentations présentées sont des expériences de choix menées en cages extérieures où l'on s'est efforcés de recréer des conditions semi-naturelles (figure 4.1).

Nous étudierons ensuite, par des expériences menées en laboratoire, leur comportement de détection de l'hôte lorsqu'elles arrivent à proche distance de celui-ci.

Le deuxième axe concerne la réponse à des stimuli visuels. Comme nous l'avons évoqué dans la revue bibliographique, ce thème est le parent pauvre des études comportementales chez les hyménoptères parasitoïdes bien que son importance dans la recherche de l'hôte ait été soulignée. De plus, les études réalisées s'intéressent très rarement à la perception visuelle de ces insectes et ne distinguent donc pas les informations chromatiques des informations achromatiques. Dans ce domaine, deux études ont été consacrées à *F. arisanus* (Vargas *et al.*, 1991, Cornelius *et al.*, 1999). Ces travaux sont toutefois orientés principalement sur la réaction de *B. dorsalis* aux stimuli visuels et ne concernent qu'indirectement le parasitoïde. D'après ces deux études, *F. arisanus* réagirait particulièrement aux couleurs claires et aux contrastes colorés, mais pas à la forme des objets. Dans nos travaux, nous cherchons à déterminer la réaction innée de femelles naïves aux stimuli colorés, en différenciant la réaction aux stimuli chromatiques (perception réelle des couleurs) et achromatiques. Pour répondre à ces questions, nous menons des expérimentations en extérieur aux cours desquelles des sphères colorées sont présentées aux femelles.



Figure 4.1. Cage extérieure utilisée pour les expériences en conditions semi-naturelles.

Le troisième axe concerne la réponse des femelles du parasitoïde aux facteurs abiotiques de l'environnement, plus précisément à plusieurs facteurs climatiques : la température, l'hygrométrie, la pression atmosphérique, la vitesse du vent et la luminosité. L'influence de ces paramètres sur le comportement des hyménoptères a fait l'objet de nombreuses études : citons par exemple les recherches menées sur les Apidae (Iwama, 1977, Heard & Hendrikz, 1993), les Ichneumonidae (Dyer & Landis, 1997, Idris & Grafius, 1998), ou encore les Chalcididae (Barbosa & Frongillo, 1977). Aucune étude n'a toutefois porté sur les Braconidae Opiinae. Nous nous sommes donc intéressés à leur influence *via* la modulation du rythme circadien de *F. arisanus* en terme de parasitisme effectué et d'activité de vol. Là encore, ces expériences ont lieu en cages extérieures.

Enfin, le quatrième axe concerne l'influence de l'état physiologique du parasitoïde. L'âge, la faim, le statut reproducteur et la charge ovocytaire sont autant de paramètres connus pour influencer le comportement de sélection de l'hôte chez les parasitoïdes (Vinson, 1998). L'influence de chacun d'eux a été étudiée chez plusieurs Braconidae. Ainsi, le bilan de Heimpel & Rosenheim (1998), portant sur un grand nombre de familles, concerne la charge ovocytaire. Lewis & Takasu (1990) ont quant à eux montré chez *M. croceipes* (Microgastrinae) les modifications de la prospection causées par la faim. Par ailleurs, Michaud (1994) a étudié l'influence du statut reproducteur chez des Aphidiinae alors que Steinberg *et al.* (1992) se sont penchés sur l'influence de l'âge chez *C. glomerata* (Microgastrinae). Toutefois, malgré leur importance économique, aucun travail n'a été consacré aux Opiinae. Nos expériences ont été menées en cages extérieures, en situation de non choix en présence d'un fruit hôte donné. Nous comparons la réponse à ce fruit de deux cohortes de femelles soumises à deux conditionnements physiologiques différents. Dans une dernière expérience, en situation de choix, nous distinguons les stimuli d'ordre alimentaire des stimuli issus de l'hôte afin de mettre en évidence le rôle de chaque type de stimuli.

La majorité de ces travaux a fait l'objet de trois articles (Annexes 6, 7 et 8) et est donc présentée ici de façon résumée.

Rousse, P., F. Chiroleu, J. Veslot & S. Quilici. The host- and microhabitat olfactory location by *Fopius arisanus* suggests a broad potential host range. Soumis (*Physiological Entomology*).

Rousse, P., F. Chiroleu, C. Domerg & S. Quilici. Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues. Soumis (*Biological Control*).

Rousse, P., F. Gourdon, M. Roubaud, F. Chiroleu & S. Quilici. Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, egg pupal parasitoid of fruit fly pests. Soumis (*Environmental Entomology*).

4.2. Méthodologie

4.2.1. Réponse aux stimuli olfactifs

4.2.1.1. Expériences en cages extérieures

4.2.1.1.1. Dispositif général

Dans cette partie nous cherchons à caractériser les infochimiques émis par l'hôte et son environnement qui permettent à la femelle de *F. arisanus* de localiser le micro-habitat de son hôte, à savoir le fruit. Cette phase correspondant donc à la transition comportementale du vol au sein du feuillage de l'arbre à l'atterrissage sur le fruit, et traduit donc la perception de composés hautement ou modérément volatils, perçus à des distances comprises entre 2-3 mètres et quelques centimètres (Vinson, 1991). Dukas & Duan (2000) ont démontré que ce comportement est plastique et susceptible d'être modifié par l'expérience acquise. Il convient donc de préciser que nous étudions ici les réponses innées de cette espèce, en n'utilisant que des femelles accouplées et naïves (sans expérience préalable de ponte). De leur émergence jusqu'au jour de leur utilisation pour l'expérience, ces femelles sont élevées en présence de mâles dans une salle différente de l'élevage principal, en l'absence d'odeurs de fruits ou de Tephritidae.

Ces expériences sont menées en cages extérieures dans lesquelles on dispose cinq jeunes manguiers en pot (figure 4.1). Dans une première série d'expériences (expériences 1-18), nous passons au crible les sources potentielles d'infochimiques et évaluons leur spécificité selon un premier protocole (P1). Ces sources potentielles sont dissimulées dans des pièges Tephritrap[®] noirs, suspendus à l'intérieur de la cage. On relâche dans la cage 100 femelles de *F. arisanus* âgées de 10-15 jours, et on observe au bout de quatre heures leur répartition dans les pièges. Chacune des expériences est répliquée six fois.

Dans une deuxième série (expériences 19-22), nous voulons estimer la portée de perception des différents composés volatils induisant une réponse du parasitoïde, autrement dit déterminer si ces composés sont de type « attractant » ou « arrestant ». Ces expériences sont également menées en grandes cages, selon un second protocole (P2) : deux pièges Tephritrap aux ouvertures obturées par un grillage fin sont suspendus à un mètre l'un de l'autre, l'un contenant la source à évaluer et l'autre un témoin approprié. Deux cents femelles âgées de 10-15 jours, naïves et accouplées, sont relâchées dans la cage 15 minutes avant la

mise en place des pièges. Un observateur, installé dans la cage, surveille les pièges pendant 36 minutes et note toutes les trois minutes le nombre de femelles posées sur chacun puis les retire de l'expérience. Pour la dernière expérience (expérience 22), les pièges ne sont pas obturés : les femelles posées sur les pièges ne sont pas retirées et l'observateur compte également à chaque relevé le nombre de femelles entrées dans chaque piège. Ces expériences sont répliquées trois fois.

4.2.1.1.2. Origine des stimuli olfactifs (expériences 1-8)

Dans ces expériences nous passons en revue les différentes sources potentielles d'allélochimiques pour la femelle de *F. arisanus*. La liste des attractifs potentiels testés est présentée dans le tableau 4.1.

Tableau 4.1. Liste des sources d'infochimiques testées dans les expériences sur l'origine de ces stimuli (protocole P1)

n°	Expérience	Contenu des pièges
1	Habitat	Témoin vide, 10g de feuilles de manguier, 10g de feuilles de ficus.
2	Micro-habitat	Témoin vide, orange artificiellement percée.
3	Infestation récente	Témoin vide, orange percée, orange percée puis infestée par <i>B. zonata</i> juste avant l'expérience.
4	Infestation avancée	Mangue percée, mangue percée infestée juste avant l'expérience, mangue percée infestée une semaine auparavant.
5	Population hôte 1	Témoin vide, morceau de papier filtre mis en contact avec 30 femelles sexuellement matures de <i>B. zonata</i> pendant 24h.
6	Population hôte 2	Comme précédemment, avec quatre pièges contenant des morceaux de papier filtres mis en contact avec des insectes des deux sexes, matures ou non.
7	Hôte	Témoin vide, 250mg d'œufs de <i>B. zonata</i> non rincés, 250mg d'œufs rincés à l'eau distillée.
8	Isolation kairomone	Eponge imbibée de 20cL d'eau distillée, éponge imbibée de 20cL d'une solution aqueuse filtrée obtenue en laissant macérer 500mg d'œufs de <i>B. zonata</i> pendant 2mn dans de l'eau distillée.

4.2.1.1.3. Spécificité de la réponse de *F. arisanus* (expériences 9-18)

Nous évaluons ici le degré de spécificité de la réponse du parasitoïde par rapport aux stimuli mis en évidence dans la section précédente. La liste des attractifs potentiels testés est présentée dans le tableau 4.2.

Tableau 4.2. Liste des sources d'infochimiques testées dans les expériences sur la spécificité des stimuli (protocole P1)

n°	Expérience	Contenu des pièges
9 à 14	Fruits en « non choix »	Témoin vide, 25-30g de fruit coupé : goyave (<i>P. guajava</i>), courgette (<i>C. pepo</i>), mangue (<i>M. indica</i>), tomate (<i>L. esculentum</i>), badamier (<i>T. catappa</i>) ou fraise (<i>Fragaria vesca</i> L., fruit non piqué par les Tephritidae en milieu naturel).
15	Comparaison de fruits 1	Témoin vide, 25-30g de fraise en morceaux, 25-30g de morceaux de trois fruits habituellement piqués par des espèces de Tephritidae d'écologie distinctes (courgette, tomate et orange).
16	Comparaison de fruits 2	Témoin vide, 25-30g de fraise en morceaux, 25-30g de morceaux de trois fruits hôtes communs de <i>B. zonata</i> à La Réunion (mangue, badamier et goyave).
17	Tephritidae	Témoin vide, 250mg d'œufs non rincés de <i>C. rosa</i> , de <i>C. catoirii</i> , de <i>C. capitata</i> ou de <i>B. zonata</i> .
18	Muscidae	Témoin vide, 250mg d'œufs de <i>S. calcitrans</i> .

4.2.1.1.4. Distance de perception des infochimiques (expériences 19-22)

La liste des attractifs testés est indiquée dans le tableau 4.3.

Tableau 4.3. Liste des sources d'infochimiques testées dans les expériences sur la distance de perception des stimuli (protocole P2)

n°	Expérience	Contenu des pièges
19	Fruit sain	Témoin vide, orange percée.
20	Fruit infesté	Orange saine, orange percée et infestée par <i>B. zonata</i> .
21	Population hôte	Témoin vide, morceau de papier filtre mis en contact avec 30 femelles sexuellement matures de <i>B. zonata</i> pendant 24h.
22	Hôte	Témoin vide, 250mg d'œufs de <i>B. zonata</i> .

4.2.1.1.5. Traitement statistique

Dans les 18 premières expériences (protocole P1), nous comparons les pourcentages d'attraction de chaque piège par ANOVA sur données transformées angulairement ($2\arcsin\sqrt{x}$). L'analyse porte sur l'influence du facteur « contenu du piège » (deux, trois, quatre ou cinq niveaux selon l'expérience). Dans le cas d'une différence significative, les facteurs à plus de deux niveaux sont discriminés par un test de Tukey. Pour les quatre dernières expériences (protocole P2), nous comparons les effectifs attirés vers chacun des deux pièges par des tests t de Student appariés.

4.2.1.2. Expériences en laboratoire

Nous observons ici le comportement du parasitoïde posé sur le fruit. La prospection du fruit par la femelle de *F. arisanus* a été précisément décrite par Wang & Messing (2003a). Elle consiste en une succession de comportements d'attente (repos, toilettage) et de prospection (« antennation », détection) menant à la ponte (sondage et oviposition). L'objectif de cette expérience est donc de préciser si certains des infochimiques issus de l'hôte, déterminés lors des expériences en extérieur, interviennent également dans la localisation précise du site de ponte et dans la discrimination inter-spécifique.

L'expérience a lieu au laboratoire, sous cloche plastique. Nous comparons l'attractivité à courte distance d'œufs de *B. zonata* et de *C. capitata* déposés dans un fragment de banane. Ces œufs ont été soit pondus naturellement, soit rincés et artificiellement déposés dans des trous pratiqués dans la peau du fruit. Pour le premier traitement (oviposition naturelle) les fruits sont tout d'abord enveloppés dans de la cellophane puis régulièrement percés pour éviter la dispersion des sites de ponte. Les fruits sont exposés pendant deux heures dans les cages d'élevages pour l'infestation. La cellophane est ensuite retirée, la peau des bananes est nettoyée à l'eau et à l'alcool puis les fruits sont débités pour obtenir des morceaux semi circulaires de 1cm de large comprenant un unique site de ponte. Des observations préliminaires montrent que la plupart des sites ainsi obtenus contiennent 10 à 20 œufs. Pour le second traitement (rinçage et insertion manuelle), les œufs âgés de zéro à deux heures sont d'abord lavés à l'eau distillée pendant deux minutes. Quinze d'entre eux sont ensuite insérés au pinceau dans un trou percé à travers la peau d'un morceau de banane de taille similaire à ceux décrits précédemment. La moitié des bananes contient des œufs de *B. zonata*, l'autre des œufs de *C. capitata*.

Deux morceaux (un par espèce-hôte) sont placés sous une cloche plastique d'une contenance d'1L avec une femelle de *F. arisanus* naïve et accouplée âgée de 10-15 jours. On effectue quatre combinaisons de traitement : les deux fruits naturellement infestés, les deux fruits artificiellement infestés, ou un seul des deux naturellement infesté (une combinaison par espèce). L'expérience débute à 7h00. Toutes les 30mn jusqu'à 18h00, la position (sol-mur, fruit 1 ou fruit 2) et le comportement (repos-nettoyage, « antennation »-détection, sondage-

oviposition) de chaque femelle sont enregistrés à l'aide du logiciel Observer™ (version 5.0, Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands).

Chacune des quatre combinaisons est répliquée 10 fois. L'influence de l'oviposition naturelle (deux niveaux) et de l'espèce-hôte (deux niveaux) sur le nombre d'occurrences de chaque comportement sont testées par une analyse de déviance par rapport à un modèle log-linéaire, avec considération de la surdispersion (McCullagh & Nelder, 1989).

4.2.2. Réponse aux stimuli visuels

Ces expériences concernent la réponse de la femelle de *F. arisanus* à des sphères colorées. Elles ont lieu en cage extérieure, en utilisant un dispositif proche du protocole P2



Figure 4.2. Dispositif expérimental utilisé lors des essais sur les attractifs visuels.

(cf. page 93). Les cibles proposées aux parasitoïdes sont des sphères de plastique de 6cm de diamètre ou des pièges Tephritrap, tous recouverts de deux couches de peinture (figure 4.2). Chaque expérience est répliquée trois fois. La teinte et la réflectance de chacune de ces couleurs et d'un blanc étalon de réflectance parfaite (100%) ont été déterminées au spectroradiomètre par F. Baret et J.F.

Hanock (INRA Avignon) sur une gamme de

longueur d'ondes allant de 350 à 650nm. La perception spectrale de *F. arisanus* est inconnue, mais cette gamme contient les pics de sensibilité détectés par Peitsch *et al.* (1992) chez les hyménoptères.

4.2.2.1. Choix de couleurs

Dans cette première expérience nous cherchons à déterminer comment la femelle de *F. arisanus* répond à une gamme de couleurs représentatives de différentes teintes et réflectances tout au long de la gamme spectrale étudiée. Ces couleurs sont le blanc, le jaune, le rouge, le

bleu, le vert foncé et le noir. Leurs caractéristiques colorimétriques sont représentées sur la figure 4.3.

4.2.2.2. Réponse à la réflectance

Trois expériences permettent d'observer la réponse de la femelle de *F. arisanus* à des gradients de réflectance sans variation de la teinte (figure 4.4). Chacun correspond à un dégradé lumineux de gris, de bleu ou de vert. Ces deux teintes correspondent en effet à deux zones de photosensibilité élevées très fréquentes chez les hyménoptères (Peitsch *et al.*, 1992).

4.2.2.3. Réponse à la teinte

Cette expérience en trois parties vise à déterminer si la femelle de *F. arisanus* répond à des informations chromatiques, en comparant sa réponse à trois paires de sphères (vertes ou bleues) dont nous faisons à chaque fois varier la luminosité relative: bleu foncé et vert clair, bleu moyen et vert moyen, bleu clair et vert foncé (figure 4.5).

4.2.2.4. Importance relative des stimuli visuels et olfactifs

Dans cette dernière expérience nous évaluons l'importance relative des deux types de stimuli dans le choix d'un site d'atterrissage par la femelle du parasitoïde. Sont proposés quatre pièges aux ouvertures obturées. Deux sont peints en blanc, les autres en noir. Pour chaque couleur, un piège est vide tandis que l'autre contient une moitié d'orange.

4.2.2.5. Analyse statistique

Dans chaque expérience, les différences de réponses aux différents traitements sont analysées par GLM avec erreur de Poisson et prise en compte de la surdispersion (McCullagh & Nelder, 1989). La discrimination entre les moyennes se fait par comparaison des intervalles de confiance à 95%.

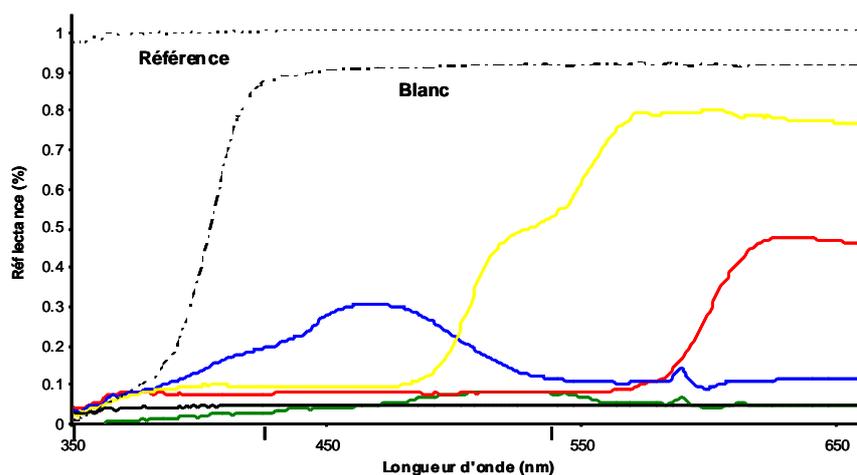


Figure 4.3. Analyse colorimétrique de la réflectance des six couleurs utilisées sur l'ensemble du spectre lumineux considéré. Le blanc de référence sert à étalonner l'appareil et calculer les réflectances relatives. Les flèches indiquent les pics de sensibilité lumineuse maximale reportés chez les hyménoptères apocrites (Peitsch *et al.* 2002).

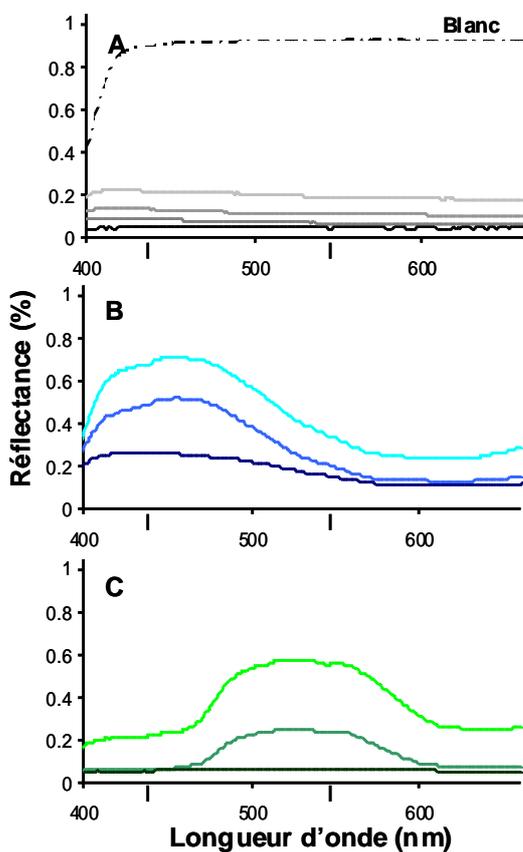


Figure 4.4. Analyse colorimétrique de la réflectance des couleurs utilisées dans les expériences de réponse à la lumière réfléchie. Sont figurées les courbes lumineuses des dégradés de gris (A), bleu (B) et vert (C). Les flèches indiquent les pics de sensibilité lumineuse maximale reportés chez les hyménoptères apocrites dans le spectre considéré (Peitsch *et al.* 2002).

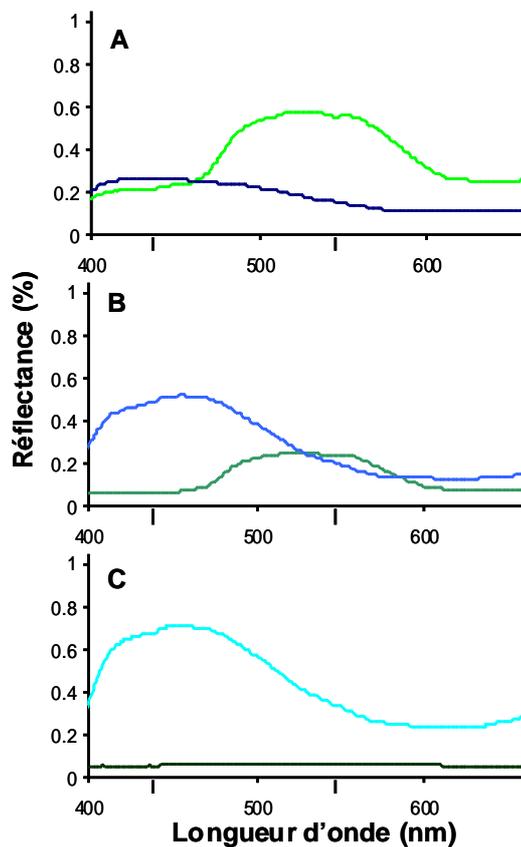


Figure 4.5. Analyse colorimétrique de la réflectance des couleurs utilisées dans les expériences de réponse à la teinte. Sont figurées les courbes lumineuses des comparaisons bleu foncé/vert clair (A), bleu et vert moyens (B) et bleu clair/vert foncé (C). Les flèches indiquent les pics de sensibilité lumineuse maximale reportés chez les hyménoptères apocrites dans le spectre considéré (Peitsch *et al.* 2002).

Dans la première expérience, on estime la régression du pourcentage moyen d'attraction de chaque couleur sur leur réflectance totale relative en ajustant aux données un modèle non linéaire $y = ae^{-bx}+c$, puis en calculant le coefficient de détermination r^2 ($r^2 = 1 - \frac{\sum e_i^2}{\sum (y_i - y)^2}$) (Green, 2005). La réflectance relative d'une couleur est sa réflectance à une longueur d'onde donnée divisée par celle du blanc étalon. Cette régression est d'abord estimée pour l'ensemble de toutes les longueurs d'ondes du spectre étudié, puis pour chaque section de 10nm.

4.2.3. Paramètres climatiques

Ces expériences ont pour objectif de déterminer l'influence de la température, de l'hygrométrie, de la pression atmosphérique, de la luminosité et du vent sur le comportement de la femelle de *F. arisanus*. Deux comportements sont observés à intervalles réguliers : le vol dirigé vers le micro-habitat de l'hôte, mesuré par des captures sur une orange infestée par *B. zonata* et recouverte de glue, et le parasitisme lui-même, évalué par le parasitisme réalisé. Il s'agit de deux expériences qui se déroulent simultanément en cages extérieures.

Dans le cas du vol dirigé, une cohorte constante de 100 femelles de *F. arisanus* naïves et accouplées est maintenue dans une grande cage extérieure à partir de 20h00 pendant 24 heures. Une orange infestée et engluée est suspendue au centre de la cage. Elle est remplacée une première fois à 6h00 (H+10) puis toutes les heures jusqu'à la fin de l'expérience. Les insectes capturés sont dénombrés et remplacés. Dans le cas du parasitisme, 50 femelles sont placées dans des cages d'élevage, à l'intérieur des cages extérieures. De 20h00 à 6h00 le lendemain, on présente à ces femelles une orange fortement infestée afin de limiter leur pression ovocytaire. A partir de 6h00, puis toutes les deux heures, on leur présente une banane infestée par des œufs de *B. zonata* qui sera ensuite placée sur milieu artificiel (cf. Specificité parasitaire, page 63) pour permettre le développement des parasitoïdes. Toutes les heures, de 6h00 à 20h00, on effectue un relevé météorologique comprenant une mesure ponctuelle des cinq paramètres climatiques. Chacune de ces deux expériences est répétée 10 fois, sur cinq jours différents.

La relation des paramètres climatiques entre eux est tout d'abord établie par ACP. On s'intéresse ensuite à leur valeur explicative sur les captures et les pontes. Ces deux variables sont ramenées à des pourcentages des captures et pontes totales de la journée pour chaque heure ou tranche de deux heures. L'influence hiérarchique des facteurs climatiques est ensuite déterminée par GLM sur données binomiales avec considération de la surdispersion (McCullagh and Nelder 1989). La sélection des facteurs est effectuée pas à pas (ajout et suppression) dans un modèle emboîté en utilisant un test F (Venables and Ripley 2002).

4.2.4. Paramètres physiologiques

Nous nous intéressons à présent à l'interférence entre la physiologie et le comportement du parasitoïde. Seront considérées des constantes (le sexe de l'individu) mais surtout des variables physiologiques : la faim, l'âge, le statut reproducteur et la pression ovocytaire.

Ces essais se déroulent en cages extérieures. Le protocole utilisé est une variante du protocole P1 (cf. page 93) : les cinq premières expériences consistent en des lâchers et re-captures en situation de non choix, où deux cohortes distinctes d'insectes sont libérées en présence d'un piège central noir contenant une orange infestée par *B. zonata*. Une première cohorte, dite cohorte témoin, contient 50 femelles âgées de 10-15 jours, naïves et accouplées. La deuxième cohorte de 50 insectes est la cohorte traitée qui a subi le conditionnement physiologique indiqué dans le tableau 4.4. Le piège est relevé au bout de deux heures. La discrimination (à l'exception de la comparaison entre mâles et femelles) se fait par un marquage à la poussière fluorescente. Les deux cohortes sont marquées alternativement en rouge ou en vert, la distinction après capture étant effectuée sous éclairage UV (figure 4.6).



Figure 4.6. Femelles de *Fopius arisanus* traitées à la poussière fluorescente et éclairées aux UV (photo A. Franck).

La dernière expérience consiste à observer l'influence sur la réponse des femelles d'un jeûne de durée croissante. Elle consiste en quatre séries de lâchers et re-captures où des cohortes témoins sont comparées à quatre cohortes de femelles affamées depuis un, deux,

trois ou quatre jours. Chaque journée d'expérimentation correspond à l'exécution simultanée d'un réplicat de chacun de ces quatre traitements. Cette expérience est d'abord menée avec un piège unique, contenant une orange infestée. Dans un second temps, le piège central est remplacé par deux pièges, l'un contenant du papier absorbant marqué par des fèces de *B. zonata* (stimuli liés à l'hôte), l'autre une éponge imbibée de miel liquide (stimuli liés à la nourriture).

Chacune des modalités testées est répétée huit fois. Un réplicat n'est validé que si la mortalité imputable au traitement (insectes retrouvés morts dans la boîte de lâcher à la fin de l'expérience) est inférieure à 10% de la cohorte. Pour les cinq premières expériences, l'influence du facteur « traitement » (deux niveaux, contrôle et traité) est analysée par GLM avec erreur gaussienne. Pour la dernière expérience, nous analysons l'influence de la durée du jeûne d'abord sur le pourcentage de re-captures par rapport aux lâchers puis sur le pourcentage de captures dans le piège contenant le miel par rapport aux captures totales. Ces deux dernières analyses se font par analyse de déviance avec erreur binomiale et prise en compte de la surdispersion (Venables and Ripley 2002).

Tableau 4.4. Définition des cohortes traitées lors des expériences en non choix sur le statut physiologique du parasitoïde.

Expérience	Cohorte traitée
Coloration	Deux cohortes marquées par les deux couleurs utilisées.
Sexe	Mâles.
Statut reproducteur	Femelles élevées sans mâles.
Pression ovocytaire 24h	Orange infestée exposée pendant les 24 heures précédant l'expérience.
Pression ovocytaire 48h	Orange infestée exposée pendant 24 heures, puis retirée pendant les 24 heures précédant l'expérience.
Jeûne 24h	Pas d'alimentation pendant les 24 heures précédant l'expérience.
Jeûne 48h	Pas d'alimentation pendant les 48 heures précédant l'expérience.
Age (femelles jeunes)	Femelles de 1 à 5 jours. Orange infestée présentée aux cohortes témoin et traitée pendant les 24 heures précédant l'expérience.
Age (femelles vieillissantes)	Femelles de 20 à 25 jours. Orange infestée présentée aux cohortes témoin et traitée pendant les 24 heures précédant l'expérience.

4.3. Résultats

4.3.1. Réponse aux stimuli olfactifs

4.3.1.1. Expériences en cages extérieures

L'essentiel des résultats est regroupé dans le tableau 4.5. Les femelles de *F. arisanus* perçoivent des composés volatils émis par le feuillage et le fruit, et préfèrent les fruits infestés par l'hôte aux fruits sains (figure 4.7). Elles perçoivent également des composés volatils émis par les traces laissées par les adultes de *B. zonata*, quels que soient leur sexe ou leur âge. Enfin, elles détectent également des composés volatils émis par les pontes de *B. zonata*. Celles-ci contiennent une kairomone hydro-soluble et volatile pouvant être séparée des œufs par un rinçage à l'eau (figure 4.8). Dans la suite du manuscrit, cette kairomone sera désignée sous l'acronyme ECoK pour « Egg Coating Kairomone ».

La réponse aux fruits est très généraliste puisque tous les fruits testés en non choix sont attractifs (figure 4.9), y compris la fraise, fruit non hôte de Tephritidae. En situation de choix, on note des préférences marquées pour certains d'entre eux, la fraise se rangeant toujours parmi les fruits les plus attractifs. Les pontes de toutes les Tephritidae étudiées contiennent une kairomone de type ECoK et sont attractives bien que l'on note une préférence marquée pour les pontes de *B. zonata* (figure 4.10). Par contre, les pontes de *S. calcitrans* ne sont pas attractives (figure 4.11).

Lors des quatre dernières expériences, on enregistre un nombre significativement plus important de parasitoïdes atterrissant sur les pièges contenant le fruit, le fruit infesté ou le papier filtre visité que sur leur témoins respectifs. Ce n'est pas le cas du piège contenant les pontes, mais les femelles posées sur ce piège y rentrent plus que celles posées sur le témoin vide.

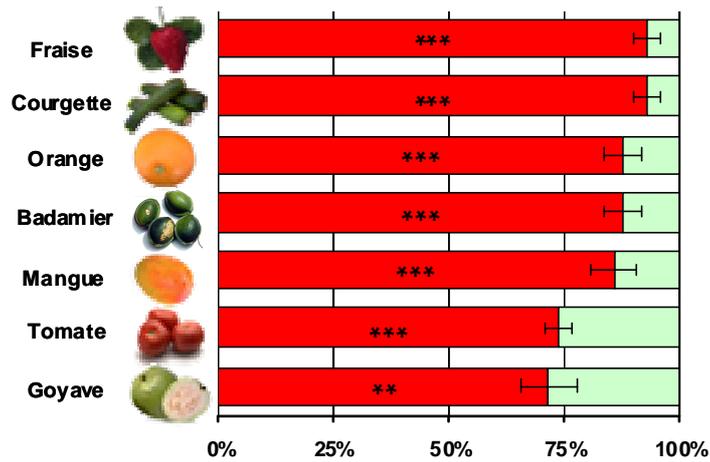


Figure 4.9. Spécificité des synonymes émis par les fruits. Distribution des re-captures entre le piège témoin vide (en vert) et celui contenant le fruit. Toutes les espèces testées sont attractives. ** : $P < 10^{-2}$; *** $P < 10^{-3}$.

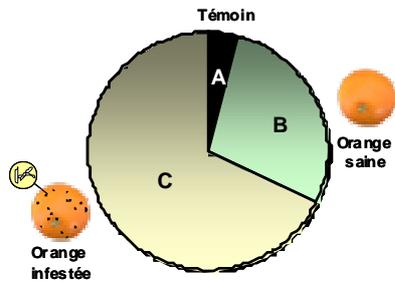


Figure 4.7. Détection olfactive de l'infestation du fruit par l'hôte. Distribution des re-captures entre les pièges. Le fruit sain est attractif, mais moins que celui infesté par *B. zonata*.

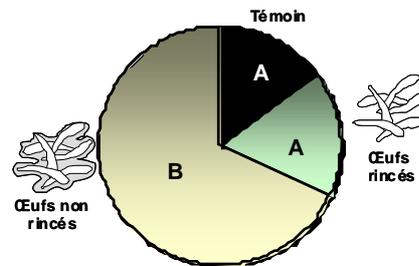


Figure 4.8. Perception de kairomones issues de l'hôte. Distribution des re-captures entre les pièges. Seuls les œufs de *B. zonata* non rincés sont attractifs pour le parasitoïde.

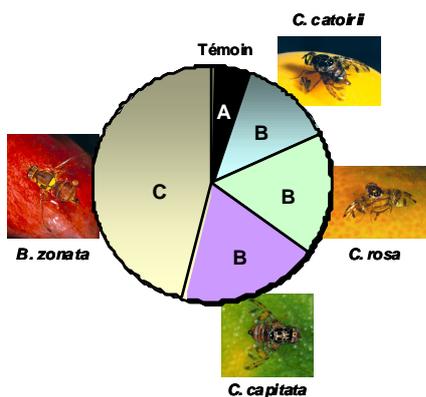


Figure 4.10. Spécificité des kairomones. Distribution des re-captures entre les pièges contenant les œufs de quatre espèces de Tephritidae. Toutes les espèces sont attractives, mais *F. arisanus* préfère les œufs de *B. zonata*.

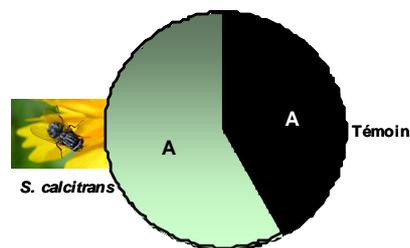


Figure 4.11. Spécificité des kairomones. Distribution des re-captures entre un piège vide et un deuxième contenant des œufs de la Muscidae *S. calcitrans*. Les œufs de *S. calcitrans* ne sont pas attractifs pour *F. arisanus*.

Tableau 4.5. Synthèse des résultats des expériences d'attractivité olfactive. Pour chaque expérience, les moyennes d'attraction suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes. NS : différence non significative ; * : $P < 0.05$; ** : $P < 10^{-2}$; *** : $P < 10^{-3}$.

n°	Expérience	Traitement / Moyenne des pourcentages d'attraction pour chaque traitement (\pm es)				Résultat	
Origine des stimuli olfactifs							
1	Habitat	Témoin / 21 \pm 4 A		Ficus / 29 \pm 6 AB	Manguier / 50 \pm 8 B	**	
2	Micro-habitat	Témoin / 12 \pm 4 A			Orange saine / 88 \pm 4 B	**	
3	Infestation récente	Témoin / 4 \pm 2 A		Orange saine / 28 \pm 7 B	Orange infestée / 68 \pm 6 C	***	
4	Infestation avancée	Orange saine / 16 \pm 4 A		Orange infestée / 36 \pm 2 B	Orange déliquescence / 48 \pm 5 B	***	
5	Population hôte 1	Témoin / 4 \pm 4 A			Femelles âgées / 96 \pm 4 B	***	
6	Population hôte 2	Témoin / 5 \pm 4 A	M. jeunes / 24 \pm 6 B	F. jeunes / 35 \pm 3 B	M. âgés / 17 \pm 3 B	F. âgés / 19 \pm 5 B	***
7	Œufs <i>B. zonata</i>	Témoin / 15 \pm 5 A		Œufs rincés / 17 \pm 4 A	Œufs non rincés / 68 \pm 5 B	***	
8	Isolation E.Co.K	Témoin / 17 \pm 4 A			Macérât œuf / 83 \pm 4 B	***	
Spécificité de la réponse de <i>F. arisanus</i>							
9		Témoin / 28 \pm 6 A			Goyave / 72 \pm 6 B	**	
10		Témoin / 7 \pm 3 A			Courgette / 93 \pm 3 B	***	
11	Fruits en non choix	Témoin / 14 \pm 5 A			Mangue / 86 \pm 5 B	***	
12		Témoin / 26 \pm 3 A			Tomate / 74 \pm 3 B	***	
13		Témoin / 12 \pm 4 A			Badamier / 88 \pm 4 B	***	
14		Témoin / 7 \pm 3 A			Fraise / 93 \pm 3 B	***	
15	Comparaison fruits	Témoin / 2 \pm 1 A	Tomate / 8 \pm 2 A	Courgette / 13 \pm 4 A	Orange / 29 \pm 6 B	Fraise / 48 \pm 5 B	***
16		Témoin / 3 \pm 1 A	Goyave / 16 \pm 5 BC	Mangue / 16 \pm 5 BC	Badamier / 23 \pm 2 C	Fraise / 43 \pm 2 C	***
17	Œufs Muscidae	Témoin / 42 \pm 10 A			<i>S. calcitrans</i> / 58 \pm 10 A	NS	
18	Inter-spécifique	Témoin / 5 \pm 1 A	<i>C. capitata</i> / 19 \pm 4 B	<i>C. catoirii</i> / 13 \pm 3 B	<i>C. rosa</i> / 17 \pm 4 B	<i>B. zonata</i> / 46 \pm 7 C	***
Portée des stimuli olfactifs							
19	Fruit sain	Témoin / 2.3 \pm 0.4 A			Orange saine / 7.1 \pm 0.9 B	***	
20	Fruit infesté	Orange saine / 4.4 \pm 0.4 A			Orange infestée / 5.6 \pm 0.5 B	*	
21	Fécès	Témoin / 1.9 \pm 0.4 A			Femelles âgées / 3.3 \pm 0.4 B	**	
22a	Œufs (posés)	Témoin / 2.3 \pm 0.5 A			Œufs de <i>B. zonata</i> / 3.0 \pm 0.4 A	NS	
22b	Œufs (entrés)	Témoin / 0.4 \pm 0.1 A			Œufs de <i>B. zonata</i> / 1.4 \pm 0.2 B	***	

4.3.1.2. Expériences en laboratoire

La présence d'une ponte naturelle de l'hôte (et donc celle d'ECoK) n'influence pas la fréquence de repos des femelles ($F_{3, 36} = 1.97$; $P = 0.14$). Cependant, la présence d'une ponte sur au moins l'un des deux fruits diminue significativement la fréquence du comportement de prospection sur les fruits et les parois ($F_{3, 36} = 5.53$, $P < 10^{-2}$) et augmente celle du comportement de ponte ($F_{3, 36} = 8.30$, $P < 10^{-3}$) (figure 4.12). Le nombre de repos et de comportements de prospection sur l'un des deux fruits

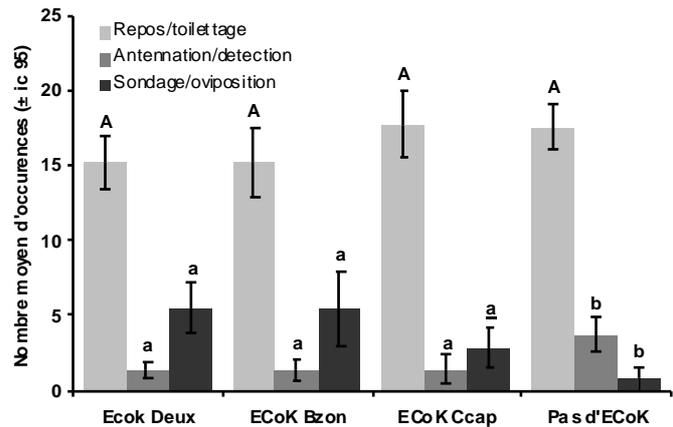


Figure 4.12. Influence de la présence d'ECoK sur le nombre total de comportements de repos, de recherche et d'acceptation observés sur les fruits ou les parois. La présence de la kairomone sur au moins l'une des deux espèces hôtes diminue les comportements de recherche et augmente le nombre de localisations. Elle n'influe pas sur les comportements de repos qui sont les plus fréquemment observés. Les lettres similaires (casse et soulignement) regroupent des moyennes qui ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

seulement n'est influencé ni par la présence de l'ECoK ($F_{3, 76} = 0.37$; $P = 0.77$ et $F_{3, 76} = 1.83$; $P = 0.15$, respectivement) ni par l'espèce-hôte ($F_{1, 75} = 0.12$; $P = 0.73$ dans les deux

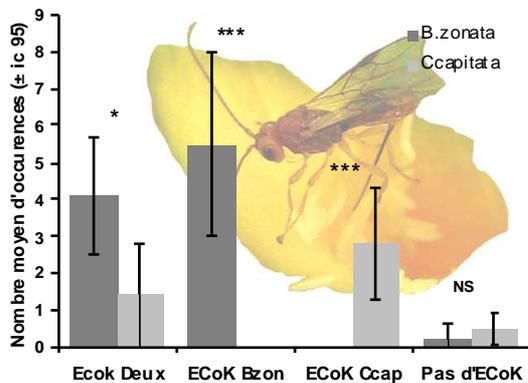


Figure 4.13. Influence de l'ECoK dans la localisation de l'hôte. Comparaisons du nombre de sondages et ovipositions observés sur les fruits en fonction de la présence d'ECoK sur les deux, une seule ou aucune espèce-hôte. Lorsqu'une seule des deux espèces porte la kairomone, l'autre n'est pas détectée. Sans la kairomone, les détectations sont peu nombreuses, et la préférence du parasitoïde n'est pas significative. Si les deux espèces portent la kairomone, *Fopius arisanus* préfère les œufs de *B. zonata*. NS : différence non significative ; * : $P < 0.05$; *** $P < 10^{-3}$.

cas). Cependant, les deux facteurs et leur interaction influencent significativement la fréquence du comportement de ponte. L'espèce-hôte n'a pas d'influence lorsque les deux fruits contiennent des œufs insérés artificiellement. Quand les œufs d'une seule des deux espèces sont revêtus d'ECoK, cette espèce reçoit tous les sondages et/ou les ovipositions comptabilisés ($F_{1, 18} = 51.53$, $P < 10^{-5}$ et $F_{1, 18} = 35.19$, $P < 10^{-4}$ en faveur de *B. zonata* et *C. capitata*, respectivement). Si les deux fruits contiennent des œufs pondus naturellement, les deux lots d'œufs sont parasités mais *F. arisanus* montre une préférence significative pour *B. zonata* ($F_{1, 18} =$

5.19, $P = 0.04$) (figure 4.13). Sur les 10 réplicats de ce dernier traitement, toutes les femelles ont parasité au moins une fois les œufs de *B. zonata*, et cinq d'entre elles ont également prospecté l'autre fruit ou parasité les œufs de *C. capitata*.

4.3.2. Réponse aux stimuli visuels

Les résultats des comptages sur chacune des cibles colorées sont reportés dans le tableau 4.6. L'effet « couleur » influence significativement le choix du site d'atterrissage lors de la première expérience, les femelles de *F. arisanus* se posant préférentiellement sur la sphère noire, puis sur la sphère verte, suivie par les sphères bleue et rouge. Les sphères jaune et blanche sont moins attractives que la sphère rouge.

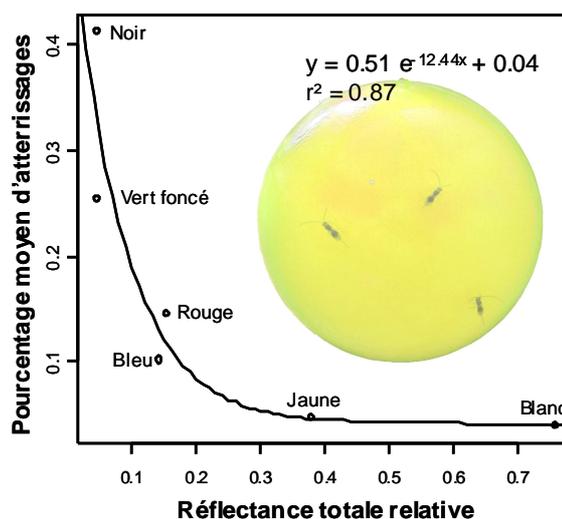


Figure 4.14. Régression non linéaire liant les pourcentages d'attraction de chaque couleur à leur réflectance relative totale sur l'ensemble du spectre.

La régression des pourcentages d'attraction de chaque couleur sur leur réflectance relative pour l'ensemble du spectre lumineux est présentée sur la figure 4.14. Nous obtenons un coefficient de détermination r^2 de 0.87 pour ce modèle.

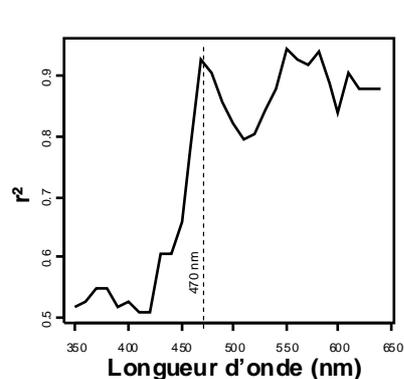


Figure 4.15. Evolution de la significativité du modèle non linéaire liant l'attraction de chaque couleur à leur réflectance relative pour chaque section de 10nm du spectre. La significativité augmente au-delà d'un seuil de 470nm. Voir le texte pour les détails.

Il existe une relation inverse entre ces deux facteurs : le parasitoïde est principalement attiré par les sphères renvoyant le moins de lumière. L'évolution du coefficient tout au long du spectre est indiquée dans la figure 4.15. Ce coefficient est plus faible dans la partie inférieure du spectre. Il augmente fortement au-delà de 470nm, atteignant des valeurs supérieures à 0.8. Aucune variation notable du coefficient n'apparaît entre 470 et 650nm. La faiblesse du coefficient en dessous de 470nm est due aux faibles réflectances du blanc (à 350-400nm) et du jaune (à

350-500 nm), montrées par la figure 4.3, qui ne sont pourtant pas traduites par une forte attractivité de ces couleurs.

Dans les expériences concernant la perception de la réflectance, l'effet « couleur » est également significatif, les femelles de *F. arisanus* répondant principalement aux sphères les plus sombres. Cet effet est progressif dans le cas de la gamme de gris, et plus tranché dans les deux autres cas.

Dans les expériences sur la perception de la teinte, *F. arisanus* ne montre pas de préférence lorsque les deux sphères sont de luminosité moyenne. Dans les deux autres cas, le parasitoïde préfère par contre systématiquement la sphère la plus foncée.

Enfin, dans la dernière expérience, on note l'effet significatif des facteurs « couleur » et « odeur » et de leur interaction. Le piège noir contenant une orange est plus attractif que le piège noir vide, lui-même plus attractif que les pièges blancs, qu'ils soient vides ou non.

Tableau 4.6. Réponse des femelles de *Fopius arisanus* aux différents stimuli colorés. Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes. NS : différence non significative ; ** : $P < 10^{-2}$; *** : $P < 10^{-3}$.

Expérience	Traitement / Nombre de femelles attirées chaque 3mn (moyenne \pm i.c. 95)			Résultat
Choix de couleurs	Blanc / 0.4 ± 0.2 A	Jaune / 0.5 ± 0.2 A	Bleu / 0.6 ± 0.5 AB	***
	Rouge / 1.0 ± 0.3 B	Vert foncé / 2.6 ± 0.6 C	Noir / 4.2 ± 0.8 D	
Luminosité 1	Blanc / 0.1 ± 0.1 A	Gris clair / 0.3 ± 0.2 AB	Gris moyen / 0.3 ± 0.2 AB	***
		Gris foncé / 0.7 ± 0.3 B	Noir / 1.9 ± 0.4 C	
Luminosité 2	Bleu clair 0.2 ± 0.1 A	Bleu moyen 0.2 ± 0.2 A	Bleu foncé 0.6 ± 0.3 B	**
Luminosité 3	Vert clair 0.1 ± 0.1 A	Vert moyen 0.3 ± 0.2 A	Vert foncé 0.7 ± 0.3 B	***
Teinte 1		Bleu clair 0 ± 0 A	Vert foncé 1.4 ± 0.5 B	***
Teinte 2		Bleu moyen 0.4 ± 0.2 A	Vert moyen 0.2 ± 0.2 B	NS
Teinte 3		Vert clair 0.4 ± 0.2 A	Bleu foncé 1.1 ± 0.4 B	***
Couleur/Odeur	Blanc 2.2 ± 0.8 A	Blanc + fruit 2.7 ± 1.3 A		***
	Noir 5.4 ± 1.4 B	Noir + fruit 11.7 ± 2.2 C		

4.3.3. Paramètres climatiques

La figure 4.16 représente l'étendue des variations des facteurs climatiques lors des cinq journées d'expérimentation. La corrélation entre ces facteurs est présentée sur la figure 4.17. La température et la luminosité sont fortement corrélées entre elles et inversement corrélées à l'hygrométrie. Ces trois paramètres expliquent le premier axe de l'ACP (62% d'inertie, 27, 26 et 25% de contribution, respectivement), tandis que la pression atmosphérique est indépendante et caractérise majoritairement l'axe 2 (20% d'inertie, 63% de contribution). La vitesse du vent contribue pour 20% à la définition de l'axe 2.

Les rythmes circadiens des comportements observés sont représentés sur les figures 4.18 et 4.19 en fonction des facteurs climatiques d'influence significative. Aucune capture n'est enregistrée au cours de la nuit, de 20h00 à 6h00. La méthode pas à pas utilisée pour sélectionner hiérarchiquement

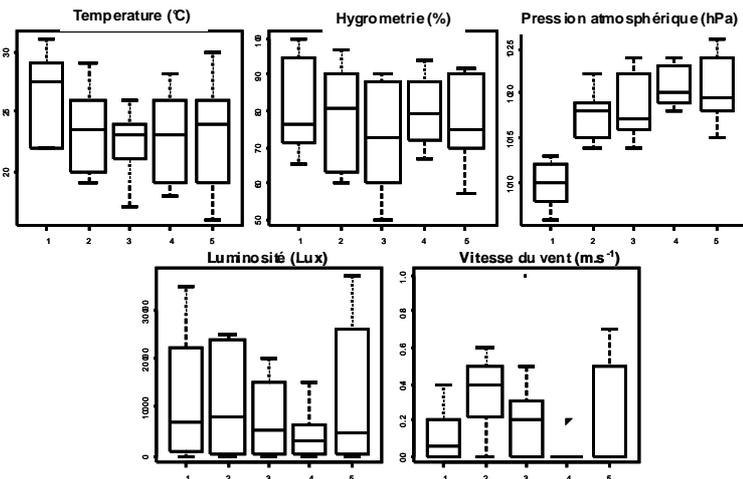


Figure 4.16. Etendue des valeurs enregistrées pour chacune des cinq variables climatiques. Les diagrammes représentent la médiane et les quartiles pour chacun des cinq jours d'expérimentation.

les paramètres climatiques influençant le vol de *F. arisanus* nous amène à choisir dans un premier temps l'hygrométrie et la température puis dans un second temps la pression atmosphérique. En ce qui concerne le parasitisme, l'hygrométrie et la température sont retenues.

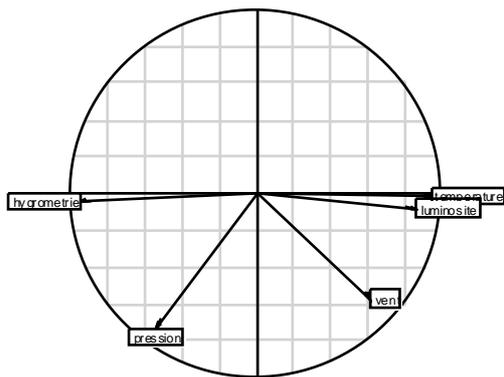


Figure 4.17. Cercle des corrélations des variables climatiques, calculées pour l'ensemble des données enregistrées lors des cinq jours d'expérimentation. Température et luminosité sont fortement corrélées, et inversement corrélées à l'hygrométrie. La pression atmosphérique et le vent dans une moindre mesure sont plus indépendants et portent l'information du deuxième axe de l'ACP.

Dans les deux cas, nous avons choisi les modèles emboîtés les plus explicatifs : les modèles température-hygrométrie puis pression atmosphérique et température-hygrométrie suffisent à expliquer les variations de captures et de pontes, respectivement. Lorsque ces facteurs sont sélectionnés, quel que soit l'ordre pour la température et l'hygrométrie, les autres n'ont pas d'influence significative.

4.3.4. Paramètres physiologiques

L'ensemble des résultats de re-captures sur piège unique est présenté dans le tableau 4.7. La coloration par poussière fluorescente n'affecte pas les capacités de vol des femelles. Le sexe a une influence considérable sur l'attraction vers le fruit : la quasi-totalité des captures correspond à des femelles. Le statut d'accouplement des femelles n'a quant à lui

pas d'influence puisque nous capturons autant de femelles accouplées que de femelles non accouplées. L'influence de la pression ovocytaire est par contre significative, les femelles ayant pondu étant moins attirées vers le piège dans les 24 heures qui suivent l'exposition à l'hôte. Par contre, cet effet disparaît 48 heures après l'exposition. L'effet du jeûne est significatif après 48 heures sans apport glucidique. Enfin, nous notons une attraction moindre vers le piège chez les femelles jeunes, mais il n'y a pas de différence entre les femelles témoin et les femelles plus âgées d'une dizaine de jours.

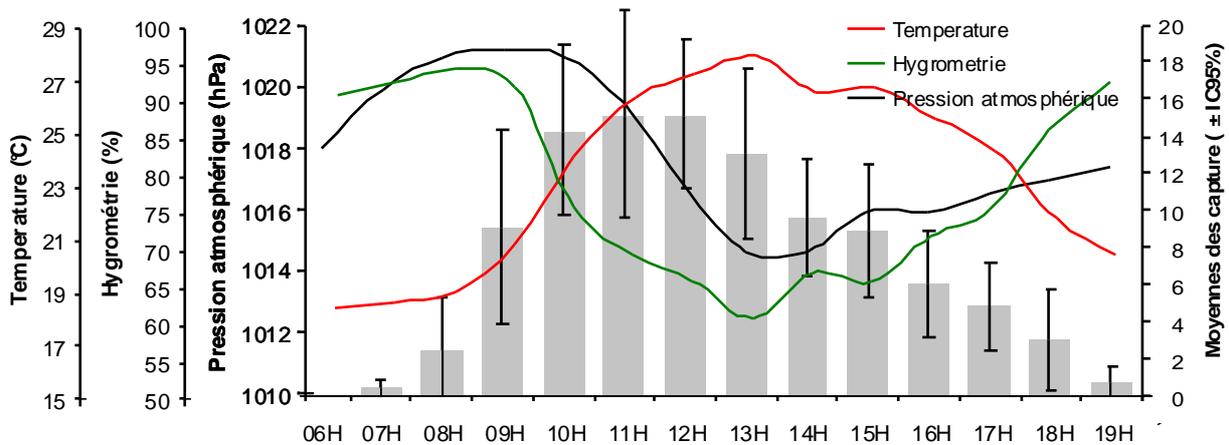


Figure 4.18. Rythme circadien de l'activité de vol des femelles de *F. arisanus*. Les captures moyennes sur l'orange engluée sont indiquées (en gris) en fonction des trois paramètres climatologiques significatifs que sont la température, l'hygrométrie et la pression atmosphérique. Aucune capture n'a été observée durant la nuit.

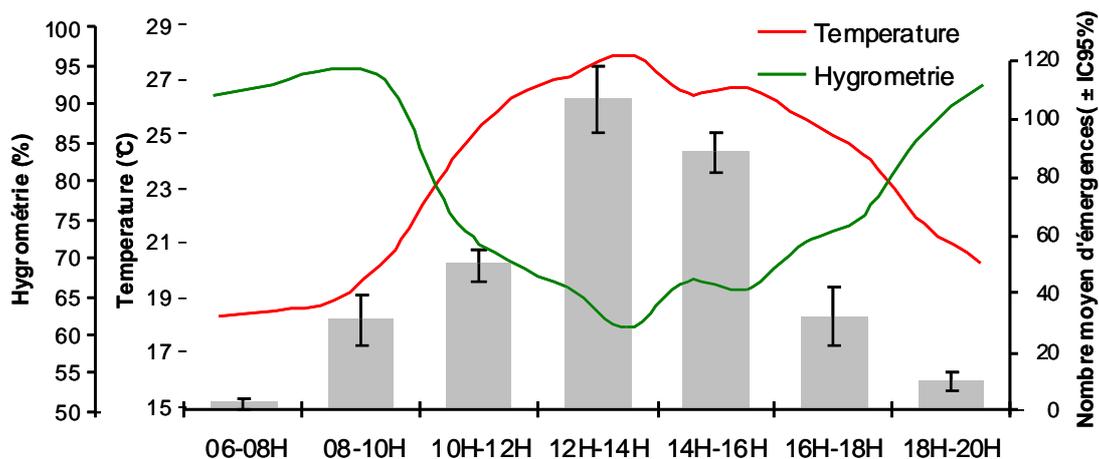


Figure 4.19. Rythme circadien des pontes de *F. arisanus*. Le nombre des parasitoïdes adultes émergés à la génération suivante par heures de ponte est indiqué (en gris) en fonction des paramètres climatologiques significatifs que sont la température et l'hygrométrie.

Le suivi des effets du jeûne sur 96 heures est présenté sur la figure 4.20. A partir de 48 heures le pourcentage de femelles affamées re-capturées dans l'un des deux pièges décroît et est significativement inférieur au pourcentage de re-captures des femelles du témoin. Entre 20 et 30% des femelles du témoin sont attirées par le piège contenant du miel (figure 4.21). Ce pourcentage augmente significativement chez les femelles affamées à partir du troisième jour de jeûne. Notons cependant que ce dernier résultat correspond à un faible nombre de captures, puisqu'en moyenne 14 et 6% seulement des femelles affamées sont re-capturées après respectivement 3 et 4 jours de jeûne.

Tableau 4.7. Captures de parasitoïdes marqués lors des expériences de lâcher et re-capture en non choix. NS : différence non significative ; ** : $P < 10^{-2}$; *** $P < 10^{-3}$.

Expérience	Cohorte témoin (captures \pm ic 95)	Cohorte traitée (captures \pm ic 95)	Résultat
Coloration	17.6 \pm 3.2	17.6 \pm 2.4 17.8 \pm 3.2	NS
Sexe	11.6 \pm 4.6	0.5 \pm 0.9	***
Statut reproducteur	8.4 \pm 4.3	8.0 \pm 3.7	NS
Pression ovocytaire 24h	14.0 \pm 4.1	6.0 \pm 3.6	**
Pression ovocytaire 48h	16.5 \pm 4.2	14.9 \pm 4.0	NS
Jeûne 24h	20.4 \pm 2.5	19.9 \pm 2.4	NS
Jeûne 48h	22.4 \pm 2.9	13.5 \pm 3.6	**
Age (femelles jeunes)	19.9 \pm 4.0	8.0 \pm 2.7	***
Age (femelles vieillissantes)	11.4 \pm 2.6	11.1 \pm 3.5	NS

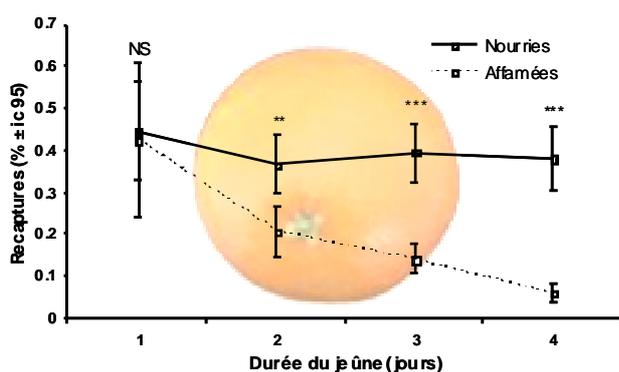


Figure 4.20. Influence de la longueur du jeûne sur la réponse des femelles de *F. arisanus* aux synomones émises par une orange. Pourcentages par jour de jeûne de re-captures de la cohorte affamée, comparés aux re-captures de la cohorte témoin. A partir du deuxième jour, les re-capture de femelles affamées sont plus faibles. NS : différence non significative ; ** : $P < 10^{-2}$; *** : $P < 10^{-3}$.

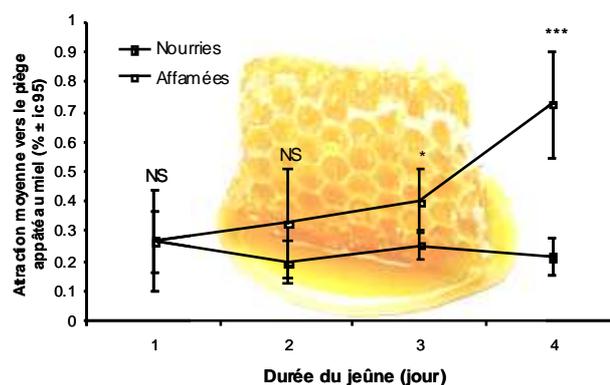


Figure 4.21. Influence de la longueur du jeûne sur la réponse des femelles de *F. arisanus* à l'odeur d'un appât sucré. Pourcentages par jour de jeûne des re-captures de la cohorte affamée dans le piège contenant du miel, comparés aux re-captures de la cohorte témoin. A partir du troisième jour, un pourcentage plus important de la cohorte est attiré par le miel, mais les effectifs considérés sont faibles (voir le texte pour les détails). NS : différence non significative ; * : $P < 0.05$; *** : $P < 10^{-3}$.

4.4. Discussion

Une remarque importante en guise de préambule. Dans un grand nombre d'expériences, nous avons utilisé des fruits comme source de stimuli attractifs. Les stimuli émis par un tel appât sont bien sûr impliqués dans la sélection de l'hôte, mais peuvent également être perçus par le parasitoïde comme des stimuli alimentaires. Cependant, à l'exception des expériences portant précisément sur cet aspect, les insectes utilisés disposaient tous d'une alimentation à profusion durant leur élevage. De plus, certains résultats, comme le fait que les femelles affamées ou les mâles soient moins attirés par l'odeur du fruit, laissent supposer que le fruit ne constitue pas pour ce parasitoïde un site de nutrition. Cependant, rien ne permet d'exclure formellement une attraction d'ordre alimentaire. Le cas des attractifs visuels est plus net, puisque rien ne nous permet de rattacher ces stimuli à la recherche de l'hôte, de la nourriture ou d'une autre ressource. Aussi, certains de nos résultats doivent-ils être interprétés en fonction de cette réserve.

4.4.1. Nature des stimuli induisant une réponse des femelles naïves de *F. arisanus*

4.4.1.1. Réponse aux stimuli olfactifs

Les femelles de *F. arisanus* répondent positivement à des synomones issues de l'habitat et du micro-habitat. Ces synomones sont perçues à distance et induisent un vol orienté vers leur source. On peut donc les qualifier de stimuli attractifs. Similairement, Altuzar *et al.* (2004) ont montré en tunnel de vol que *F. arisanus* répondait à des synomones émises par des goyaves et des oranges. De même, d'autres Opiinae sont connus pour répondre à l'odeur de fruits hôtes : ainsi *P. fletcheri* répond aux odeurs de courgette (Messing *et al.*, 1996) et *D. longicaudata* aux odeurs de divers fruits (Leyva *et al.*, 1991). Une telle réponse est commune chez les parasitoïdes monophages (Kaiser & Cardé, 1991, Kester & Barbosa, 1991, 1994, Van Baaren & Nénon, 1996), mais on trouve aussi une telle réponse innée chez certains parasitoïdes polyphages (Jang, 1997, Campan *et al.*, 2002). Chez ces parasitoïdes, la réponse aux synomones est cependant souvent fonction de l'expérience acquise (Udayagiri & Jones, 1993, Couty *et al.*, 1999).

Nous avons montré que les fruits infestés induisent une réponse plus forte que les fruits sains (figure 4.7). Cette augmentation d'attractivité peut être due à des kairomones issues de l'hôte ou de la population hôte sur le fruit, mais également par des synomones dont l'émission voire la production peuvent être induites par l'infestation (Turlings *et al.*, 1990a). Nos expériences ne nous permettent cependant pas de trancher entre ces différentes hypothèses (attractivité augmentée du fait de la présence de kairomones, de synomones supplémentaires ou intervention de microorganismes commensaux). D'autres études ont montré une telle augmentation de l'attractivité de fruits infestés pour des parasitoïdes Opiinae. Ainsi, Eben *et al.* (2000) ont observé que *D. longicaudata* préfère les fruits attaqués par son hôte -préférence induite par les produits de la fermentation fongique (Greany *et al.*, 1977)- et Messing *et al.* (1996) parviennent à des conclusions similaires avec *P. fletcheri*.

Curieusement, les fruits infestés sont toujours plus attractifs que les fruits sains une semaine après l'infestation, à un moment où ils ne contiennent que des larves trop âgées pour que les femelles de *F. arisanus* puissent les parasiter. Une telle stratégie pourrait être favorisée au champ lorsque les plantes déliquescentes sont plus attractives pour le phytophage dont les pontes deviennent alors agrégatives, comme c'est le cas par exemple pour certains diptères Anthomyiidae (Dindonis & Miller, 1980, Baur *et al.*, 1996). Ceci ne semble pas être le cas pour les Tephritidae : Fitt (1984) a montré que *Bactrocera jarvisi* (Tryon) et *B. tryoni* (Frogatt) pondent de préférence dans des fruits sans aucune larve à l'intérieur. On peut donc s'étonner que *F. arisanus* soit attiré par des fruits dans lesquels il a peu de chance de trouver des œufs, bien que la présence de fruits déliquescents puisse traduire la présence d'autres fruits, plus frais, à proximité.

Nous avons également vu que les femelles de *F. arisanus* sont attirées par des composés volatils provenant de sources déposées par les adultes de Tephritidae. Cette attractivité ne dépendant ni du sexe ni de l'âge de ces adultes, il ne peut s'agir d'une quelconque phéromone et on peut penser qu'il s'agit de l'odeur de fèces. Comme les synomones, ces fèces sont attractives et induisent un vol orienté vers la source. On connaît d'autres espèces ayant adopté une telle stratégie, aussi bien des parasitoïdes d'œufs (Meiners *et al.*, 1997) que des Braconidae parasitoïdes de larves (Parra *et al.*, 1996). De fait, d'après Noldus *et al.* (1988), les œufs d'insectes émettent peu ou pas de composés volatils, et les parasitoïdes d'œufs dépendent habituellement d'indices déposés par la population hôte pour détecter leur micro-habitat. Les fèces entrent donc dans cette catégorie.

Dans le même ordre d'idées, nous avons également montré que *F. arisanus* répond à une kairomone volatile et hydro-soluble émise par les pontes de Tephritidae (figure 4.8). Cette kairomone, que nous désignons sous le terme d'ECoK, n'est pas émise par les œufs eux-mêmes, mais semble déposée avec eux par la femelle lors de la ponte. Elle correspond à un ou plusieurs composés chimiques dont la nature exacte reste à confirmer (cf. encadré, pages 117-118). Elle est perçue à courte distance, et semble donc modérément volatile. En fait, cette kairomone semble agir moins comme un « attractant » que comme un « arrestant », entraînant une augmentation non orientée de l'activité du parasitoïde dans une surface réduite (Tumlinson *et al.*, 1992).

Peu d'études ont démontré la présence de composés volatils liés aux pontes. Habituellement, les kairomones déposées avec les œufs servent plutôt à la reconnaissance et l'acceptation de ces œufs par le parasitoïde (Strand & Vinson, 1982, 1983a, b, Kainoh & Tatsuki, 1988, Bin *et al.*, 1993, Borges *et al.*, 1999). En d'autres termes, ces kairomones appartiennent plus fréquemment au groupe III d'infochimiques, selon la classification de Vinson (1991), qui comprend des kairomones non volatiles, perçues par des chémorécepteurs de contact. D'autres cas similaires sont mentionnés dans la littérature, concernant des parasitoïdes oophages (Sales, 1979, Wysoki & De Jong, 1989, Hofstetter & Raffa, 1998, Conti *et al.*, 2003). Ces expériences en olfactomètre ont montré que les pontes de l'hôte pouvaient être attractives pour un parasitoïde sur une distance d'une dizaine de centimètres.

Cette kairomone influence également la localisation du site de ponte. Sa présence sur au moins l'un des deux fruits réduit significativement le comportement de prospection au profit du comportement de ponte. Les œufs porteurs de cette kairomone ont plus de probabilité d'être rapidement localisés que des œufs lavés. Nous ne savons pas en revanche si elle joue un rôle lors de l'acceptation de cet hôte par le parasitoïde. Sa présence n'est cependant pas indispensable, puisque nous avons observé des ovipositions en son absence. D'autres kairomones interviennent peut-être dans la localisation de l'hôte, mais il est plus probable que celle-ci s'effectue principalement au hasard, comme cela a pu être démontré chez d'autres parasitoïdes d'œufs (Meiners *et al.*, 1997). Les femelles de *F. arisanus*, lorsqu'elles sont posées sur une surface, ont en effet tendance à sonder tout orifice avec leur ovipositeur (observations personnelles). Dans nos expérimentations utilisant des œufs rincés, les femelles sont stimulées par la présence du fruit sur lequel elles prospectent au hasard. La

fréquence des contacts avec l'œuf est donc réduite. Ce résultat peut expliquer la faiblesse des taux de parasitisme obtenus lors des expériences antérieures de spécificité, où nous avons supprimé l'ECoK en récupérant des œufs de Tephritidae par rinçage.

4.4.1.2. Réponse aux stimuli visuels

Nous avons montré que les femelles de *F. arisanus* sont sensibles, de façon innée, aux stimuli colorés. Les choix effectués sont cependant principalement motivés par des différences de réflectance comme l'ont démontré les expériences utilisant des dégradés lumineux, quelle que soit la teinte utilisée (figure 4.4). Cette relation entre attraction et réflectance est surtout valable à des longueurs d'ondes supérieures à 470nm (figure 4.15), ce qui est confirmé par les expériences sur les préférences de teinte : vert et bleu moyens n'ont une réflectance similaire qu'au-delà de 530nm (figure 4.5) et ne provoquent aucune préférence significative. À l'inverse, le bleu sombre et le vert clair ont une réflectance similaire en dessous de 470nm, mais les parasitoïdes sont principalement attirés par le premier dont la réflectance est inférieure au dessus de ce seuil.

Nous supposons donc que *F. arisanus* est principalement sensible à des longueurs d'ondes situées dans la partie supérieure du spectre considéré. Dans cette zone, la majorité des hyménoptères Apocrites montrent un pic de sensibilité majeur à 530nm (Peitsch *et al.*, 1992). Comparativement, on sait que certaines Tephritidae montrent une photosensibilité dans la même zone verte mais également dans la zone UV et bleue du spectre (Agee *et al.*, 1982).

Ces stimuli visuels sont cruciaux pour les femelles à courte distance. Dans un rayon de 2-3m correspondant aux conditions de nos expériences, ils surpassent même les stimuli olfactifs : en l'absence d'une information visuelle attractive, les femelles sont peu attirées par la cible émettant un stimulus olfactif, alors que l'inverse n'est pas vrai. Nous pouvons supposer un effet synergique des deux types de stimuli, comme il a été démontré chez *M. croceipes* (Wäckers & Lewis, 1994). Ce dernier point est à confirmer avec des expériences où stimuli visuels et olfactifs seraient totalement séparés.

Nous avons montré que la réponse innée de *F. arisanus* aux stimuli visuels est dirigée par des informations achromatiques. Nos expériences n'ont cependant pas démontré de perception d'informations chromatiques : rien ne nous permet de savoir si *F. arisanus*

différencie ou non les teintes. Une absence de perception pourrait être due à une incapacité physiologique, comme l'absence des pigments photosensibles appropriés. Mais l'absence de réponse peut simplement traduire l'absence de préférence innée pour une teinte particulière. On sait que *F. arisanus* peut mémoriser les stimuli olfactifs (Dukas & Duan, 2000). Il pourrait donc en être de même pour les stimuli visuels. Ainsi, les mâles de *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) ne montre de façon innée aucune préférence pour le vert, le jaune ou le marron, mais ce comportement est modifiable par l'expérience (Baeder & King, 2004). Ceci pourrait également expliquer les différences entre nos résultats et ceux de Vargas *et al.* (1991) et Cornelius *et al.* (1999) qui montrent que *F. arisanus* répond à des couleurs de forte réflectance. Ces études ayant été menées dans un verger de goyaviers, sur des populations naturelles de parasitoïdes, il est possible que leur réponse au jaune ait été conditionnée par la couleur de ces fruits mûrs.

Comparons nos résultats avec ceux obtenus sur d'autres espèces proches. Lors de tests en laboratoire, Leyva *et al.* (1991) concluent que *D. longicaudata* ne présente de préférence innée pour aucune couleur. Par contre, lors d'essais en grandes cages avec le même insecte, Messing & Jang (1992) montrent qu'il préfère les couleurs claires, sans imputer ce choix à une discrimination des stimuli chromatiques ou achromatiques. La réponse à des informations achromatiques a par contre été démontrée chez *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera : Ichneumonidae), endoparasitoïde de chenilles de lépidoptères (Fischer *et al.*, 2003b). Chez cette même espèce, on a pu également mettre en évidence une perception véritable des couleurs (Fischer *et al.*, 2003a). Certaines espèces de Tephritidae, comme *R. pomonella* (Prokopy, 1968) et *C. capitata* (Nakagawa *et al.*, 1978), sont également attirées par les couleurs sombres. Ces couleurs sombres sont au contraire peu attractives pour *B. oleae* (Prokopy & Haniotakis, 1975) et *B. dorsalis* (Vargas *et al.*, 1991). Globalement, les mouches des fruits semblent plus sensibles à la teinte des couleurs qu'à leur réflectance (Katsoyannos, 1989).

Nature chimique de l'ECoK

Afin de préciser la nature chimique du ou des composant(s) de l'ECoK, nous avons mené des analyses en partenariat avec Sergio de Angeli (Université de Göttingen), lors d'un premier aperçu, puis principalement Anne Bialecki (Université de La Réunion). La capture des composés volatils présents dans les pontes de Tephritidae s'est faite par micro-extraction sur phase solide, ou SPME (Vas & Vekey, 2004). Cette technique permet de concentrer les composés volatils et non volatils présents dans des échantillons liquides ou gazeux avant analyse par chromatographie gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (CG/SM) ou par chromatographie liquide à haute performance.

Méthodologie

L'analyse est effectuée sur les pontes de *C. rosa* (quatre répétitions), *B. zonata* et *C. capitata* (huit répétitions chacune). Afin de récupérer des pontes non contaminées par des volatils issus du fruit, ces mouches sont élevées séparément de l'élevage principal, dans des cages neuves. Les oeufs de moins de 48h sont récoltés à l'aide d'un pinceau sec sur des pondoirs neufs, humidifiés, sans utilisation de fruit pour stimuler la ponte. Ils sont ensuite directement transférés au laboratoire de chimie de l'université de La Réunion.

Les échantillons sont placés dans une enceinte en verre fermée par un bouchon (temps de pause : une heure). La composition de l'espace de tête ainsi formé est ensuite déterminée grâce à une seringue permettant l'introduction par le bouchon percé d'une fibre de silice fondue imprégnée d'une phase stationnaire adsorbante* et absorbante : Carboxen/PDMS (polyméthylsiloxane)/DVB (divinylbenzène), d'épaisseur 30/50 μ m et de longueur 2cm. Au bout de sept heures de pause, la fibre est rétractée de nouveau avant de retirer l'aiguille. Pour la désorption, la même opération de sortie et de rétractation de l'aiguille est réalisée à l'intérieur du dispositif d'injection du chromatographe en phase gazeuse. Les composés piégés sont volatilisés thermiquement dans l'injecteur placé à 250°C et progressent alors directement vers et dans la colonne.

Les analyses par CG/SM des composés volatils ont été réalisées sur un chromatographe Hewlett Packard 6890N couplé à un spectromètre de masse Hewlett Packard 5973N et équipé d'une colonne capillaire polaire de type SPB-5 (longueur 60m, diamètre interne 0,32mm, épaisseur de phase 0,25 μ m). La température du four a été programmée linéairement de 60 à 230°C avec un pas de programmation de 4°C.min⁻¹. Le débit de l'hélium, gaz vecteur, a été fixé à 0,7mL.min⁻¹. L'injecteur, dans lequel a lieu directement la désorption de la fibre, a été placé en mode « *splitless* » à 250°C. Parallèlement à ces analyses en CG/SM, les indices de rétention relatifs (IRR) ont été calculés à partir d'une table d'alcane standard (C₈ à C₂₂). Les identifications ont été effectuées d'une part par comparaison des IRR avec ceux de la littérature (Kondjoyan & Berdagué, 1996, Adams, 2001) et d'autre part par comparaison des spectres de masse avec ceux contenus dans la bibliothèque NIST02 du spectromètre de masse et ceux parus dans la littérature (Adams, 2001).

Résultats principaux et discussion

La figure 4.22 représente les profils CG/SM les plus représentatifs obtenus pour chacune des trois espèces. La composition complète du mélange gazeux analysé lors de ces

trois analyses est présentée dans l'Annexe 9. On note une grande diversité des composés présents, avec une nette dominance de monoterpènes oxygénés (alcools, cétones, aldéhydes et esters) et de sesquiterpènes hydrocarbonés. Cependant, les espaces de tête présentent une grande similitude, avec en particulier la présence majoritaire du sesquiterpène guaia-6,9-diène chez les trois espèces. La différence majeure entre les trois se situe au niveau de l'abondance relative du limonène dans chaque échantillon. Sur l'ensemble des expériences réalisées, ce pourcentage compris entre 1 et 4% pour *C. rosa* et *C. capitata*. En revanche, pour *B. zonata*, on a pu constater des pourcentages du même ordre dans deux cas mais également des pourcentages de 17 à 24% dans les autres.

Le guaia-6,9-diène semble être caractéristique des pontes de ces trois espèces et pourrait être présent chez d'autres Tephritidae. Il ne s'agit pas d'un infochimique connu chez les insectes (Pherobase, 2006). Le limonène pourrait également être un composant de l'ECOK, d'autant plus qu'il semble marquer une différence entre les *Ceratitis* spp. et *B. zonata*, ce qui correspondrait aux différences d'attraction constatées dans nos expériences. Plusieurs faits supportent cette hypothèse. Premièrement, *D. longicaudata* est connu pour réagir au limonène émis par les mangues (Carrasco *et al.*, 2005). Deuxièmement, ce composé est également présent dans les phéromones des mâles de *Rhagoletis cerasi* (L.) (Raptopoulos *et al.*, 1995), *Anastrepha fraterculus* Wiedemann (Lima *et al.*, 2001) et *A. ludens* (Rocca *et al.*, 1992). Ces éléments rappellent les relations mises en lumière entre *Drosophila* spp. et *Leptopilina* spp.. Les mâles de la drosophile produisent un composé qui est transféré dans le tractus génital de la femelle lors de l'accouplement puis redéposé avec les pontes. Cet infochimique sert de phéromone d'agrégation pour l'hôte mais également de kairomone pour les parasitoïdes (Wertheim, 2001).

Néanmoins rien ne permet à l'heure actuelle de déterminer si ces composés (ou l'un des volatils détectés) induisent une réaction chez les femelles de *F. arisanus*. Des études ultérieures sont nécessaires pour approfondir cette question.

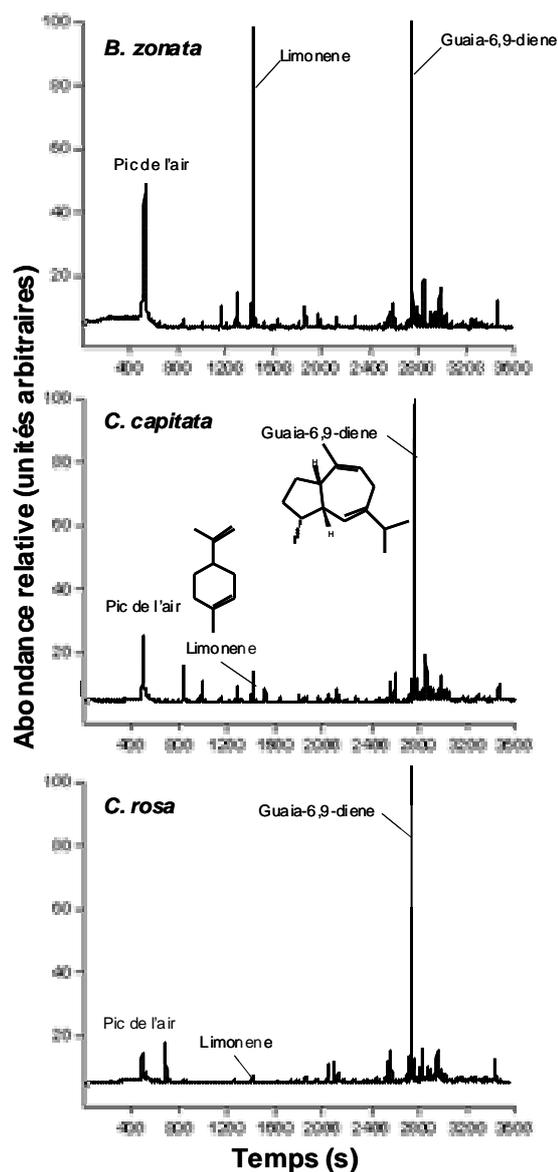


Figure 4.22. Chromatogrammes des analyses par SPME et CG/SM des volatils émis par les pontes de *Bactrocera zonata*, *Ceratitis capitata* et *C. rosa*. Dans ces trois profils, le composé majoritaire présent chez les trois espèces est un sesquiterpène, le guaia-6,9-diène. La différence majeure entre les trois espèces est l'abondance relative du limonène.

4.4.2. Spécificité des stimuli inducteurs de réponse

Curieusement, la réponse innée des femelles de *F. arisanus* aux synomones est généraliste et peut conduire le parasitoïde vers des plantes non hôtes de Tephritidae (figure 4.9). Dans notre étude, ce fait apparaît clairement dans le cas du micro-habitat et dans une moindre mesure dans le cas de l'habitat. Bien que peu commun, un tel comportement a déjà été observé chez les femelles naïves du Braconidae *C. glomerata* qui sont attirées par des composés volatils émis par la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) bien que cette plante ne soit pas attaquée par l'hôte favori de ce parasitoïde, *Pieris rapae* L. (Perfecto & Vet, 2003). Bien que *C. glomerata* ait une gamme d'hôte étroite, *P. rapae* est polyphage et se nourrit sur des plantes de nombreuses familles. Les auteurs supposent donc que le parasitoïde répond à des composés volatils génériques émis par les feuilles vertes (« green leaves volatiles »). Similairement, un autre Braconidae parasitoïde de Pyralidae polyphages, *Macrocentrus grandii* Goidanish, répond à ces composés génériques (Udayagiri & Jones, 1992). *Fopius arisanus* pourrait donc répondre à un composé volatil, ou plutôt à un mélange de composés, présent(s) dans la plupart des fruits charnus. Les préférences observées correspondraient alors à des différences de concentration de ce(s) volatile(s) entre les différentes espèces de fruits. Ce point, qui rappelle nos résultats antérieurs sur la reconnaissance de l'hôte sera discuté plus avant dans la discussion générale (cf. Spécialiste mais généraliste, pages 127-137).

L'ECOK associée aux pontes est apparemment plus spécifique. Cette kairomone est en effet absente des œufs de *S. calcitrans* (figure 4.11). Elle semble présente chez toutes les espèces de Tephritidae testées (figure 4.10), et l'on peut supposer qu'elle est spécifique de cette famille de diptères, ce qui est à rapprocher des résultats obtenus lors des expériences de spécificité parasitaire. De même que pour les fruits, les préférences démontrées par le parasitoïde pourraient indiquer des différences de nature ou de concentration de cette kairomone entre les espèces de Tephritidae. Ces préférences démontrées en grande cage se retrouvent dans nos essais en laboratoire. En présence d'œufs de *B. zonata* et de *C. capitata* pondus naturellement et non rincés à l'eau, le parasitoïde préfère les premiers. A ce titre, il est intéressant de constater que lorsque les œufs de l'une des deux espèces ont été rincés à l'eau, ils ne génèrent plus aucune réponse par rapport aux œufs de l'autre espèce.

La mise en évidence de l'influence de l'ECOK nous conduit à nous interroger sur les résultats obtenus précédemment lors de l'étude de la spécificité parasitaire. Ces résultats sont confirmés dans le cas de la préférence pour *B. zonata* par rapport à *C. capitata*, mais la méthodologie utilisée lors des études de spécificité impliquait la suppression de l'élément clé que représente l'ECOK. Les résultats seraient-ils identiques en conditions naturelles, pour les autres couples d'espèces, lorsque la kairomone est présente ?

La réponse innée aux stimuli visuels est également peu spécialisée, puisque les femelles naïves répondent principalement à des différences de réflectance. Ce fait est à rapprocher de la perception des contrastes colorés mis en évidence par Cornelius *et al.* (1999) chez des femelles de *F. arisanus* issues de populations naturelles. Là encore, une telle réaction innée peut être rapprochée de la grande polyphagie de *F. arisanus*. Pour les insectes phytophages, on considère en effet que la spécialisation visuelle est corrélée avec la spécialisation alimentaire (Prokopy & Owens, 1978). Or, les fruits recherchés par les femelles de *F. arisanus* (que ce soit pour la prospection d'hôtes, de nourriture ou d'autres ressources) sont de formes, de tailles et de couleurs très variées. D'un autre côté, tous se détachent par contraste sur l'arrière plan formé par le feuillage des arbres qui les portent. Cette hypothèse a été avancée pour expliquer la réponse aux stimuli visuels chez certaines espèces de Tephritidae (Prokopy, 1972, Nakagawa *et al.*, 1978, Cytrynowicz *et al.*, 1982, Owens & Prokopy, 1984). Pour les parasitoïdes d'insectes phytophages, cette perception des contrastes peut également être associée à la décoloration ou la nécrose des tissus végétaux attaqués par leur hôte, en particulier lorsqu'il s'agit d'hôtes dissimulés dans le substrat (Fischer *et al.*, 2003b). Cependant, l'interprétation écologique de ce comportement nécessiterait de pouvoir distinguer clairement entre les motivations de prospection des femelles et d'y associer les réponses visuelles correspondantes.

4.4.3. Interférence des facteurs climatiques et physiologiques

4.4.3.1. Facteurs climatiques et rythme circadien

Dans le cas du vol comme du parasitisme, les analyses effectuées soulignent l'influence prédominante de la température et de l'hygrométrie sur le comportement de *F. arisanus*. L'activité de vol comme le parasitisme sont corrélés positivement à la température et négativement à l'humidité de l'air (figures 4.18 et 4.19). Cependant, ces deux facteurs

climatiques sont eux-mêmes très fortement corrélés (figure 4.17) et le profil climatique des cinq jours d'expérimentation ne permet pas de les dissocier (figure 4.16). Il n'est donc pas exclu que l'un de ces deux facteurs n'ait en fait aucune influence directe sur les comportements observés. Néanmoins ces deux facteurs sont connus pour agir sur le comportement des hyménoptères. Ainsi, une influence positive de la température et une influence négative de l'humidité ont déjà été montrées chez des Apidae (Iwama, 1977, Sihag & Abrol, 1986) et des Megachilidae (Abrol, 1987). Le plus souvent, la seule température est le principal inducteur du vol, comme cela a été rapporté chez des Sphecoidea (Kapyła, 1974), des Apidae (Burrill & Dietz, 1981, Heard & Hendrikz, 1993), des Ichneumonidae (Dyer & Landis, 1997, Idris & Grafius, 1998), des Trichogrammatidae (Boldt, 1974) ou encore des Chalcididae (Barbosa & Frongillo, 1977). En fait, la température influence très fréquemment l'activité des hyménoptères, bien que quelques exceptions aient été mentionnées comme celle des *Ooencyrtus* spp. (Encyrtidae) (Kaya & Anderson, 1974).

Un autre facteur influençant de façon moins marquée le vol des femelles de *F. arisanus* est la pression atmosphérique. L'activité de vol augmente avec la pression atmosphérique pendant la première moitié de la journée, mais continue à décroître en fin d'après midi bien que la pression augmente (figure 4.18). L'orientation de cette liaison est moins nette que dans le cas des deux précédents facteurs. Certains travaux ont montré que les hyménoptères *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Eucoilidae) (Roitberg *et al.*, 1993) et *Trichogramma* spp. (Trichogrammatidae) (Fournier *et al.*, 2005) sont sensibles aux variations de la pression atmosphérique. Ces variations peuvent en effet traduire un risque pour les insectes, le vent et la pluie augmentant particulièrement la mortalité des espèces de petite taille (Wellington, 1946). D'un autre côté nous ne retrouvons pas cette sensibilité à la pression dans le cas des femelles parasitant les œufs dans le fruit ; si l'on conçoit que les changements du climat présentent un risque pour les insectes en vol, ceci est moins vrai pour des insectes posés sur le substrat et donc moins exposés.

Fopius arisanus est un insecte strictement diurne, volant de l'aube au crépuscule. Pourtant, comparativement à la température et/ou l'hygrométrie, la luminosité n'a pas d'effet significatif sur son activité. Ce résultat peut dissimuler un autre type de relation liant ce paramètre et les comportements observés, comme par exemple un effet seuil. La vérification d'une telle hypothèse demanderait des expériences en laboratoire, en conditions contrôlées. De même, le vent n'a eu dans nos expériences aucune influence notable, alors que l'on sait

par ailleurs qu'un vent de plus de 0.8 m.s^{-1} réduit les mouvements de *D. longicauda* (Messing *et al.*, 1997). Au cours de nos expériences, nous avons enregistré un maximum de 1 m.s^{-1} , mais la grande majorité des relevés se situaient en dessous de 0.7 m.s^{-1} (figure 4.16). Une telle vitesse semble donc trop faible pour gêner les mouvements de *F. arisanus*.

Fopius arisanus a donc un rythme nyctéméral modulé par les facteurs climatiques d'une manière relativement classique pour un hyménoptère diurne. En particulier, on ne note aucun pic d'activité similaire à ceux qui ont été décrits chez *P. fletcheri* et *D. tryoni* (Hurtrel, 2000). Dans ces dernier cas, il s'agit d'une synchronisation du comportement entre le parasitoïde et son hôte, celui-ci étant plus exposé au lever du soleil. Pour *F. arisanus*, l'oeuf-hôte ne présente pas une telle période critique d'exposition et reste également accessible tout au long de sa maturation. Nous avons vu que l'activité des femelles est principalement régie par la température et l'humidité, bien que l'influence de chacun des deux facteurs ne puisse être établie de façon certaine. Un éventuel impact négatif de l'humidité sur leur comportement -a priori peu probable chez un insecte originaire de la zone indo-pacifique- pourrait constituer un facteur limitant important pour des introductions de l'espèce en zone tropicale et il serait très utile de préciser ce point par des études en conditions contrôlées.

4.4.3.2. Facteurs physiologiques

Les mâles de *F. arisanus* ne sont pas attirés par le fruit, ce qui suggère que celui-ci ne constitue pas pour eux un site d'accouplement ou d'alimentation. Quimio & Walter (2000), lors d'observations du comportement en milieu naturel, précisent que les mâles de *F. arisanus* ne sont pas trouvés fréquemment dans la canopée mais plutôt dans la végétation basse aux alentours. Les accouplements observés par ces auteurs ont d'ailleurs tous lieu sur les feuilles, jamais sur le fruit lui-même. Les femelles attirées par celui-ci recherchent donc plus probablement un site de ponte ou d'alimentation qu'un partenaire. Nos résultats montrent par ailleurs que le statut d'accouplement des femelles n'a pas d'influence sur cette recherche. Wang & Messing (2003b) rapportent également que ce statut n'a pas d'influence sur la production ovocytaire qui est, elle, un facteur déterminant de l'attraction vers le fruit. Les femelles de *F. arisanus*, à parthénogenèse arrhénotoque*, n'ont pas besoin de s'accoupler pour pondre des œufs viables. Cependant, l'accouplement est indispensable à la production d'une descendance femelle. Les mâles et les hôtes étant souvent séparés dans l'espace, les

femelles ont à faire face à un compromis entre la recherche des deux (Guertin *et al.*, 1996). Un tel compromis n'a pas toutefois eu d'effet notable lors de nos expériences.

D'un autre côté, nous avons vu que la pression ovocytaire influence la motivation des femelles à prospecter. Cette motivation décroît après une période d'ovipositions réussies mais reprend après une période de 24 heures en l'absence d'hôtes. En présentant des hôtes aux femelles, nous avons diminué leur stock d'œufs. Cette diminution du stock d'œufs altère le comportement des femelles : la pression ovocytaire, et par conséquent la motivation de prospection, diminuent. Plusieurs travaux ont montré des altérations du comportement dues aux fluctuations du stock d'œufs chez des espèces synovigéniques. En fait, ces espèces peuvent être considérées comme périodiquement proovigéniques pour ce qui est des contraintes liées à la pression ovocytaire, en ce sens que leur stock d'œufs est périodiquement limité (Heimpel & Rosenheim, 1996). La pression fluctue donc selon le rythme des ovipositions et celui de la production d'œufs. Chez les femelles de *F. arisanus*, Wang & Messing (2003b) ont montré que cette production est considérable (une quarantaine d'ovocytes par jour à l'âge de 10-15 jours). Ceci est en accord avec nos résultats : après une journée sans oviposition, la charge ovocytaire est de nouveau forte et la pression ovocytaire redevient importante.

Nous avons également montré que l'âge influence le comportement de vol chez les femelles jeunes. Cette influence peut également être expliquée en terme de pression ovocytaire. On sait que la charge ovocytaire augmente drastiquement chez les jeunes femelles de *F. arisanus*. Ramadan *et al.* (1992) ont ainsi montré que le nombre d'œufs disponibles pour des femelles élevées sur *B. dorsalis* passe de 40 à l'émergence à 120 six jours plus tard. Wang & Messing (2003b) rapportent, dans le même laps de temps, une évolution de 20 à 100 œufs pour des femelles élevées sur *C. capitata*. En accord avec nos résultats, Ramadan *et al.* (1992) notent également que la première oviposition a lieu en moyenne quatre jours après l'émergence.

A l'inverse, les femelles sénescences ne semblent pas affectées. L'âge de 20-25 jours correspond aux limites de leur espérance de vie : Ramadan *et al.* (1992) notent une longévité moyenne de 15 jours pour des femelles privées d'hôtes. Les femelles de *F. arisanus*, espèce synovigénique, produisent des œufs tout au long de leur vie, bien que cette production décroisse après le 15^e jour (Ramadan *et al.*, 1994). La sénescence a donc moins d'influence

que chez les espèces proovigéniques dont le seuil d'acceptation de l'hôte peut diminuer lorsqu'elles arrivent en fin de vie sans avoir épuisé leur stock d'oeufs (Wajnberg *et al.*, 2006). Chez *F. arisanus*, la motivation de prospection semble rester constante tout au long de la vie à partir du moment où la fécondité potentielle atteint son maximum, environ une semaine après l'émergence (Ramadan *et al.*, 1994).

Enfin, nous avons montré qu'un jeûne de deux jours réduit l'activité de vol des femelles. La proportion des femelles répondant au miel augmente à partir du troisième jour de jeûne (figure 4.21), mais cette proportion reste faible (moins de 10% des femelles relâchées). Plus de 90% des femelles quittent pourtant la boîte de lâcher et ne sont pas re-capturées dans les pièges. Dans nos expériences, des femelles jeûnant depuis 48 heures montrent les premiers signes de carences glucidiques en étant moins attirées vers le fruit (figure 4.20). Ces femelles ne sont pourtant pas plus attirées par le miel que les femelles témoins. On observe donc plus une réduction de l'envol qu'une réorientation de celui-ci. Il est possible que les carences en glucides affaiblissent les femelles avant même de déclencher un vol orienté vers une source de nourriture. Si le jeûne infligé a effectivement provoqué un basculement entre une prospection pour l'hôte et une prospection pour la nourriture, il s'agit alors d'un basculement dans le mode de locomotion : la recherche de nourriture s'effectuerait par la marche. A cet égard, le comportement réel en milieu naturel est sans doute fortement dépendant de l'accessibilité des sources glucidiques naturelles, comme le miellat d'hémiptères ou le nectar floral.

4.5. Conclusions

Au vu des résultats exposés dans ce chapitre, comment qualifier le comportement de sélection de l'hôte de la femelle de *F. arisanus* ? Pour localiser une vaste gamme de ressources potentiellement exploitables, celle-ci répond apparemment surtout à des stimuli génériques. Pour les infochimiques, les stimuli liés à l'hôte sont caractéristiques de la seule famille des Tephritidae alors que les stimuli liés à l'habitat de l'hôte sont partagés par de nombreuses familles botaniques. Ce comportement peut générer des « erreurs » comme l'attraction vers un fruit non attaqué par des espèces hôtes, ce qui rappelle nos conclusions lors de l'étude sur la reconnaissance et l'acceptation de l'hôte. Là encore, l'évolution semble donc avoir façonné chez cette espèce un comportement de sélection globale ne prenant que peu en compte les caractéristiques individuelles de chaque espèce.

En conséquence des erreurs provoquées par ce comportement généraliste, la femelle de *F. arisanus* risque d'allouer une part de son temps et de son énergie à une prospection dont elle ne tirera pas de bénéfices. Or, la principale limitation physiologique que nous avons pu mettre en évidence chez ce parasitoïde est liée à la pression ovocytaire. Cette pression ovocytaire est modulée par la balance entre le rythme des ovipositions et celui de la production ovocytaire. Or, chez les femelles de *F. arisanus* ayant atteint leur pic de fécondité, cette dernière est assez élevée pour ne pas être limitante en dehors du laboratoire (Wang & Messing, 2003b). Cette production ovocytaire peut alors compenser un rythme d'ovipositions élevé. La physiologie des femelles de *F. arisanus* apparaît donc adaptée à cette sélection généraliste de l'hôte. Il reste à déterminer si cette stratégie est effectivement la plus intéressante pour exploiter sa niche écologique d'origine, dont les principales caractéristiques sont le parasitisme de Tephritidae souvent polyphages en milieu tropical humide.



Maurits Cornélius Escher. *Relativité.*

Nous considérons ici de façon globale l'ensemble des résultats obtenus. Prises isolément, les expériences présentées dans ce manuscrit ont enrichi nos connaissances sur divers aspects du comportement de *F. arisanus*. Dans cette dernière partie, nous synthétiserons nos résultats, en tenant compte des apports de la bibliographie, en vue de dresser un portrait général de la sélection de l'hôte chez cette espèce dans une approche d'écologie comportementale. Nous nous préoccupons maintenant d'évaluer l'adéquation entre le comportement connu de *F. arisanus* et la niche écologique qu'il exploite.

5.1. Polyphage généraliste ou oligophage opportuniste ?

Que nous enseigne la confrontation entre le degré de spécialisation de *F. arisanus* et son comportement de sélection de l'hôte ? Nous avons constaté dans nos expériences que la femelle de *F. arisanus* répond à tous les fruits proposés en conditions de laboratoire. L'analyse de la littérature montre que, sur le terrain, le parasitoïde a été répertorié sur 77 espèces végétales issues de 35 familles différentes (Annexe 4). Nous savons également que les femelles peuvent parasiter toutes les espèces de Tephritidae qui leur ont été présentées sur fruit, que leur descendance puisse s'y développer ou non. Par contre, elles rejettent systématiquement les œufs de *S. calcitrans* (Muscidae) présentés de façon similaire. La gamme d'hôtes potentiels de ce parasitoïde, telle que définie en fin du chapitre 3, compte à présent 44 espèces de Tephritidae, réparties dans trois sous-familles, six tribus et neuf genres. Pour 33 d'entre elles la mention du parasitisme correspond à des données de terrain, (Annexe 3). On ne connaît pour l'instant aucun cas de Tephritidae frugivore refusée lors d'essais au laboratoire. Wang *et al* (2004) mentionnent toutefois que *Trupanea dubautiae* (Bryan) n'est pas parasitée par *F. arisanus* lorsqu'elle est présentée sur son hôte. Les larves de cette Tephritidae se nourrissent sur les inflorescences de *Dubautia raillardioides* Hillebrand (Asteraceae). Les auteurs supposent donc que le parasitoïde n'a pu détecter le micro-habitat particulier de l'hôte, et que le contact n'a pu se faire entre les deux insectes.

Ces éléments nous ont amené à penser que la localisation de l'hôte dans son micro-habitat est régie par des stimuli génériques. Une hypothèse similaire a été avancée pour expliquer la grande polyphagie de *C. capitata* (Krainacker *et al.*, 1987). Les stimuli de reconnaissance de l'hôte par *F. arisanus* semblent également partagés par une fraction conséquente des Tephritidae. Or, cette famille compte actuellement 4000 espèces recensées,

dont 1500 (environ 38%, principalement des Dacinae et Trypetinae) sont frugivores (White & Elson-Harris, 1992). De la détermination exacte des stimuli impliqués dans la reconnaissance de l'hôte dépend donc celle du nombre d'espèces parasitées par *F. arisanus*. Celui-ci apparaît alors comme un parasitoïde « restreint » aux Tephritidae dont la gamme d'hôtes potentiels, déjà large, pourrait être bien plus importante.

Les espèces incluses dans cette gamme d'hôtes se nourrissent sur une gamme extrêmement large de fruits charnus. Les comportements observés correspondent aux prédictions du modèle de Vet *et al.* (1995), complété par Steidle & Van Loon (2003) (figure 5.1, cas B) : réponse spécifique à l'hôte et plus généraliste à l'habitat, avec dans les deux cas une part d'inné (nos résultats), mais aussi, pour le micro-habitat tout au moins, une capacité d'apprentissage par l'expérience (Dukas & Duan, 2000). *Fopius arisanus* peut donc être considéré comme une espèce généraliste ou spécialiste selon le niveau trophique considéré, ce qui souligne la relativité de ces deux termes. Il est ici nécessaire de s'intéresser au degré de polyphagie de l'insecte.

Si l'on a souligné la considérable polyphagie *potentielle* de *F. arisanus* en conditions de laboratoire, il convient néanmoins de s'interroger sur l'étendue *réelle* de sa gamme d'hôtes *in natura*. En effet, nous savons que le développement du parasitoïde est très variable selon l'espèce-hôte. On pourrait s'attendre par conséquent à ce que sa distribution sur le terrain soit très hétérogène, le parasitoïde s'établissant plutôt sur les hôtes et les fruits les plus favorables. Les autres ressources, moins favorables, ne seraient alors exploitées que secondairement. Plus que comme un parasitoïde polyphage spécialisé sur les Tephritidae, on devrait alors considérer cette espèce comme un oligophage opportuniste au sein de cette famille. Cette hypothèse est-elle confortée par les données disponibles ?

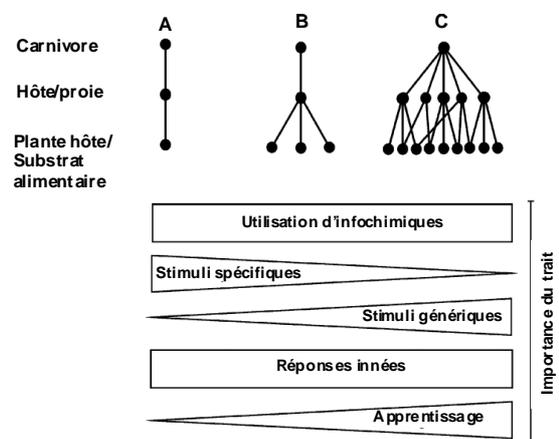


Figure 5.1. Spécialisation alimentaire et utilisation d'infochimiques. La largeur des barres sous chaque cas de spécialisation représente l'importance du trait considéré pour le système tritrophique correspondant (Steidle & Van Loon 2003, modifié d'après Vet *et al.* 1995)

5.2. Données de terrain

Curieusement ces suppositions ne sont pas confortées par les données de terrain. A Hawaï, à Fidji, au Costa-Rica, en Thaïlande, en Malaisie et en Australie, *F. arisanus* a été obtenu de 33 espèces hôtes, dont certaines aussi peu favorables que *B. latifrons* ou *C. capitata* (Snowball *et al.*, 1962, Wharton *et al.*, 1981, Wharton & Gilstrap, 1983, Chinajariyawong *et al.*, 2000, Carmichael *et al.*, 2005). Certaines données de Hawaï peuvent nous donner une idée quantifiée de la répartition du parasitoïde entre ces hôtes. Or, bien que *B. dorsalis* soit un hôte bien plus favorable que *C. capitata*, aucune étude ne montre une nette différence entre les taux de parasitisme lorsque les deux espèces hôtes sont présentes sur un même site, voire dans le même fruit (Haramoto & Bess, 1970, Vargas *et al.*, 2001).

Quant au fruit hôte, on a vu que *F. arisanus* avait été récupéré à partir de 77 espèces. Dans cette liste on trouve le café, essentiellement piqué par des *Ceratitis* spp., ou encore des Cucurbitaceae piquées par des espèces peu favorables, voire non hôtes (Vargas *et al.*, 1993, Purcell, 1998, Chinajariyawong *et al.*, 2000). Ces données sont malheureusement qualitatives et ne nous donnent aucune idée de la densité de la répartition du parasitoïde entre ces fruits. Une des seules indications disponibles vient d'une collecte menée à Hawaï par Vargas *et al.* (1993) : quel que soit le fruit considéré, *F. arisanus* y est toujours le parasitoïde prédominant.

Comment expliquer cette divergence entre les conclusions tirées du laboratoire et les données de terrain ? Comment des hôtes apparemment peu favorables peuvent-ils soutenir des populations de *F. arisanus* ? Rappelons que nous avons utilisé dans toutes nos expériences des parasitoïdes naïfs. Nous avons montré que les parasitoïdes nouvellement émergés possèdent un large éventail de réponses possibles. Mais on sait par ailleurs que le comportement de *F. arisanus* est plastique (Dukas & Duan, 2000) et que sa capacité de développement sur un hôte donné est modifiable d'une génération à l'autre. Or *F. arisanus* a évolué dans un environnement tropical offrant une large gamme de ressources potentielles (hôtes et habitats) aux phénologies extrêmement diverses. La distribution spatio-temporelle de ces ressources, et donc leur disponibilité, est imprédictible d'une génération de parasitoïde à l'autre : *F. arisanus* n'ayant apparemment aucune diapause (bien que ce dernier point reste à confirmer), les générations vont alors se succéder dans un environnement très variable. Avec une gamme aussi large de réponses possibles, chaque femelle pourra cependant localiser un

minimum de ressources pour assurer le développement de sa progéniture. En accord avec la théorie (Vet & Dicke, 1992, Vet *et al.*, 1995), certaines de ses réponses innées vont être renforcées par l'expérience. Ainsi, le comportement initialement très polyphage des femelles naïves devrait-il évoluer à l'échelle de l'individu vers une plus grande spécialisation.

Nous avons supposé que l'oligophagie de *F. arisanus* devrait se concentrer sur des hôtes favorables en sous-estimant la variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Dans cet environnement variable, la qualification d'oligophagie opportuniste est toujours valable, mais concerne une gamme de ressources bien plus large. Cette gamme englobe alors non plus seulement les ressources les plus favorables, mais surtout les ressources disponibles à l'émergence des femelles. Ceci implique la spécialisation de ces femelles, mais également celle des générations ultérieures se succédant sur la même ressource, et ce jusqu'à la disparition de cette dernière. Nous pouvons donc envisager l'hypothèse d'une co-existence, dans un environnement hétérogène, de différentes populations de *F. arisanus* distinctement spécialisées, structurées dans le temps et l'espace par la disponibilité de ces ressources (Horner *et al.*, 1999, Steidle & Van Loon, 2003). Il s'agirait d'une spécialisation comportementale plastique, et non d'une différenciation génétique de ces populations. Nos expériences semblent en effet indiquer que le développement larvaire du parasitoïde n'influence pas ses préférences innées (cf. Spécificité parasitaire, page 81). Cette hypothèse de la co-existence des populations spécialisées est confortée par des données de terrain : Snowball (1964) puis Snowball & Lukins (1966) rapportent les préférences de *F. arisanus* pour certains fruits, générant des populations séparées, mais indiquent aussi que ces préférences varient d'une année sur l'autre.

De ce point de vue, les populations naturelles de *F. arisanus*, dans un continuum spatio-temporel donné, pourraient être constituées d'un complexe de populations oligophages donnant à l'ensemble de la métapopulation* (Burel & Baudry, 1999) une apparence de grande polyphagie. Toutefois, les données issues du terrain sont actuellement insuffisantes pour conforter une telle hypothèse. Sa confirmation demanderait en effet des études précises sur la spécificité et les préférences individuelles de parasitoïdes prélevés dans la nature à partir de populations distinctes. Il conviendrait également de tester cette hypothèse de méta-population, à l'échelle par exemple d'une région agricole, en mettant en évidence les flux de gènes liant ces populations.

5.3. Le droit à l'erreur

5.3.1. Théorie

L'écologie comportementale, et le néo-darwinisme en général, ont parfois été qualifiés de panglossianistes en ce sens que, tel le bon docteur Panglosse de Voltaire, ces théories professeraient que tout va pour le mieux dans le meilleur des mondes (Krebs & Davies, 1997). L'exemple fourni par la sélection de l'hôte chez *F. arisanus* prête cependant peu le flanc à une telle critique. La stratégie mise en oeuvre par ce parasitoïde est en effet partiellement aléatoire, et peut générer (en laboratoire tout du moins) des erreurs néfastes à sa fitness, ce qui *a priori* déroge aux mécanismes communément acceptés de la sélection naturelle. Qu'en est-il effectivement ? Le comportement de *F. arisanus* tel que nous l'avons décrit est-il adapté à la niche écologique exploitée ?

Nous présentons ici une tentative d'explication *via* un modèle mathématique simple comparant deux types de comportement opposés dans un environnement aux ressources variables. Ces deux comportements sont schématisés à l'extrême, et ne doivent en aucun cas être considérés comme représentatifs de celui de *F. arisanus*. Pour les définir, nous partons en effet de postulats qui n'ont que peu de rapport avec ce que nous connaissons de sa spécificité, en nous plaçant de surcroît dans un environnement improbable. L'objectif de ce modèle est de démontrer que l'existence de chacun de ces deux comportements opposés peut être justifiée dans un contexte écologique donné. Le positionnement du comportement de *F. arisanus* par rapport à ce modèle sera discuté par la suite. La démonstration s'effectue en ne considérant que les micro-habitats (fruits) potentiellement exploitables, mais pourrait se faire de façon similaire avec les hôtes eux-mêmes. Posons tout d'abord quelques postulats de base :

- ✓ Les ressources sont présentes en quantités identiques et réparties régulièrement dans l'environnement.
- ✓ L'exploitation d'une ressource effective apporte un même gain de fitness.
- ✓ L'exploitation d'une ressource non exploitable coûte le contraire de ce gain.
- ✓ La détection d'une ressource, quelle que soit sa nature, nécessite un même nombre de récepteurs sensoriels.
- ✓ Le coût physiologique de la détection de ces ressources est proportionnel à leur nombre.

Ce dernier postulat est fondé sur deux faits. D'une part, la réception et l'analyse de beaucoup d'infochimiques impliquent la présence d'une machinerie sensorielle spécifique ; on sait par exemple que les 62 types de récepteurs olfactifs de la drosophile sont connectés à une cinquantaine de glomeruli dans le cerveau et nécessitent l'activation permanente de 60 gènes différents, chacun de ces canaux sensoriels correspondant à une réponse olfactive distincte (Jefferis & Hummel, 2006). D'autre part, la synthèse de chaque protéine de réception à ces odeurs entraîne un coût physiologique fixe par type de protéine (Pace & Manahan, 2006). La multiplication des synthèses entraîne donc la multiplication du coût.

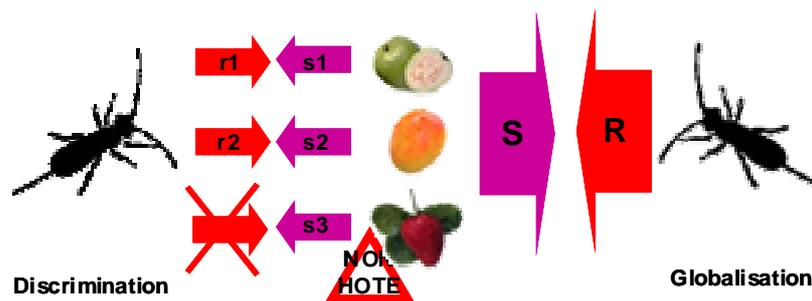


Figure 5.2. Discrimination et globalisation. Soient n ressources présentes dans l'environnement, dont seule une fraction n_1 est exploitable par le parasitoïde. Un parasitoïde discriminant pourra reconnaître chacune de ces ressources en répondant à chaque signature s_n par une réponse r_n . Le coût physiologique pour le parasitoïde sera proportionnel à la quantité n_1 . D'un autre côté, ces n ressources émettent une signature N , générique, pouvant induire chez un parasitoïde globalisant une réponse R . La machinerie sensorielle à mettre en place est moindre, mais ce comportement peut engendrer la localisation de cibles non hôtes.

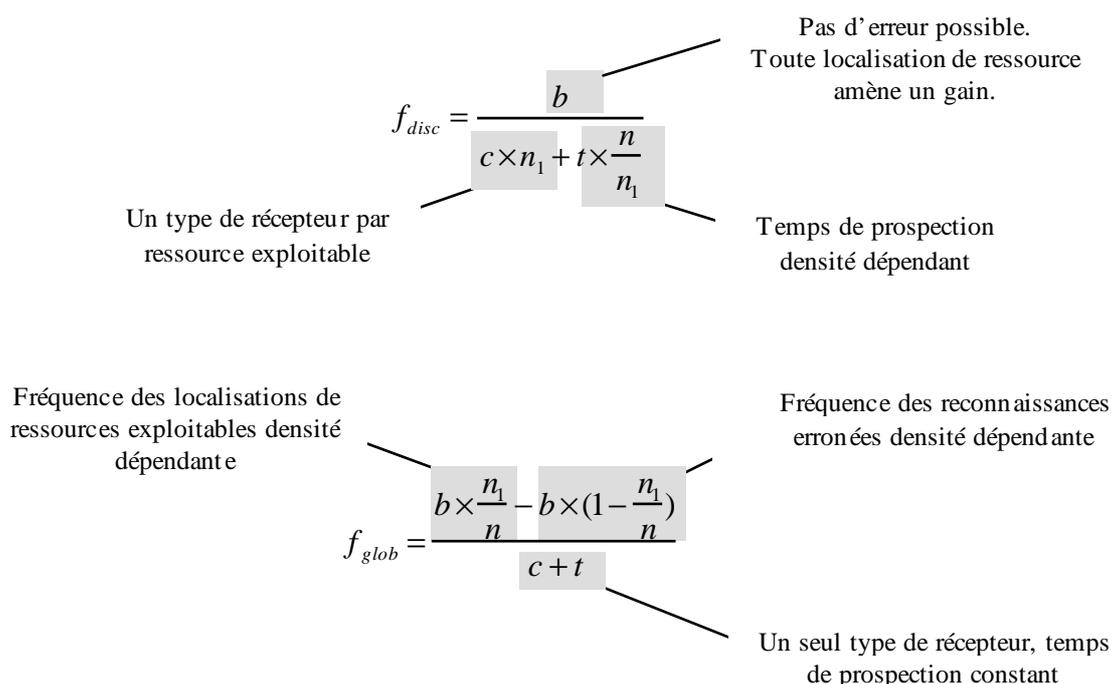
Les ressources, dont certaines ne sont pas exploitables par le parasitoïde, (figure 5.2) émettent chacune dans l'environnement une signature chimique propre. Un parasitoïde que l'on qualifie ici de discriminant peut identifier individuellement chacune de ces signatures, ne reconnaissant que les ressources effectives et ne commettant donc pas d'erreurs. Inversement, un parasitoïde qualifié ici de globalisant n'identifie qu'un nombre réduit (et à l'extrême une seule) de signatures, mais communes à l'ensemble des ressources considérées. Le coût physiologique engendré est donc moindre dans ce cas, mais le parasitoïde commettra parfois des erreurs en localisant des ressources non exploitables.

Un parasitoïde prospectant à vitesse constante dans un tel environnement théorique sera confronté à chaque période de temps θ à une nouvelle signature chimique à laquelle il répondra ou non. On constate implicitement que la différence entre les deux types de comportement va porter sur le coût des erreurs et le coût physiologique nécessaire à leur

évitement. Rapportons donc ces deux comportements à une valeur f_{disc} ou f_{glob} , chacune représentant les apports en fitness des deux comportements et correspondant à un ratio bénéfice/coût. Ce type de ratio n'est pas optimal en termes de modélisation de comportement, en ce sens qu'il ne peut distinguer entre un gros apport fait à un coût important et un gain minuscule occasionnant un coût dérisoire (Stephens & Krebs, 1986). Cependant, les paramètres que nous allons utiliser dans notre modèle restent théoriques et ne sont pour le moment pas quantifiables. Les valeurs quantitatives fixent le point précis où la différence entre ces deux comportements s'annule, ce qui est hors de propos pour le moment. Détaillons ces f_{disc} et f_{glob} . Quelques paramètres nous seront utiles :

- **n** est le nombre d'espèces ressources présentes dans l'environnement. Seules
- **n_1** d'entre elles sont des ressources effectivement exploitables, d'où l'on tire
- **p** proportion des ressources exploitables ($p = n_1/n$).
- **b** est le bénéfice constant de fitness entraîné par une bonne réponse. A l'inverse,
- **-b** est la perte occasionnée par une erreur.
- **c** est le coût physiologique lié à la reconnaissance d'une signature chimique donnée.
- **t** est le coût lié au temps passé à prospecter à chaque période θ (risque de prédation, dépense énergétique liée au vol...)

Pour chaque unité de temps θ , on peut donc traduire le ratio f de chaque comportement à l'aide de ces paramètres :



On cherche à savoir quel est le comportement générant le gain maximal de fitness sur une période de temps fixée dans un environnement variable. On résout donc l'inéquation $f_{\text{glob}} > f_{\text{disc}}$, ou plus exactement $f_{\text{glob}} - f_{\text{disc}} > 0$ en fonction des variables n et p . En substituant chaque valeur f par sa traduction, on arrive à l'inéquation finale suivante.

$$n \frac{c(2p^2n - pn - 1) + t(1 - \frac{1}{p})}{pn^2c^2 + ct(\frac{n}{p} + pn^2) + \frac{n}{p}t^2} > 0$$

Quelles que soient les valeurs de p , n , c et t , il s'agit de réels positifs. L'expression au dénominateur est donc également positive. Le signe du quotient, et donc la résolution de l'inéquation, dépendra du signe de l'expression au numérateur, expression que nous désignons maintenant par la fonction F dépendant des variables n et p .

$$F(n, p) = n(c(2p^2n - pn - 1) + t(1 - \frac{1}{p}))$$

La figure 5.3 est une résolution graphique pour cette fonction. Les constantes c et t ont été fixées à 1. Du rapport de leurs valeurs respectives dépend l'annulation de la fonction, sans modifier ce qui nous intéresse, c'est-à-dire l'évolution de la fonction aux valeurs limites de n (de 1 à 20 dans cet exemple) et p (de 0 à 1).

Comment traduire ce graphique ? Lorsque n est faible, $F(n,p)$ est négative sauf pour des valeurs très élevées de p . En fait, lorsque la diversité des ressources existant dans l'environnement est faible, le moindre risque d'erreur est lourd de conséquences. Un parasitoïde globalisant ne sera donc favorisé que si ce risque n'existe pas, c'est à dire si les n ressources sont exploitables ($n = n_1$, $p = 1$). Au fur et à mesure que n augmente, $F(n,p)$ est positive pour une gamme croissante de valeurs de p . Ainsi, lorsque de nombreuses ressources potentielles existent dans l'environnement et qu'une part élevée d'entre elles sont effectivement exploitables (n et p sont élevées), un parasitoïde globalisant sera avantagé puisque le risque d'erreur devient plus faible et donc le coût de ces erreurs devient inférieur au coût engendré par leur évitement. On peut remarquer enfin que la limite séparant les deux comportements se rapproche d'une asymptote dont la valeur dépend des constantes c et t .

Quelle que soit la diversité des ressources dans l'environnement, il existe une proportion minimale de ressources exploitables en dessous de laquelle un parasitoïde discriminant sera toujours favorisé.

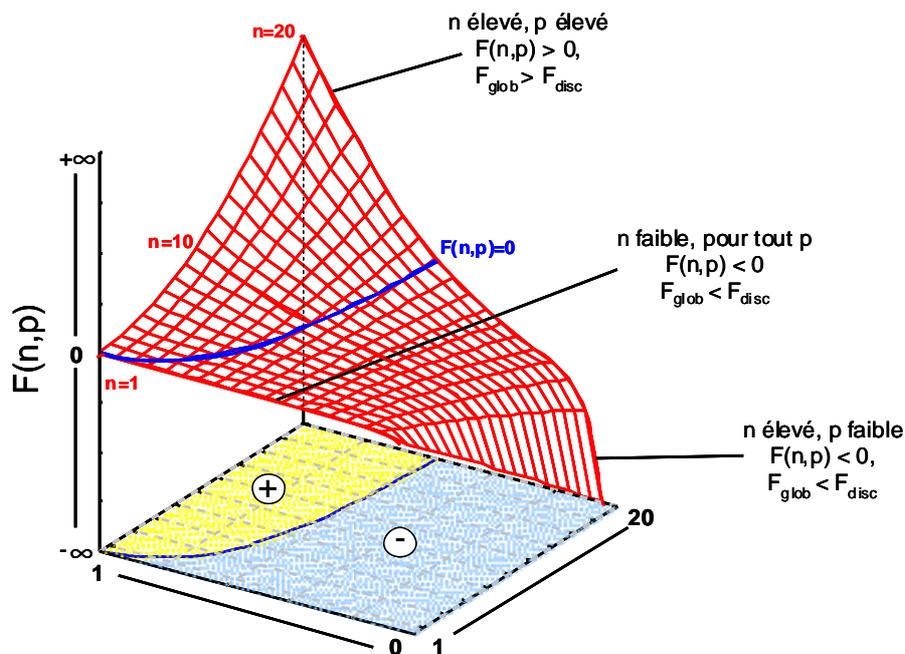


Figure 5.3. Evolution du signe de la fonction $F(n,p)$. Le treillis rouge est une résolution graphique de la fonction dans un espace tridimensionnel quand c et t sont fixés à 1. La ligne bleue joint les couples (n,p) pour lesquels la fonction s'annule. La projection de cette ligne dans un espace à deux dimensions (en dessous) sépare donc celui-ci en une région où la fonction est positive, ce qui représente la part de l'espace (n,p) acceptable comme solution de l'inéquation $f_{glob} > f_{disc}$.

5.3.2. Le cas de *F. arisanus*

Qu'en est-il de *F. arisanus* ? Ce parasitoïde est originaire d'un environnement tropical, où la diversité des fruits charnus est très élevée. Une forte proportion de ces fruits est attaquée par au moins une espèce de Tephritidae. En fait, il est difficile de trouver des exemples de fruits non attaqués par au moins une espèce de Tephritidae. Dans nos expériences, nous avons mis en évidence l'attraction du parasitoïde vers sept espèces de fruits, mais on sait qu'en milieu naturel le parasitoïde a été recensé sur 77 fruits différents. Quant aux Tephritidae hôtes, on a vu que *F. arisanus* est actuellement connu pour parasiter 44 espèces différentes,

dont au moins 33 en conditions naturelles. Une seule de ces espèces est véritablement non hôte, et deux ou trois autres pourraient avoir une réponse immunitaire partiellement efficace.

Dans le cas du micro-habitat comme de l'hôte, nous sommes donc dans une situation où à la fois n et p sont élevés. Le comportement de sélection de l'hôte de *F. arisanus* a été qualifié de particulièrement généraliste, mais nous savons qu'il montre néanmoins, de façon innée, des préférences inter-spécifiques pour certains hôtes et certains micro-habitats. En outre, ce comportement est plastique, modifiable par l'expérience (Dukas & Duan, 2000). Considérons donc que les femelles naïves de *F. arisanus* tendent fortement vers la globalisation, sans toutefois exclure une aptitude à la discrimination. Notre modèle tendrait donc à justifier l'existence d'un tel comportement pour ce parasitoïde. Si l'on s'en tient à ce modèle, *F. arisanus* aurait, dans son environnement originel, le droit à l'erreur.

Néanmoins ce modèle s'appuie sur des approximations grossières. En particulier, l'environnement théorique postulé n'existe pas. Toutes les ressources présentes dans un environnement sont présentes en proportions hautement variables et réparties en agrégats. De plus, le coût d'une erreur a été évalué comme l'exact contraire d'une bonne réponse. Ceci est recevable dans le cas de l'hôte, puisque parasiter une espèce non hôte coûte un œuf, mais moins dans le cas d'un fruit : combien de temps le parasitoïde met-il à abandonner la prospection d'un fruit non infesté ? Enfin, et sans doute principalement, toute bonne réponse est considérée comme apportant un gain similaire b . Nous savons qu'il n'en est rien. On ne peut par exemple mettre sur un pied d'égalité la prospection d'un fruit de badamier, particulièrement apprécié de *B. zonata*, et d'une courgette abritant au mieux des hôtes médiocres.... Rappelons donc que ce modèle a surtout été utilisé pour démontrer une tendance générale différenciant deux comportements. Son application à un milieu donné nécessiterait l'utilisation de données environnementales sur la diversité, la distribution et la qualité des ressources qu'il offre, données dont nous ne disposons pas actuellement.

5.4. Applications à la lutte biologique

Nous nous intéressons finalement ici au potentiel de ces travaux à court et moyen termes, en termes d'utilisation de *F. arisanus* en tant qu'agent de lutte biologique. Rappelons que ce parasitoïde a permis d'enregistrer des succès considérables dans ce domaine, en particulier à Hawaii. Cependant, ceux-ci n'ont pas souvent été reproduits lors des introductions ultérieures dans divers pays du monde (cf. Etat des connaissances, page 45). En quoi les résultats de notre étude peuvent-ils nous aider à comprendre les raisons de ces succès mitigés ? En quoi peuvent-ils donner des indications sur les régions où son introduction serait à préconiser ?

Un premier point à considérer est le climat de la zone d'introduction. Les exigences de cette espèce en terme de température ont pu être évaluées, à la fois lors de notre étude et par des expériences en conditions contrôlées (Roubaud, 2005). L'activité des adultes augmente avec la température, au moins dans la fourchette des 15-30°C considérée, mais la température optimale pour le développement pré-imaginal semble se situer plutôt aux alentours de 20°C. Lors de nos expériences, nous avons également vu que l'humidité relative avait un effet négatif ou nul sur le comportement, mais les expériences au laboratoire (où ce paramètre n'entraîne pas dans les variables étudiées) tendraient à indiquer que son développement pré-imaginal serait favorisé par une hygrométrie élevée. L'influence de l'hygrométrie sur cette espèce n'est donc toujours pas tranchée. Signalons qu'en 2006 à La Réunion, *F. arisanus* a été retrouvé le plus fréquemment dans deux sites de l'île, l'un à Saint Benoît et l'autre à Saint Paul (figure 1.9, page 12), c'est-à-dire dans des localités aux conditions de température similaires (22°C en moyenne minimale en février) mais aux conditions pluviométriques très contrastées (6m et 1m, respectivement, de moyenne annuelle) (S. Quilici *et al.* données non publiées). Le facteur température semble donc prépondérant, *F. arisanus* étant un insecte de région moyennement chaude.

L'impact climatique est également crucial en termes d'alternance des saisons, puisque celles-ci vont influencer la diversité et la quantité des ressources disponibles. Selon toute vraisemblance, *F. arisanus* n'a pas de diapause et devra donc disposer de ressources exploitables tout au long de l'année, incluant des niches refuges lors de saisons défavorables. On sait par exemple qu'à La Réunion, l'étendue de la répartition géographique des

populations des espèces de Tephritidae inféodées aux Cucurbitaceae est fortement réduite lors de l'hiver (Vayssières, 1999). A cet égard, l'utilisation éventuelle de *F. arisanus* en lutte biologique contre *B. oleae* et *C. capitata* dans le bassin méditerranéen ne semble guère pertinente. En fait, la question de la diversité de l'écosystème est fondamentale. Seuls les écosystèmes tropicaux ou équatoriaux, comprenant des Tephritidae polyphages et multivoltines, semblent à même de constituer des milieux favorables à *F. arisanus*.

Les conditions mentionnées plus haut conditionnent l'établissement du parasitoïde dans un nouvel écosystème. On sait par ailleurs que *F. arisanus* se révèle fortement compétitif dans l'exploitation de sa niche écologique (Bautista & Harris, 1997, Vargas *et al.*, 2002b, Wang & Messing, 2002, 2003c, Wang *et al.*, 2003). Sa propagation et sa multiplication à l'intérieur d'un écosystème favorable au point de vue climatique dépendront de la qualité des hôtes présents. Installé depuis 1958 au Costa Rica, *F. arisanus* n'y a été retrouvé depuis qu'en populations de faible importance (Wharton *et al.*, 1981). Or, cet écosystème tropical ne comprend aucune des *Bactrocera* spp., qui semblent être de façon générale les hôtes les plus favorables pour *F. arisanus*. Les *Anastrepha* spp. et *C. capitata*, présents au Costa Rica, constituent des hôtes médiocres empêchant le développement de populations abondantes.

Très logiquement, les seules régions où se rencontrent ces conditions favorables sont celles où l'introduction de *F. arisanus* a eu le plus de succès. Hawaii et les Fidji en sont des exemples. Le cas de l'Australie est révélateur (Snowball & Lukins, 1964, Snowball, 1966). Le programme de lutte biologique qui y avait été initié à la fin des années 50 contre *C. capitata* couvrait tout l'est du pays. L'insecte n'ayant pas été retrouvé dans un grand nombre de zones de lâchers, l'opération fût considérée comme un échec. Or ces localités sont principalement concentrées dans la Nouvelle Galles du Sud. Par contre, on retrouvait au début des années 60 le parasitoïde dans les cinq localités du nord du Queensland où il avait été relâché. Les taux de parasitismes enregistrés sur *C. capitata* et six *Bactrocera* spp. y atteignaient même 78%. De ces deux états, le premier est globalement de climat tempéré, tandis que le second est tropical, voire équatorial dans le nord.

Enfin, deux introductions récentes semblent prometteuses. Il s'agit des introductions à Tahiti et à La Réunion, qui toutes deux correspondent aux critères précités. *Fopius arisanus* est actuellement considéré comme établi à Tahiti (R. Vargas, com. pers., 2006). A La Réunion, un peu plus de 70 000 adultes ont été relâchés en quatre localités de l'île

correspondant aux quatre points cardinaux en 2004 et 2005. En 2006, plus d'un an après le dernier lâcher, on retrouvait principalement deux populations où les taux de parasitisme (*B. zonata* sur badamier principalement) sont voisins de 40-50%. Le parasitoïde a également été retrouvé de façon sporadique en d'autres localités, sur goyave, jamrosat ou Thevetia (S. Quilici *et al.*., données non publiées).

Quels peuvent être les éventuels effets non intentionnels liés à l'introduction de cette espèce dans un nouvel environnement ? A son niveau trophique, tout d'abord, *F. arisanus* va entrer en compétition directe avec les autres Opiinae, et nous avons évoqué plus haut sa forte compétitivité. Cependant, les données issues d'introductions de plusieurs Opiinae, à Hawaii, montrent que certaines autres espèces, notamment *F. vandenboschi*, *Psytalia incisi* (Silvestri) et *D. longicaudata* sont toujours présentes 60 ans après l'introduction de *F. arisanus*. A la différence de ce dernier, la majorité des Opiinae parasitoïdes de Tephritidae sont des parasitoïdes larvo-pupaux. La différence de niche exploitée leur permet donc apparemment de se maintenir sympatriquement.

Pour le second niveau trophique, celui de l'hôte, on sait que seules les Tephritidae sont directement affectées par *F. arisanus*. A la différence de la compétition inter-spécifique, on considère que la pression exercée par les ennemis naturels est généralement densité dépendante et ne peut directement éliminer une proie ou espèces hôte (Dajoz, 1975). L'exception à cette généralité apparaît lorsque plusieurs proies ou hôtes sont présentes dans le même écosystème : l'augmentation des populations de l'ennemi naturel en raison de la prolifération de l'espèce ciblée pouvant alors menacer d'autres espèces (Boettner *et al.*, 2000). Lorsque ces hôtes ou proies partagent la même niche écologique, l'ennemi naturel peut influencer différemment chacune, biaisant la compétition inter-spécifique par le mécanisme de compétition apparente* (Begon *et al.*, 1996). Or, dans cet écosystème, certaines espèces favorables peuvent être poussées à l'extinction par déplacement compétitif, comme c'est le cas à La Réunion de *C. catovirii* (Duyck, 2006a). Dans ce cas précis, la présence du parasitoïde ne ferait alors qu'accélérer l'extinction de cette espèce en catalysant un mécanisme par ailleurs largement amorcé.

Enfin, au premier niveau trophique, celui de la plante hôte. Dans le cas de parasitoïdes de Tephritidae, le déplacement vers une espèce non cible peut affecter d'éventuelles espèces limitant l'expansion de pestes végétales. Ce parasitoïde pourrait donc ainsi favoriser ces

pestes ou limiter l'efficacité de programmes menés contre. Cependant, les Tephritidae frugivores ne nuisent pas à la reproduction de leur plante hôte (Zwölfer, 1982) et sont donc de mauvais agents de contrôle des pestes végétales. L'introduction d'un parasitoïde spécialiste de Tephritidae frugivore ne devrait donc pas interférer dans cet équilibre à la condition qu'il ne puisse effectivement pas parasiter des espèces ayant une spécialisation alimentaire autre (Duan & Messing, 2000, Duan *et al.*, 2000).

L'aire d'efficacité de *F. arisanus* apparaît donc restreinte aux zones tropicales et équatoriales de l'ancien monde, là où des *Bactrocera* spp. et certaines *Ceratitidis* spp. peuvent assurer l'établissement de populations conséquentes. De ce point de vue, *F. arisanus* semble le meilleur candidat connu pour lutter contre les *Bactrocera* spp. invasives. L'Afrique subsaharienne, en particulier, est actuellement le théâtre d'une invasion par une espèce récemment décrite, *Bactrocera invadens* (Drew *et al.*, 2005). Signalée en 2003 au Kenya (Lux *et al.*, 2003), elle est retrouvée deux ans plus tard au Bénin où elle est d'ores et déjà considérée comme un ravageur d'importance économique majeure (Vayssières *et al.*, 2005). Elle serait maintenant présente dans quasiment toute l'Afrique équatoriale, tropicale mais aussi sub-tropicale, à l'exception peut être de l'Afrique du sud. Appartenant au complexe d'espèces « *B. dorsalis* », *B. invadens* est très probablement un hôte favorable pour *F. arisanus*. Le contexte environnemental ainsi que le faible coût de la lutte biologique feraient donc de son introduction un élément important des programmes de lutte contre ce ravageur invasif. Dans le même ordre d'idée, nous pourrions également préconiser son utilisation en Amérique du Sud contre *B. carambolae*. Ces introductions n'étant pas sans conséquences indésirables, il conviendrait néanmoins de mener des études approfondies sur la biodiversité locale des Tephritidae. Or, dans le cas de l'Afrique équatoriale, l'IITA* considère qu'une telle étude sur les Tephritidae d'importance patrimoniale nécessiterait une vingtaine d'années...

6.PERSPECTIVES



Salvador Dalí. *L'œil*.

Le portrait de *F. arisanus* qui transparait au travers de notre étude est celui d'un parasitoïde à la fois potentiellement polyphage mais spécialisé au niveau de sa niche écologique. Sa plasticité biologique et comportementale lui permet de s'adapter à la grande variabilité des écosystèmes tropicaux. Elle lui confère une certaine souplesse adaptative lors d'introductions dans des écosystèmes « exotiques » où les hôtes et leur habitat ont des caractéristiques différentes de ceux de sa zone d'origine.

Néanmoins nos travaux n'ont permis de montrer cette plasticité qu'à l'échelle d'individus naïfs, issus de populations d'élevage. Les mécanismes qui la structurent sont encore mal connus. Nous savons par exemple que, au niveau de l'hôte comme à celui du micro-habitat, *F. arisanus* montre de nettes préférences au sein d'une large gamme d'hôtes acceptés. Mais l'ampleur de ces préférences n'a été qu'entraperçue, et par conséquent leur influence sur le comportement du parasitoïde *in natura* ne peut être que supposée. Par exemple, les préférences pour les *Bactrocera* spp. notées au laboratoire ne sont pas confirmées par dans les données de terrain, dans des situations où *B. dorsalis* et *C. capitata* s'attaquent à un même fruit hôte (Haramoto & Bess, 1970, Vargas *et al.*, 2001). Pour répondre à cette question il conviendrait de mettre en place des essais, en conditions naturelles ou semi-naturelles, où l'on proposerait à des parasitoïdes naïfs des fruits de la même espèce piqués par des hôtes différents et inversement. La question est d'autant plus importante lorsque l'on considère l'attractivité pour le parasitoïde des fruits de Cucurbitaceae, pourtant piqués uniquement par des hôtes de qualité médiocre à nulle.

Dans le même ordre d'idée, il serait intéressant de réévaluer la plasticité du comportement d'insectes par des travaux sur des adultes non naïfs. Nous savons en effet que des femelles associant une espèce donnée de fruit avec une oviposition réussie réagissent ensuite préférentiellement à ce fruit (Dukas & Duan, 2000). Cette plasticité se retrouve-t-elle lors de l'acceptation de l'hôte ? Il conviendrait en effet d'établir si les choix inter-spécifiques mis en lumière avec des adultes naïfs sont les mêmes que ceux d'insectes expérimentés. Ceci pourrait se faire avec des parasitoïdes d'élevage conditionnés, ou encore avec des insectes collectés sur le terrain et dont on peut supposer qu'ils ont acquis une certaine expérience (capturés dans un type donné de verger par exemple). Ces expériences nous permettraient de mesurer le degré de polyphagie réel d'individus sauvages. Nous pourrions ainsi également confirmer ou infirmer l'hypothèse de la coexistence dans l'environnement de populations distinctes, éthologiquement spécialisées. Cette hypothèse nous a amené à supposer que ces populations spécialisées de *F. arisanus* pourraient être structurées en métapopulations polyphages. L'étude de cette seconde hypothèse demanderait de tester les flux géniques entre

ces populations. Ceci pourrait s'effectuer, sur le terrain, par un suivi de la dispersion d'insectes marqués, et au laboratoire par une étude de la diversité génétique de ces populations à l'aide de marqueurs polymorphes.

Enfin, deux derniers axes de recherche pourraient nous aider à préciser la polyphagie potentielle des femelles naïves. En premier lieu, nous avons considéré que *F. arisanus* répondait à des infochimiques génériques, sans pouvoir préciser plus avant la nature des composés impliqués. Tout au plus avons-nous tenté de déterminer la composition chimique de l'ECOK. Si l'on peut supposer qu'un nombre réduit de volatils caractérise l'ensemble des Tephritidae frugivores, il est par contre probable que ceux impliqués dans la reconnaissance des fruits charnus soient bien plus nombreux. Pour les expérimentations futures à ce sujet, il conviendrait tout d'abord d'isoler ces volatils candidats, par SPME et CG-SM, puis de tester la réponse induite sur le parasitoïde par électro-antennographie et en tunnel de vol. En recherchant ces composés volatils chez d'autres espèces de Tephritidae et de fruits charnus, nous pourrions mettre en lumière les bases chimiques et physiologiques du comportement généraliste observé. Nous pourrions ainsi tester l'hypothèse selon laquelle la reconnaissance de l'hôte se serait tout d'abord structurée dans l'aire d'origine du parasitoïde sur un nombre réduit d'hôtes, comme la tribu des Dacini, puis incidemment étendue à un plus grand nombre de Tephritidae.

Dans un deuxième temps, le contournement de la réponse immunitaire par le parasitoïde mériterait d'être étudié plus avant. Les entomopoxvirus et rhabdovirus trouvés chez *D. longicaudata* (Lawrence, 2005, Lawrence & Matos, 2005) sont en effet des nouveaux venus parmi les virus symbiotiques connus chez les Braconidae. *Diachasmimorpha longicaudata* ayant une gamme d'hôtes sans doute aussi large que celle de *F. arisanus*, il est fort possible que ces mêmes virus soient également responsables de l'inhibition du système immunitaire de l'hôte par ce dernier. La première étape de ce travail consisterait en un examen au microscope électronique des glandes à calyx de *F. arisanus*.

La mise en oeuvre de ces différentes perspectives de recherche permettrait d'approfondir les connaissances sur cet insecte qui, outre ses qualités avérées d'agent de contrôle des populations de Tephritidae frugivores, constitue également un modèle original d'étude du comportement chez les parasitoïdes.

7. LEXIQUE

Les définitions sont proposées ici au sens utilisé dans le manuscrit. A l'exception des sigles d'organismes, ces définitions proviennent des dictionnaires entomologiques de Capinera (2004) et Gordh & Headrick (2001), des ouvrages de Goulet & Huber (1993) et Reitz & Trumble (2002) et du site de l'Office québécois de la langue française (OQLB, 2006).

Adsorption : 1. adhésion des molécules d'une substance gazeuse ou liquide à une substance solide.
2. Propriété de quelques liquides ou solides de retenir des gaz ou des liquides par adhésion superficielle.

Allélochimique : composé chimique non alimentaire produit par une espèce qui affecte la croissance, la santé ou le comportement d'une autre espèce ; on les subdivise en kairomones, allomones ou synomones.

Allomone : composé chimique émis par une espèce et qui, lorsqu'elle contacte une autre espèce, provoque chez cette dernière une réaction comportementale ou physiologique favorable à l'émetteur.

Anémotaxie : orientation, réaction tactique ou mouvement déclenché par un flux d'air.

Apocrite : hyménoptère dont l'abdomen est séparé du thorax par une striction nette, par opposition aux hyménoptères symphytes.

Apomorphique : en taxonomie cladistique, caractère dérivé par transformation d'un caractère homologue.

Arrhénotoque : forme de parthénogenèse dans laquelle les mâles sont issus d'œufs non fertilisés, par opposition à la parthénogenèse deutérotoque ou thélytoque.

Arrestant : terme anglais désignant un composé chimique volatil, ou le matériel le produisant, induisant chez un insecte l'agrégation sur la source.

Attractant : terme anglais désignant un composé chimique volatil, ou le matériel le produisant, induisant chez un insecte un mouvement orienté vers la source.

Basiconique : sensille formée d'une protubérance conique surmontant le tégument.

BIOCAT : base de données regroupant les introductions connues d'ennemis naturels d'insectes à des fins de lutte biologique.

Brachycère : subdivision des diptères caractérisée par la présence d'antennes courtes, par opposition aux diptères nématocères.

Campaniforme : sensille dénuée de structure extérieure, dont la partie cuticulaire est caractérisée par une dépression en cône vide.

Chlorose : disparition de la coloration verte des feuilles.

Chorion : enveloppe externe de l'œuf des insectes.

CIRAD : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

Clypéus : sclérite médian de la tête, situé immédiatement au dessus des pièces buccales.

Coeloconique : sensille basiconique située dans une dépression du tégument.

Compétition apparente : compétition indirecte existant entre deux organismes qui sont exploitées par un même ennemi naturel.

Conformiste : parasitoïde utilisant sans le perturber le système endocrinien de son hôte pour assurer son propre développement, par opposition aux parasitoïdes régulateurs.

Conservationisme ou biologie de la conservation : étude des effets de l'activité humaine sur son environnement et, par extension, étude de la conservation de la diversité biologique.

Cyclorrhaphe : subdivision des diptères brachycères, caractérisée par la formation d'un puparium, par opposition aux diptères orthorraphes.

Déplacement compétitif : suppression d'une espèce d'un habitat où elle était préalablement établie, en résultat de la compétition directe ou indirecte avec une autre espèce.

Ecologie comportementale : étude des bases écologiques et évolutives du comportement animal, et donc du rôle de ce comportement dans l'adaptation à une niche écologique donnée.

Endoparasitoïde : parasitoïde dont les stades pré-imaginaux se nourrissent et se développent à l'intérieur du corps de leur hôte, par opposition aux ectoparasitoïdes.

Entomopathogène : organisme pathogène d'insectes.

Entomophage : organisme se nourrissant d'insectes.

Epigénétique : caractérise l'ensemble des phénomènes biologiques qui ne sont pas directement déterminés par le matériel génétique.

FAO : Food and Agriculture Organization. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture.

Fitness : contribution relative d'un individu ou de ses gènes à la génération suivante, généralement évaluée par le nombre de ses descendants viables et reproductibles.

Flexibilité éthologique : faculté d'adaptation d'un individu aux fluctuations de son milieu par modification immédiate et peu durable de son comportement.

Glandes à calyx : chez les hyménoptères, paire de glandes reliées chacune à l'extrémité distale d'un oviducte.

Glandes acides ou glandes à venin : chez les hyménoptères, paire de glandes de l'appareil génital femelle connectées à un réceptacle commun.

Glomerulus : dans un centre nerveux, masse compacte et convolutive de terminaisons nerveuses emmêlées.

Gilde : dans un écosystème, peuplement d'espèces à même mode de vie, utilisant les mêmes ressources.

Hémolymphe : fluide circulatoire extra-cellulaire baignant la cavité générale interne (hémocoèle) des insectes.

Histolyse : chez les diptères, dissolution des tissus internes lors de la pupaison.

IITA : International Institute for Tropical Agriculture. Institut basé au Royaume Uni ayant pour objectif de développer les systèmes de production durables en zone tropicale humide.

IRAT : Institut de Recherche d'Agronomie Tropicale et des cultures vivrières.

Infochimique ou sémiachimique : composé chimique permettant la communication entre deux organismes; on parle de phéromones si les deux appartiennent à la même espèce et d'allélochimiques dans le cas contraire.

Kairomone : composé chimique émis par une espèce et qui, lorsqu'elle contacte une autre espèce, provoque chez cette dernière une réaction comportementale ou physiologique défavorable à l'émetteur.

Koinobionte : parasitoïde qui ne tue ni ne paralyse son hôte après l'oviposition, permettant ainsi son développement ultérieur, par opposition aux parasitoïdes idiobiontes.

Lutte intégrée : terme désignant l'utilisation coordonnée de techniques de lutte contre un ravageur, d'un point de vue préventif et/ou curatif.

Lutte raisonnée : Emploi rationnel de produits agro-pharmaceutiques. Constitue un des éléments importants de la lutte intégrée.

Méconium : substance liquide excrétée par les insectes holométaboles à l'émergence de l'adulte.

Mésoscutum : tergite du mésothorax.

Mésosoma : chez les hyménoptères apocrites, thorax apparent constitué du thorax et du premier segment abdominal fusionné (propodéum).

Métapopulation : ensemble de populations pouvant se connecter de façon transitoire entre elles pour permettre des événements de migration et se caractérisant également par des phénomènes d'extinctions et de (re)colonisation.

Métasoma : chez les hyménoptères apocrites, abdomen apparent constitué de l'abdomen à l'exclusion du premier segment (propodéum) fusionné avec les thorax.

Monophylétique : en taxonomie classique, groupement de tous les organismes dérivant d'un même ancêtre commun.

Multiparasitisme : parasitisme d'un insecte par deux espèces ou plus de parasitoïdes.

Multivoltine : espèce ayant plusieurs générations par an.

Niche écologique : ensemble des conditions climatiques, facteurs édaphiques et ressources alimentaires nécessaires à l'existence et la reproduction d'une population.

Notauli : chez les hyménoptères, impressions cuticulaires du mésoscutum, convergeant postérieurement et divisant le mésoscutum en zones médiane et latérales.

Oligophage : qui se nourrit sur un groupe restreint d'organismes ; chez les phytophages, qui se nourrit sur les plantes d'une seule famille.

OILB : Organisation Internationale de Lutte Biologique et Intégrée contre les Animaux et les Plantes Nuisibles (IOBC en anglais).

Oophage : organisme se nourrissant d'œufs ; par extension, parasitoïde effectuant l'intégralité de son cycle de développement pré-imaginal à l'intérieur de l'œuf hôte.

Optimal foraging : théorie prédisant que les prédateurs et parasitoïdes vont chercher la proie ou l'hôte procurant la biomasse la plus importante pour un investissement optimal de leur temps, maximisant ainsi leur croissance et/ou leur reproduction.

Ovosorption : réassimilation par la femelle des œufs mûrs avant la ponte afin de réallouer à la physiologie générale les nutriments qu'ils contiennent.

Patch d'hôtes : agrégation d'hôtes sur une surface réduite, ce qui sous-tend leur distribution non homogène dans l'espace.

Phytophage : organisme se nourrissant de tissus végétaux.

Piqûre nutritionnelle : chez les parasitoïdes, phénomène dans lequel un adulte se nourrit du corps ou des fluides d'un hôte potentiel (host feeding en Anglais).

Placoïde : sensille formée d'une membrane extérieure en forme de plaque recouvrant un large pore dont la surface extérieure est continue avec le tégument.

Plasticité éthologique : faculté d'adaptation d'un individu à la diversité de son milieu par modification relativement durable de son comportement.

Polyphage : qui se nourrit sur une vaste gamme d'organismes ; chez les phytophages, qui se nourrit sur les plantes de plus d'une famille.

Polytrophique : ovariole contenant des ovocytes accompagnés de trophocytes et enveloppés par des cellules folliculaires, par opposition aux ovarioles télotrophiques.

Prépupe : stade généralement quiescent, occasionnellement actif mais ne se nourrissant pas, précédant le stade pupal.

Proovigénique : hyménoptère parasitoïde dont les femelles disposent à l'émergence de l'intégralité de leur stock d'ovocytes mûrs.

Prosynovigénique : hyménoptère parasitoïde dont les femelles disposent à l'émergence d'un stock réduit d'ovocytes mûrs et en produisent tout au long de leur vie.

Pupaison : chez les insectes holométaboles, formation de la puppe.

Puparium : tégument épaissi et durci du dernier stade larvaire des diptères cyclorhaphes, à l'intérieur duquel se forme la puppe.

Pupe : stade immobile et ne s'alimentant pas entre les stades larvaire et adulte des insectes holométaboles.

Réfectance : proportion de la lumière incidente réfléchiée par une surface.

Renforcement : augmentation de la force d'une réaction par la présentation réitérée du stimulus adéquat.

Sensille : récepteur sensoriel présent sur les appendices ou autres parties du corps d'un insecte.

Séreuse : membrane externe enveloppant l'embryon et l'amnios à l'intérieur de l'oeuf.

Solitaire : parasitoïde ayant des besoins nutritionnels limitant à un seul le nombre d'individus pouvant se développer dans un hôte, par opposition aux parasitoïdes grégaires.

Superparasitisme : 1. Situation où une femelle parasitoïde pond plus d'œufs sur ou dans un hôte que le nombre pouvant se développer avec succès. 2. Oviposition d'une femelle parasitoïde sur ou dans un hôte préalablement parasité par une femelle de la même espèce.

Sympatrique : espèces ou variétés qui habitent la même aire ou des aires se recouvrant, et y constituent des peuplements mixtes, par opposition aux espèces ou variétés allopatriques.

Symphyte : hyménoptères dont l'abdomen est placé en prolongement du thorax, sans striction nette, par opposition aux hyménoptères apocrites.

Synapomorphiques : en taxonomie cladistique, caractère dérivé partagé par deux taxa ou plus, formant un groupement taxonomique de niveau supérieur.

Synomone : composé chimique émis par une espèce et qui, lorsqu'elle contacte une autre espèce, provoque chez cette dernière une réaction comportementale ou physiologique favorable à l'émetteur et au récepteur ; désigne souvent un composé secondaire émis par une plante pour attirer les ennemis naturels d'organismes phytophages.

Synovigénique : hyménoptère parasitoïde dont les femelles produisent périodiquement des œufs tout au long de leur vie.

Système tritrophique : système écologique constitué des trois niveaux trophiques que sont les végétaux, les phytophages et les carnivores. À ce système peut éventuellement se rattacher un quatrième niveau, constitué des superprédateurs et hyperparasitoïdes.

Teinte : Nuance d'une couleur, définie par la longueur d'onde lumineuse dominant sa composition.

Tératocyte : chez certains hyménoptères parasitoïdes, cellule extra-embryonnaire issue de la séreuse et se développant indépendamment de l'embryon.

Tergite : 1. Sclérite dorsal d'une segmentation du corps d'un insecte. 2. Subdivision sclérifiée d'un de ces sclérites.

Testacé : brunâtre, rouge brique terne.

Trade-off : ajustement adaptatif des valeurs de deux caractères, ou plus, qui ne peuvent être optimisés simultanément.

Trophocyte : type majoritaire de cellule des corps gras d'un insecte.

Tubes de Malpighi : organes d'excrétion et d'osmoregulation, chez les insectes, connectés généralement à la jonction entre les tubes digestifs moyen et postérieur.

Univoltine : espèce ayant une seule génération par an.

REFERENCES CITEES

- Ables, J. R., S. B. Vinson and J. S. Ellis, 1981.** Host discrimination by *Chelonus insularis* [Hym.: Braconidae], *Telenomus heliothidis* [Hym.: Scelionidae], and *Trichogramma pretiosum* [Hym.: Trichogrammatidae]. *Entomophaga* 26: 149-156.
- Abrol, D. P., 1987.** Analysis of environmental factors affecting foraging behaviour of *Megachile bicolor* F on *Crotalaria juncea* L. *Bangladesh Journal of Agricultural Research* 12: 5-14.
- Adams, R. P., 2001.** Identification of essential oil components by gas chromatography/quadrupole mass spectroscopy. Allured Publishing Corporation, Carol Stream, Illinois, USA.
- Agee, H. R., E. Boller, U. Remund, J. C. Davis and D. L. Chambers, 1982.** Spectral sensitivities and visual attractant studies on the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), the olive fly, *Dacus oleae* (Gmelin), and the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* (L.): color trap reflectance, compound eye electrophysiology. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 93: 403-412.
- Agreste, 2005.** Mémento statistique agricole. La Réunion (résultats 2004). Direction de l'Agriculture et de la Forêt de la Réunion.
- AIEA, 2006.** Website. <http://www.iaea.org>.
- Altuzar, A., P. Montoya and J. Rojas, 2004.** Response of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) to fruit volatiles in a wind tunnel. *Florida Entomologist* 87: 616-618.
- Asquith, A. and E. Miramontes, 2001.** Alien parasitoids in native forests: the Ichneumonoid wasp community in a Hawaiian rainforest. In J. A. Lockwood, F. G. Howarth and M. Purcell [eds.], *Balancing nature: assessing the impact of importing non-native biological control agents (an international perspective)*, Florence, Italy, 31 août 1996, pp. 54-69. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Averill, A. L. and R. J. Prokopy, 1989.** Host-marking pheromones. In A. S. Robinson and G. Hooper [eds.], *Fruit Flies. Their Biology, Natural Enemies and Control*, pp. 207-219. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Baeder, J. M. and B. H. King, 2004.** Associative learning of color by males of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Insect Behavior* 17: 201-213.
- Baranowski, R. M., H. Glenn and J. M. Sivinski, 1993.** Biological control of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 76: 245-251.
- Barbosa, P. and E. A. J. Frongillo, 1977.** Influence of light intensity and temperature on the locomotory and flight activity of *Brachymeria intermedia* (Hym.: Chalcididae), a pupal parasitoid of the gypsy moth. *Entomophaga* 22: 405-411.
- Barbosa, P. and J. A. Saunders, 1985.** Plant allelochemicals: linkages between herbivores and their natural enemies. In G. A. Cooper-Driver, T. Swain and E. E. Conn [eds.], *Chemically mediated interactions between plants and other organisms*, pp. 107-137. Plenum, New York, USA.
- Baur, R., V. Kostal and E. Städler, 1996.** Root damage by conspecific larvae induces host preference for oviposition in cabbage root flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 224-227.
- Bautista, R. C. and E. J. Harris, 1996.** Effect of fruit substrates on parasitization of tephritid flies (Diptera) by the parasitoid *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 25: 470-475.
- Bautista, R. C. and E. J. Harris, 1997.** Effects of multiparasitism on the parasitization behavior and progeny development of Oriental fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology* 90: 757-764.
- Bautista, R. C., E. J. Harris and P. O. Lawrence, 1998.** Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: dues to insectary propagation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89: 79-85.
- Bautista, R. C., N. Mochizuki, J. P. Spencer, E. J. Harris and D. M. Ichimura, 1999.** Mass-rearing of the tephritid fruit fly parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 15: 137-144.

- Bautista, R. C., E. J. Harris and R. I. Vargas, 2001.** The fruit fly parasitoid *Fopius arisanus*: reproductive attributes of pre-released females and the use of added sugar as a potential food supplement in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 101: 247-255.
- Bautista, R. C., E. J. Harris, R. I. Vargas and E. B. Jang, 2004.** Parasitization of melon fly (Diptera: Tephritidae) by *Fopius arisanus* and *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae) and the effect of fruit substrates on host preference by parasitoids. *Biological Control* 30: 156-164.
- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend, 1996.** Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Bellows, T. S., 1999.** Whither hence, Prometheus? The future of biological control. In T. S. Bellows and T. W. Fisher [eds.], *Handbook of biological control*, pp. 1011-1015. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Bernays, E. A. and R. F. Chapman, 1994.** Host plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York, USA.
- Bess, H. A., R. Van den Bosch and F. H. Haramoto, 1961.** Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 15: 201-206.
- Bin, F., S. B. Vinson, M. R. Strand, S. Colazza and W. A. Jones Jr, 1993.** Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalus*, a parasitoid of *Nezara viridula*. *Physiological Entomology* 18: 7-15.
- Blumberg, D., 1982.** Further studies of the encapsulation of *Metaphycus swirskii* by soft scales. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 31: 245-248.
- Boettner, G. H., J. S. Elkinton and C. J. Boettner, 2000.** Effects of a biological control introduction on three nontarget native species of Saturniid moths. *Conservation Biology* 14: 1798-1806.
- Bokonon-Ganta, A. H., M. M. Ramadan, X. G. Wang and R. H. Messing, 2005.** Biological performance and potential of *Fopius cerativorus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies newly imported to Hawaii. *Biological Control* 33: 238-247.
- Boldt, P. E., 1974.** Temperature, humidity, and host: effect on rate of search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auctt. (not Riley, 1871). *Annals of the Entomological Society of America* 67: 706-708.
- Borges, M., M. L. M. Costa, E. R. Sujii, M. D. G. Cavalcanti and G. F. Redigolo, 1999.** Semiochemicals and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Eustichus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). *Physiological Entomology* 24: 227-233.
- Brévaut, T., 1999.** Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate *Neoceratitis cyaneocens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier, 139 pp.
- Bunge-Vivier, V., 1993.** Impact économique des mouches des fruits à La Réunion et perspectives de la lutte raisonnée. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ENSA/CNEARC.
- Burel, F. and J. Baudry, 1999.** Ecologie du paysage. Tec & Doc, Paris, France.
- Burrill, R. M. and A. Dietz, 1981.** The response of honey bees to variations in solar radiation and temperature. *Apidologie* 12: 319-328.
- Calvitti, M., M. Antonelli, R. Moretti and R. C. Bautista, 2002.** Oviposition response and development of the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* on *Bactrocera oleae*, a tephritid fruit fly pest on olive in the Mediterranean basin. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 102: 65-73.
- Campan, A., A. Couty, Y. Carton, M. H. Pham-Delegue and L. Kaiser, 2002.** Variability and genetic components of innate fruit odour recognition in a parasitoid of *Drosophila*. *Physiological Entomology* 27: 243-250.
- Canale, A., 2003.** *Psytalia concolor* (Hymenoptera: Braconidae): role of host movement and host substrate in ovipositor probing behaviour. *Bulletin of Insectology* 56: 211-213.
- Capinera, J., 2004.** Encyclopedia of Entomology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

- Carey, J. R., 2000.** Case study: Mediterranean fruit fly. In R. H. Coppock and M. Kreith [eds.], *Exotic pests and diseases: biology, economics, public policy*, pp. 89-114. University of California Agricultural Issues Center, Davis, USA.
- Carmichael, A. E., R. A. Wharton and A. R. Clarke, 2005.** Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of Entomological Research* 95: 545-569.
- Carrasco, M., P. Montoya, L. Cruz-Lopez and J. Rojas, 2005.** Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to mango fruit volatiles. *Environmental Entomology* 34: 576-583.
- Carton, Y. and A. Nappi, 1997.** *Drosophila* cellular immunity against parasitoids. *Parasitology Today* 13: 218-227.
- Carton, Y., A. Nappi and M. Poirie, 2005.** Genetics of anti-parasite resistance in invertebrates. *Developmental and Comparative Immunology* 29: 9-32.
- Celedonio, H., P. Liedo, M. Aluja, J. Guillen, D. Berrigan and J. Carey, 1988.** Demography of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua*, and *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Florida Entomologist* 71: 111-120.
- Charalambidis, N. D., S. N. Bournazos, M. Lambropoulou and V. J. Marmaras, 1994.** Defense and melanization depend on the eumelanin pathway, occur independently and are controlled differentially in developing *Ceratitis capitata*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 24: 655-662.
- Chinajariyawong, A., A. R. Clarke, A. R. Jirasurat, S. Kritsaneepiboon, H. A. Lahey, S. Vijaysegaran and G. H. Walter, 2000.** Survey of opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *The Raffles Bulletin of Zoology* 48: 71-101.
- Chiri, A. A. and E. F. Legner, 1982.** Host-searching kairomones alter behavior of *Chelonus* sp. nr. *curvimaculatus*, a hymenopterous parasite of the pink bollworm, *Pectinomorpha gossypiella* (Saunders). *Environmental Entomology* 11: 452-455.
- Chittka, L., A. Shmida, N. Troje and R. Menzel, 1993.** Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision Research* 11: 1489-1508.
- Cloutier, C. and C. Cloutier, 1992.** Les solutions biologiques de lutte pour la répression des insectes et acariens ravageurs des cultures. In C. Vincent and D. Coderre [eds.], *La lutte biologique*, pp. 19-88. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec, Canada.
- Coderre, D. and C. Vincent, 1992.** La lutte biologique : toile de fond de la situation. In C. Vincent and D. Coderre [eds.], *La lutte biologique*, pp. 3-16. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec, Canada.
- Colazza, S., G. Salerno and E. Wajnberg, 1999.** Volatile and contact chemicals released by *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) have a kairomonal effect on the egg parasitoid *Trissolcus basalidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Biological Control* 16: 310-317.
- Conti, E., G. Salerno, F. Bin, H. J. Williams and S. B. Vinson, 2003.** Chemical cues from *Murgantia histrionica* eliciting host location and recognition in the egg parasitoid *Trissolcus brochymenae*. *Journal of Chemical Ecology* 29: 115-130.
- Corbet, S. A., 1985.** Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecological Entomology* 10: 143-153.
- Cornelius, M. L., J. J. Duan and R. H. Messing, 1999.** Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) to fruit-mimicking traps. *Journal of Economic Entomology* 92: 121-129.
- Cortesero, A. M. and J. P. Monge, 1994.** Influence of pre-emerging experience on response to host and host plant odours in the larval parasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 72: 281-288.
- Couty, A., L. Kaiser, D. Huet and M. A. Pham-Delegue, 1999.** The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on *Leptopilina boulardi*, a larval parasitoid of frugivorous *Drosophila* spp. *Physiological Entomology* 24: 76-82.

- Cytrynowicz, M., J. S. Morgante and H. M. L. De Souza, 1982.** Visual response of South American fruit flies, *Anastrepha fraterculus*, and Mediterranean fruit flies, *Ceratit's capitata*, to colored rectangles and spheres. *Environmental Entomology* 11: 1202-1210.
- Dahanukar, A., E. A. Hallem and J. R. Carlson, 2005.** Insect chemoreception. *Current Opinion in Neurobiology* 15: 423-430.
- Dajoz, R., 1975.** Précis d'écologie. Bordas, Paris, France.
- De Moraes, C. M., W. J. Lewis, P. W. Paré, H. T. Alborn and J. H. Tumlinson, 1998.** Herbivore-infested plants selectively attract parasitoid. *Nature* 393: 570-573.
- De Moraes, C. M. and M. C. Mescher, 1999.** Interactions in entomology: plant-parasitoid interaction in tritrophic systems. *Journal of Entomological Sciences* 34: 31-39.
- Debolt, J. W., 1991.** Behavioral avoidance of encapsulation by *Leiothron uniformis* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae): relationship between host age, encapsulating ability, and host acceptance. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 444-446.
- Dethier, V. G., L. Barton Browne and C. N. Smith, 1960.** The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. *Journal of Economic Entomology* 53: 134-136.
- Dinan, L., P. Whiting, J. P. Girault, R. Lafont, T. S. Dhadialla, D. E. Cress, B. Mugat, C. Antoniewski and J. A. Lepesant, 1997.** Cucurbitacins are insect steroid hormone antagonists acting at the ecdysteroid receptor. *Biochemical Journal of London* 1997: 3.
- Dindonis, L. L. and J. R. Miller, 1980.** Host finding responses of onion and seedcorn flies to healthy and decomposing onions and several synthetic constituents of onion. *Environmental Entomology* 9: 467-472.
- Doutt, R. L., 1964.** Biological characteristics of entomophagous adults. In P. DeBach [ed.], *Biological control of insect pests and weeds*, pp. 145-167. Reinhold Publishing Company, New York, USA.
- Drew, R. A. I., K. Tsuruta and I. M. White, 2005.** A new species of pest fruit fly (Diptera: Tephritidae: Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology* 13: 149-154.
- Duan, J. J. and R. H. Messing, 2000.** Host specificity tests of *Diachasmimorpha kraussii* (Hymenoptera: Braconidae), a newly introduced opiine fruit fly parasitoid with four nontarget tephritids in Hawaii. *Biological Control* 19: 28-34.
- Duan, J. J., R. H. Messing and R. Dukas, 2000.** Host selection of *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae): comparative response of fruit-infesting and gall-forming tephritid flies. *Environmental Entomology* 29: 838-845.
- Dukas, R. and J. J. Duan, 2000.** Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology* 11: 536-543.
- Duyck, P. F. and S. Quilici, 2002.** Survival and development of different life stages of three *Ceratit's* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research* 92: 461-469.
- Duyck, P. F., P. David and S. Quilici, 2004a.** A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* 29: 511-520.
- Duyck, P. F., J. F. Sterlin and S. Quilici, 2004b.** Survival and development of different life stage of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bulletin of Entomological Research* 94: 89-93.
- Duyck, P. F., 2006a.** Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Reunion. *Journal of Animal Ecology* 75: 518-526.
- Duyck, P. F., 2006b.** Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de La Réunion. Thèse de doctorat, Université de La Réunion, 93 pp.
- Dyer, L. E. and D. A. Landis, 1997.** Diurnal behavior of *Erioborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 26: 1385-1392.

- Eben, A., B. Benrey, J. M. Sivinski and M. Aluja, 2000.** Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 29: 87-94.
- Ehler, L. E., 2000.** Critical issues related to nontarget effects in classical biological control of insects. In J. A. Follett and J. J. Duan [eds.], *Nontarget effects of biological control*, pp. 3-14. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Etienne, J., 1973a.** Elevage permanent de *Pardalaspis cyanescens* (Dipt. Trypetidae) sur hôte végétal de remplacement. *Annales de la Societe entomologique de France* 9: 853-860.
- Etienne, J., 1973b.** Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitis rosa* (Diptera : Trypetidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16: 380-388.
- Etienne, J., S. Quilici, D. Marival and A. Franck, 2001.** Biological control of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) in Guadeloupe by imported *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae). *Fruits* 56: 307-315.
- Falco, J. V., M. Perez, S. Santiago, A. Hermoso de Mendoza and F. Beitia, 2003.** Rearing methods of two braconid parasitoids used in the biological control of *Ceratitis capitata*. *IOBC/WPRS Bulletin* 26: 99-102.
- Feddersen, I., K. Sander and O. Schmidt, 1986.** Virus-like partides with host protein-like antigenic determinants protect an insect parasitoid from encapsulation. *Experientia* 42: 1278-1281.
- Ferguson, J. E. and R. L. Metcalf, 1985.** Cucurbitacins: plant-derived defense compounds for diabroticites (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Chemical Ecology* 11: 311-318.
- Fischer, M., 1967.** Redeskriptionen von eigenen Opiinen (Hymenoptera, Braconidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Oesterreichischer Entomologen* 19: 59-69.
- Fischer, S., J. Samietz, F. L. Wäckers and S. Dorn, 2003a.** Perception of chromatic cues during host location by the pupal parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 33: 81-87.
- Fischer, S., J. Samietz, F. L. Wäckers and S. Dorn, 2003b.** Perception of achromatic cues during host location of a pupal parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 106: 63-66.
- Fitt, G. P., 1984.** Oviposition behaviour of two tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *Dacus jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in the host fruit. *Oecologia* 62: 37-46.
- Floate, K. D., J. Bérubé, G. Boiteau, L. M. Dossall, K. Van Frankenhuyzen, D. R. Gillepsie, J. Moyer, H. G. Philip and S. Shamoun, 2002.** Pesticides and biological control. In P. G. Mason and J. T. Huber [eds.], *Biological control programmes in Canada, 1981-2000*, pp. 4-14. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Fournier, F., D. Pelletier, C. Vigneault, B. Goyette and G. Boivin, 2005.** Effect of barometric pressure on flight initiation by *Trichogramma pretiosum* and *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology* 34: 1534-1540.
- Fowler, S. V., 2005.** The successful control of *Orthezia insignis* on St. Helena island saves natural populations of endemic gumwood trees, *Commidendrum robustum*. In M. S. Hoddle [ed.], *Second international symposium on the biological control of arthropods*, Davos, Switzerland, 12-16 septembre 2005, pp. 52-63. USDA Forest Service, Morgantown, USA.
- Fruitrop, Juillet/Août 2006**, n°136.
- Fruitrop, Septembre 2006**, n°137.
- Fukushima, J., Y. Kuwahara and T. Suzuki, 1989.** Isolation and identification of a kairomone responsible for the stinging behavior of *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) from frass of the almond moth *Cadra cautella* Walker. *Agricultural and Biological Chemistry* 53: 3057-3059.
- Fullaway, D. T., 1951.** Review of the Indo-Australasian parasites of the fruit flies (Tephritidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 14: 243-250.
- Geervliet, J. B. F., S. Ariëns, M. Dycke and L. E. M. Vet, 1998a.** Long-distance assesment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera : Braconidae). *Biological Control* 11: 113-121.

- Geervliet, J. B. F., A. I. Vreugdenhil, M. Dicke and L. E. M. Vet, 1998b.** Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 86: 241-252.
- Giordanengo, P. and J. P. Nénon, 1990.** Melanization and encapsulation of eggs and larvae of *Epidinocarsis lopezi* by its host *Phenacoccus manihoti*; effects of superparasitism and egg laying patterns. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 56: 155-163.
- Giurfa, M. and M. Lehrer, 2001.** Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In L. Chittka and J. D. Thomson [eds.], *Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution*, pp. 61-82. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Godfray, H. C. J. and J. K. Waage, 1988.** Learning in parasitic wasps. *Nature* 331: 211.
- Godfray, H. C. J., 1994.** Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Chichester.
- Gordh, G. and D. H. Headrick, 2001.** A dictionary of entomology. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Goulet, H. and J. T. Huber, 1993.** Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Agriculture Canada, Ottawa, Canada.
- Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers and G. M. Boush, 1977.** Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *Journal of Chemical Ecology* 3: 189-195.
- Greathead, D. J. and A. H. Greathead, 1992.** Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News and Informations* 13: 61N-68N.
- Green, W., 2005.** Econométrie. Pearson éducation, Paris, France.
- Guertin, D. S., P. J. Ode, M. R. Strand and M. F. Antolin, 1996.** Host-searching and mating in an outbreeding parasitoid wasp. *Ecological Entomology* 21: 27-33.
- Gurr, G. M., N. D. Barlow, J. Memmott, S. D. Wratten and D. J. Greathead, 2000.** A history of methodological, theoretical and empirical approaches to biological control. In G. M. Gurr and S. D. Wratten [eds.], *Biological control: measures of success*, pp. 3-38. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Haramoto, F. H., 1953.** The biology of *Opus oophilus* Fullaway (Braconidae - Hymenoptera). Master Thesis, University of Hawaii, 66 pp.
- Haramoto, F. H. and H. A. Bess, 1970.** Recent studies on the abundance of the Oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 20: 551-566.
- Harris, E. J. and R. Y. Okamoto, 1983.** Description and evaluation of a simple method for the collection of the parasite *Biosteres oophilus* (Hym.: Braconidae). *Entomophaga* 28: 241-243.
- Harris, E. J. and R. Y. Okamoto, 1991.** A method for rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology* 84: 417-422.
- Harris, E. J. and R. C. Bautista, 1994.** Fruit trap: a detection and collection tool for opiine parasitoids (Hym.: Braconidae) of the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Dipt.: Tephritidae). *Entomophaga* 39: 341-349.
- Harris, E. J. and R. C. Bautista, 1996.** Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 79: 187-194.
- Harris, E. J., R. C. Bautista and J. P. Spencer, 2000.** Utilisation of the egg-larval parasitoid, *Fopius (Biosteres) arisanus*, for augmentative biological control of fruit flies. In K. H. Tan [ed.], *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, Penang, Malaysia, 1-5 June 1998, pp. 725-732. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia.
- Harris, E. J. and R. C. Bautista, 2001.** Implications of host mortality on the economics of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) mass rearing. *BioControl* 46: 275-287.
- Heard, T. A. and J. K. Hendrikz, 1993.** Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Australian Journal of Zoology* 41: 343-353.

- Heimpel, G. E. and J. A. Rosenheim, 1996.** Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology* 77: 2410-2420.
- Heimpel, G. E. and J. A. Rosenheim, 1998.** Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* 11: 160-168.
- Hendrichs, J., A. S. Robinson, J. P. Cayol and W. Enkerlin, 2002.** Medfly areawide sterile insect techniques programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. *Florida Entomologist* 85: 1-13.
- Hérard, F., M. A. Keller, W. J. Lewis and J. H. Tumlinson, 1988.** Beneficial arthropod behavior mediated by airborne chemicals. IV : Influence of host diet on host-oriented flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1597-1606.
- Hofstetter, R. W. and K. F. Raffa, 1998.** Endogenous and exogenous factors affecting parasitism of gypsy moth egg masses by *Ooencyrtus kuwanae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 88: 123-135.
- Horner, J. D., T. P. Craig and J. K. Itami, 1999.** The influence of oviposition phenology on survival in host races of *Eurosta solidaginis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 121-129.
- Howarth, F. G., 1983.** Classical biological control: panacea or Pandora's box ? *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 24: 239-244.
- Howarth, F. G., 2000.** Non-target effects of biological control agents. In G. M. Gurr and S. D. Wratten [eds.], *Biological control: measures of success*, pp. 369-403. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Huffaker, C. B., R. L. Rabb and J. A. Logan, 1976.** Some aspects of population dynamics relative to augmentation of natural enemy action. In N. M. Ridgway and S. B. Vinson [eds.], *Biological control by augmentation of natural enemies (Insect and mite control with parasites and predators)*, pp. 3-38. Plenum, New York, USA.
- Hurtrel, B., 2000.** Biologie du développement et écologie comportementale de deux parasitoïdes de mouches des fruits à La Réunion. Thèse de doctorat, Université de Rennes1, 157 pp.
- Ibrahim, A. G., I. P. Palacio and I. Rohani, 1992.** The life cycle of *Biosteres arisanus*, with reference to adult reproductive capacity on eggs of Oriental fruit-fly. *Malaysia Applied Biology* 21: 63-69.
- Idris, A. B. and E. Grafius, 1998.** Diurnal flight activity of *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae), in the field. *Environmental Entomology* 27: 406-414.
- Iwama, S., 1977.** A influência de fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). *Boletim de Zoologia, Universidade de Sao Paulo* 2: 189-201.
- Jang, E. B., 1997.** Development of attractant for female fruit flies in Hawaii. In A. J. Allwood and R. A. I. Drew [eds.], *Management of Fruit Flies in the Pacific*, Nadi, Fiji, 28-31 october 1996, pp. 115-116. ACIAR, Canberra, Australia.
- Jefferis, G. S. X. E. and T. Hummel, 2006.** Wiring specificity in the olfactory system. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 17: 50-65.
- Kainoh, Y. and S. Tatsuki, 1988.** Host egg kairomones essential for egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). I. Internal and external kairomones. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1475-1484.
- Kainoh, Y., S. Tatsuki, H. Sugie and Y. Tamaki, 1989.** Host egg kairomones essential for egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). II. Identification of internal kairomone. *Journal of Chemical Ecology* 15: 1219-1229.
- Kainoh, Y. and J. J. Brown, 1994.** Amino acids as oviposition stimulants for the egg-larval parasitoid, *Chelonus* sp. near *curvimaclatus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 4: 22-25.
- Kaiser, L. and R. Cardé, 1991.** Plasticity in in-flight orientation to plant and host odours in the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. *Redia* 74: 265-271.
- Kapyla, M., 1974.** Diurnal activity in a mixed population of Aculeata (Hym.). *Annales Entomologici Fennici* 40: 61-69.

- Katsoyannos, B. I., 1989.** Response to size, shape and color. In A. S. Robinson and A. S. Hooper [eds.], *Fruit flies: their biology, natural enemies and control*, pp. 307-324. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Kaya, H. K. and J. F. Anderson, 1974.** Flight and ovipositional activity of the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. *Environmental Entomology* 3: 1028-1029.
- Kester, K. M. and P. Barbosa, 1991.** Behavioral and ecological constraints imposed by plants on insect parasitoids: implications for biological control. *Biological Control* 1: 94-106.
- Kester, K. M. and P. Barbosa, 1994.** Behavioral responses to host food plants of two populations of the insect parasitoid *Cotesia congregata* (Say). *Oecologia* 99: 151-157.
- Kimani-Njogu, S. W. and R. A. Wharton, 2002.** Two new species of Opiinae (Hymenoptera: Braconidae) attacking fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in western Kenya. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 79-90.
- Kitano, H., 1982.** Effect of the venom of the gregarious parasitoid *Apanteles glomeratus* and its host *Pieris rapae crucivora*. *Journal of Insect Physiology* 40: 61-67.
- Kondjoyan, N. and J. L. Berdagué, 1996.** A compilation of relative retention indices for the analysis of aromatic compounds. Laboratoire Flaveur, Clermont-Ferrand, France.
- Krainacker, D. A., J. R. Carey and R. I. Vargas, 1987.** Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*. *Oecologia* 73: 583-590.
- Krebs, J. R. and D. H. Davies, 1997.** Behavioural ecology. An evolutionary approach. Blackwell publishing, Victoria, Australia.
- Laing, J. E., 1937.** Host finding by insect parasites. I. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitipennis* and *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology* 6: 298-317.
- Larios, G. B., J. M. Sivinski, T. C. Holler and M. Aluja, 2002.** The effects of chilling on the fecundity and life span of mass reared-parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Biocontrol Science and Technology* 12: 205-215.
- Latinanews, 2006.** Website. <http://negocios.latinanews.com>.
- 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 dependence on host (*Anastrepha suspensa*) physiology. *Experimental Parasitology* 53: 396-405.
- Lawrence, P. O., 1990.** The biochemical and physiological effects of insect hosts and the development and ecology of their parasitoids: an overview. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 13: 217-228.
- Lawrence, P. O. and D. Akin, 1990.** Virus-like particles from the poison glands of the parasitic wasp *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera : Braconidae). *Canadian Journal of Zoology* 68: 539-546.
- Lawrence, P. O., E. J. Harris and R. C. Bautista, 2000.** Development and reproductive biology of the egg-pupal parasite *Fopius arisanus* in *Anastrepha suspensa*, a new tephritid host. In K. H. Tan [ed.], *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, Penang, Malaysia, 1-5 June 1998, pp. 739-748. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia.
- Lawrence, P. O., 2005.** Morphogenesis and cytopathic effects of the *Diachasmimorpha longicaudata* entomopoxvirus in host haemocytes. *Journal of Insect Physiology* 51: 221-233.
- Lawrence, P. O. and L. F. Matos, 2005.** Transmission of the *Diachasmimorpha longicaudata* rhabdovirus (D1RhV) to wasp offspring: an ultrastructural analysis. *Journal of Insect Physiology* 51: 235-241.
- Leal, W. S., H. Higuchi, N. Mizutani, H. Nakamuri, T. Kadosawa and M. Ono, 1995.** Multifunctional communication in *Riptortus davatus* (Heteroptera: Alydidae): conspecific nymphs and egg parasitoid *Ooencyrtus nezarae* use the same adult attractant pheromone as chemical cue. *Journal of Chemical Ecology* 21: 973-985.

- Legner, E. F., 2006.** History of biological pest control. *Website*. <http://www.faculty.ucr.edu>.
- Lewis, J., D. A. Nordlund, R. C. Gueldner, P. E. A. Teal and J. H. Tumlinson, 1982.** Kairomones and their use for management of entomophagous insect. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. *Journal of Chemical Ecology* 8: 1323-1331.
- Lewis, J. and K. Takasu, 1990.** Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Nature* 348: 635-636.
- Lewis, W. J. and W. R. Martin Jr, 1990.** Semiochemicals for use with parasitoids: status and future. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3067-3089.
- Lewis, W. J., J. O. Stapel, A. M. Cortesero and K. Takasu, 1998.** Understanding how parasitoids balance food and host needs: importance to biological control. *Biological Control* 11: 175-183.
- Leyva, J. L., H. W. Browning and F. E. Gilstrap, 1991.** Effect of host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 20: 1469-1474.
- Lima, I. S., P. E. Howse and R. R. Do Nascimento, 2001.** Volatile substances from male *Anastrepha fraterculus* Wied. (Diptera: Tephritidae): identification and behavioural activity. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 12: 196-201.
- Liquido, N. J., 1991.** Effect of ripeness and location of papaya fruits on the parasitization rates of Oriental fruit fly and melon fly (Diptera: Tephritidae) by braconid (Hymenoptera) parasitoids. *Environmental Entomology* 20: 1732-1736.
- Lopez, M., J. M. Sivinski, P. Rendon, T. C. Holler, K. Bloem, R. Copeland, M. Trostle and M. Aluja, 2003.** Colonization of *Fopius ceratitivorus*, a newly discovered African egg-pupal parasitoid (Hymenoptera: Braconidae) of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 86: 53-60.
- Lounsbury, C. P., 1940.** The pioneer period of economic entomology in South Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 3: 9-29.
- Lux, S. A., R. S. Copeland, I. M. White, A. Manrakhan and M. K. Billah, 2003.** A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application* 23: 355-361.
- Malvolti, A., 1998.** Enquête écologique sur les parasitoïdes des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. *CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ISTOM*.
- Marmaras, V. J., N. D. Charalambidis and M. Lambropoulou, 1994.** Cellular defense mechanisms in *C. capitata*: recognition and entrapment of *E. coli* by hemocytes. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 26: 1-14.
- McCall, P. J., T. C. J. Turlings, W. Joe Lewis and J. H. Tumlinson, 1993.** Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microliptis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior* 6: 625-639.
- McCullagh, P. and J. A. Nelder, 1989.** Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London, UK.
- Meiners, T., A. Köpf, C. Stein and M. Hilker, 1997.** Chemical signals mediating interactions between *Galeruca tanacetii* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) and its egg parasitoid *Oomyzus galeruivorus* (Hedqvist) (Hymenoptera, Eulophidae). *Journal of Insect Behavior* 10: 523-539.
- Menzel, R. and A. Schmida, 1993.** The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli fauna as a study case. *Biological Review* 68: 81-120.
- Messing, R. H. and E. B. Jang, 1992.** Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera : Braconidae) to host fruit stimuli. *Environmental Entomology* 21: 1189-1195.
- Messing, R. H. and T. T. Y. Wong, 1992.** An effective trapping method for field studies of opiine braconid parasitoids of tephritid fruit flies. *Entomophaga* 37: 391-396.

- Messing, R. H., L. M. Klungness, E. B. Jang and K. A. Nishijama, 1996.** Response of the melon fly parasitoid *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera : Braconidae) to host habitat stimuli. *Journal of Insect Behavior* 9: 933-945.
- Messing, R. H., L. M. Klungness and E. B. Jang, 1997.** Effect of wind on movement of *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of tephritid fruit flies, in a laboratory flight tunnel. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82: 147-152.
- Messing, R. H. and M. Purcell, 2001.** Regulatory constraints to the practice of biological control in Hawaii. In J. A. Lockwood, F. G. Howarth and M. Purcell [eds.], *Balancing nature: assessing the impact of importing non-native biological control agents (an international perspective)*, Florence, Italy, 31 août 1996, pp. 3-14. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Météo-France, 2006.** Website. <http://www.meteo-france.fr>.
- Michaud, J. P., 1994.** Differences in foraging behaviour between virgin and mated aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Journal of Zoology* 72: 1597-1602.
- Mills, N. J., 1994.** Parasitoid guilds: defining the structure of the parasitoid communities of endopterygote insect hosts. *Environmental Entomology* 23: 1066-1083.
- Mohamed, S. A., W. A. Overholt, R. A. Wharton, S. A. Lux and E. M. Eltoum, 2003.** Host specificity of *Psytalia cosyrae* (Hymenoptera: Braconidae) and the effect of different host species on parasitoid fitness. *Biological Control* 28: 155-163.
- Montoya, P. and P. Liedo, 2000.** Biological control of fruit flies (Diptera: Tephritidae) through parasitoid augmentative releases: current status. In K. H. Tan [ed.], *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, Penang, Malaysia, 1-5 June 1998, pp. 719-723. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia.
- Montoya, P., P. Liedo, B. Benrey, J. F. Barrera and M. Aluja, 2000.** Biological control of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) through augmentative releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 18: 216-224.
- Moretti, R. and M. Calvitti, 2003.** Mortality by parasitization in the association between the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* and *Ceratitis capitata*. *BioControl* 48: 275-291.
- Nakagawa, S., R. J. Prokopy, T. T. Y. Wong, J. R. Ziegler, S. M. Mitchell, T. Urago and E. J. Harris, 1978.** Visual orientation of *Ceratitis capitata* flies to fruit models. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 24: 193-198.
- Navasero, R. C. and G. W. Elzen, 1991.** Sensilla on the antennae, foretarsi and palpi of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93: 737-747.
- Nénon, J. P., O. Guyomard and G. Hemon, 1988.** Encapsulation des oeufs et des larves de l'hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* par son hôte Pseudococcidae *Phenacoccus manihoti* : effet de la température et du superparasitisme. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences* 306: 325-331.
- Nettles Jr, W. C. and R. K. Morrison, 1982.** Synergistic action of potassium chloride and magnesium sulfate on parasitoid wasp oviposition. *Science* 218: 164-166.
- Newell, I. M. and F. H. Haramoto, 1968.** Biotic factors influencing populations of *Dacus dorsalis* in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 20: 81-139.
- Nishida, T. and F. H. Haramoto, 1953.** The immunity of *Dacus cucurbitae* to the attack of the parasites of *Dacus dorsalis*. *Journal of Economic Entomology* 46: 61-64.
- Noldus, L. P., J. Lewis, J. H. Tumlinson and J. C. Van Lanteren, 1986.** Olfactometer and wind tunnel experiments on the role of sex pheromones of noctuid moths in the foraging behaviour of *Trichogramma* spp. *Les colloques de l'INRA* 43: 223-238.
- Noldus, L. P., J. H. M. Buser and L. E. M. Vet, 1988.** Volatile semiochemicals in host-community location of egg parasitoids. In M. Bouletreau and G. Bonnot [eds.], *3rd European Workshop on Insect Parasitoids*, Lyon, France, 7-10 september 1987, pp. 19-20. INRA, Paris, France.
- Nordlund, D. A. and W. J. Lewis, 1976.** Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *Journal of Chemical Ecology* 2: 211-220.

- Nordlund, D. A., W. J. Lewis and M. A. Altieri, 1989.** Influences of plant-produced allelochemicals on the host-prey selection behavior of entomophagous insects. *In* P. Barbosa and D. K. Letoumeau [eds.], *Novel aspects of insect-plant interaction*, pp. 65-89. Wiley-Interscience, New York, USA.
- Norrbom, A. L., 2004.** Fruit fly (Tephritidae) names and bibliography database. *Downloadable software*. <http://www.sel.barc.usda.gov>.
- Noyes, J. S., 2006.** Universal Chalcidoidea Database. *Website*. <http://www.nhm.ac.uk>.
- O.Q.L.F., 2006.** Le grand dictionnaire terminologique. *Website*. <http://www.granddictionnaire.com>.
- Orian, A. J. E. and L. A. Moutia, 1960.** Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucière de l'Île Maurice* 39: 142-150.
- Owens, E. D. and R. J. Prokopy, 1984.** Habitat background characteristics influencing *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Dipt. Tephritidae) fly response to foliar and fruit mimic traps. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 98: 98-103.
- Pace, D. A. and D. T. Manahan, 2006.** Fixed metabolic costs for highly variable rates of protein synthesis in sea urchin embryos and larvae. *Journal of Experimental Biology* 209: 158-170.
- Palacio, I. P., A. G. Ibrahim and R. Ibrahim, 1991.** Interspecific competition among opiine parasitoids of the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *The Philippine Entomologist* 8: 1087-1097.
- Papaj, D. R. and R. J. Prokopy, 1989.** Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 34: 315-350.
- Parra, J. R. P., S. B. Vinson, S. M. Gomes and F. L. Conzoli, 1996.** Flight response of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) in a wind tunnel to volatiles associated with infestations of *Ephesia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae). *Biological Control* 6: 143-150.
- Peitsch, D., A. Fietz, H. Hertel, J. De Souza, D. Fix Ventura and R. Menzel, 1992.** The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology* 170: 23-40.
- Perfecto, I. and L. Vet, 2003.** Effect of a nonhost plant on the location behavior of two parasitoids: the tritrophic system of *Cotesia* spp. (Hymenoptera: Braconidae), *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), and *Brassica oleraceae*. *Environmental Entomology* 32: 163-174.
- Pherobase, 2006.** *Website*. <http://www.pherobase.com>.
- Potting, R. P. J., H. Otten and L. E. M. Vet, 1997.** Absence of odour learning in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Animal Behaviour* 53: 1211-1223.
- Prokopy, R. J., 1968.** Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 28: 337-364.
- Prokopy, R. J., 1972.** Response of apple maggot flies to rectangles of different colors and shades. *Environmental Entomology* 1: 720-725.
- Prokopy, R. J. and G. E. Haniotakis, 1975.** Responses of wild and laboratory-cultured *Dacus oleae* to host plant color. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 73-77.
- Prokopy, R. J. and E. D. Owens, 1978.** Visual generalist with visual specialist phytophagous insects: host selection behaviour and application to management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 24: 409-420.
- Prokopy, R. J. and R. P. Webster, 1978.** Oviposition deterring pheromone of *Rhagoletis pomonella*. A kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *Journal of Chemical Ecology* 4: 481-494.
- Purcell, M., C. G. Jackson, J. P. Long and M. A. Batchelor, 1994.** Influence of guava ripening on parasitism of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and other parasitoids. *Biological Control* 4: 396-403.
- Purcell, M., 1998.** Contributions of biological control to integrated pest management of tephritid fruit flies in the tropics and subtropics. *Integrated Pest Management Review* 3: 63-83.

- Purcell, M., J. C. Herr, R. H. Messing and T. T. Y. Wong, 1998.** Interactions between augmentatively released *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) and a complex of opiine parasitoids in a commercial guava orchard. *Biocontrol Science and Technology* 8: 139-151.
- Quicke, D. L. J., 1997.** Parasitic wasps. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Quilici, S., B. Hurtrel, R. H. Messing, B. Montagneux, D. R. Barber, F. Gourdon, A. Malvolti and A. Simon, 2004.** Successful acclimatization of *Psytalia fletcheri* (Braconidae: Opiinae) for biological control of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae), on Reunion Island. In B. N. Barnes [ed.], *Proceedings of the 6th International Symposium on fruit flies of economic importance*, Stellenbosch, South-Africa, 6-10 May 2002., pp. 457-459. Isteg Scientific Publication, Irene, South Africa.
- Quimio, G. M. and G. H. Walter, 2000.** Swarming, delayed sexual maturation of males, and mating behavior of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* 13: 797-813.
- Quimio, G. M. and G. H. Walter, 2001.** Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology* 125: 135-140.
- Qureshi, Z. A., A. R. Bughio and Q. H. Siddiqui, 1981.** Population suppression of fruit fly, *Dacus zonatus* (Saund.) (Dipt., Tephritidae) by male annihilation technique and its impact on fruit infestation. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 91: 521-524.
- Rabb, R. L. and J. R. Bradley, 1970.** Marking host eggs by *Telenomus sphingis*. *Annals of the Entomological Society of America* 63: 1053-1056.
- Ramadan, M. M., T. T. Y. Wong and J. W. Beardsley, 1992.** Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* 2: 28-34.
- Ramadan, M. M., T. T. Y. Wong and D. O. McInnis, 1994.** Reproductive biology of *Biosteres arisanus* (Sonan), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. *Biological Control* 4: 93-100.
- Raptopoulos, D., G. E. Haniotakis, A. Koutsafikis, D. Kelly and V. Mavraganis, 1995.** Biological activity of chemicals identified from extracts and volatiles of male *Rhagoletis cerasi*. *Environmental Entomology* 34: 576-583.
- Reitz, S. R. and J. T. Trumble, 2002.** Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465.
- Rendon, P., J. M. Sivinski, T. C. Holler, K. Bloem, M. Lopez, A. Martinez and M. Aluja, 2006.** The effects of sterile males and two braconid parasitoids, *Fopius arisanus* (Sonan) and *Diachasmimorpha krausii* (Fullaway) (Hymenoptera), on caged populations of Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) at various sites in Guatemala. *Biological Control* 36: 224-231.
- Rizki, R. M. and T. M. Rizki, 1990.** Encapsulation of parasitoid eggs in phenoloxidase-deficient mutants of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology* 36: 523-529.
- Rizki, T. M., R. M. Rizki and Y. Carton, 1990.** *Leptopilina heterotoma* and *Leptopilina boulardi*: strategies to avoid cellular defence responses of *Drosophila melanogaster*. *Experimental Parasitology* 70: 466-475.
- Rocca, J. R., J. L. Nation, L. Streckowski and M. A. Battiste, 1992.** Comparison of volatiles emitted by male Caribbean and Mexican fruit flies. *Journal of Chemical Ecology* 18: 223-244.
- Rocha, K. L., T. Mangine, E. J. Harris and P. O. Lawrence, 2004.** Immature stages of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 87: 164-168.
- Roessler, Y., 1989.** Insecticidal bait and cover sprays. In A. S. Robinson and G. Hooper [eds.], *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control.*, pp. 329 - 335. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Roitberg, B. D., J. Sircom, C. A. Roitberg, J. J. M. Van Alphen and M. Mangel, 1993.** Life expectancy and reproduction. *Nature* 364: 108.
- Roop, P. M. and I. V. S. Fernando, 1992.** Weed invasions countered by biological control: *Salvinia molesta* and *Eichhornia crassipes* in Sri Lanka. *Aquatic botany* 42: 99-107.

- Roubaud, M., 2005.** Contributions à l'étude de la biologie et du comportement de *Fopius arisanus*, parasitoïde ovo-pupal de Tephritidae. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études Université Paris XII.
- Sales, F. M., 1979.** Responsiveness and threshold for host-seeking stimulation of the female, *Trissolcus basalus* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) by the eggs of the host, *Nezara viridula* (L) (Hemiptera: Pentatomidae). *Ftossanidade* 3: 36-39.
- Salt, G., 1935.** Experimental studies in insect parasitism. III- Host selection. *Proceedings of the Royal Society of London, series A : Mathematical and Physical Sciences* 117: 413-435.
- Schmidt, J. M. and J. J. B. Smith, 1987.** The external sensory morphology of the legs and hairplate system of female *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Proceedings of the Royal entomological Society of London* 232: 323-366.
- Schmidt, J. M., R. Cardé and L. E. M. Vet, 1993.** Host recognition by *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae): preferences and learned responses. *Journal of Insect Behavior* 6: 1-11.
- Schmidt, O., U. Theopold and M. R. Strand, 2001.** Innate immunity and its evasion and suppression by hymenopteran endoparasitoids. *BioEssays* 23: 344-351.
- Schneider, D., 1994.** Insect antennae. *Annual Review of Entomology* 9: 103-122.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy and J. J. A. Van Loon, 1998.** Insect-plant biology: from physiology to evolution. Chapman & Hall, London, UK.
- Sihag, R. C. and D. P. Abrol, 1986.** Correlation and path coefficient analysis of environmental factors influencing flight activity of *Apis florea* F. *Journal of Apicultural Research* 25: 202-208.
- Simon, A., 1998.** Enquête écologique sur les parasitoïdes des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ESITPA.
- Slifer, E. H., 1970.** The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Review of Entomology* 15: 121-142.
- Smilowitz, Z., 1973.** Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* (Viereck) and cabbage looper, *Tricoplusia ni* (Hübner): evidence for endocrine involvement in successful parasitism. *Annals of the Entomological Society of America* 67: 317-320.
- Snowball, B. V., F. Wilson and R. G. Lukins, 1962.** Culture and consignment techniques used for parasites introduced against Queensland fruit fly, *Strumeta tryoni* Frogg. *Australian Journal of Agricultural Research* 13: 233-248.
- Snowball, B. V. and R. G. Lukins, 1964.** Status of introduced parasites of Queensland fruit fly (*Strumeta tryoni*), 1960-1962. *Australian Journal of Agricultural Research* 15: 586-608.
- Snowball, B. V., 1966.** Status of introduced parasites of Queensland fruit fly (*Strumeta tryoni*), 1962-1965. *Australian Journal of Agricultural Research* 17: 719-739.
- Sonan, J., 1932.** Notes on some Braconidae and Ichneumonidae from Formosa, with descriptions of 18 new species. *Transmission of the Natural History Society of Formosa* 22: 66-87.
- Stark, J. D., R. I. Vargas and R. K. Thalman, 1991.** Diversity and abundance of oriental fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) in guava orchards in Kauai, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 84: 1460-1467.
- Steidle, J. L. M. and J. J. A. Van Loon, 2003.** Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108: 133-148.
- Steinberg, S., M. Dicke, L. E. M. Vet and R. Wainigen, 1992.** Response of the Braconid parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 63: 163-175.
- Stephens, D. W. and J. R. Krebs, 1986.** Foraging theory. Princeton university press, Princeton, USA.
- Stephens, D. W., 1993.** Learning and behavioural ecology: incomplete information and environmental predictability. In J. R. Krebs and D. H. Davies [eds.], *Insect Learning. Ecological and Evolutionary Aspects*, pp. 195-218. Chapman & Hall, New York, USA.

- Stolz, D. B., 1993.** The polydnviruses life cycle. In N. E. Beckage, S. N. Thompson and B. A. Federici [eds.], *Parasites and pathogens of Insects. Volume 1 : Parasites*, pp. 167-187. Academic Press, San Diego.
- Stonehouse, J. M., J. D. Mumford and G. Mustafa, 1997.** Economic losses to tephritid fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Pakistan. *Crop Protection* 17: 159-164.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson, 1982.** Source and characterization of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis*, a parasitoid of *Heliothis virescens*. *Physiological Entomology* 7: 83-90.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson, 1983a.** Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environmental Entomology* 12: 1114-1119.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson, 1983b.** Analyses of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). Isolation and host function. *Journal of Chemical Ecology* 9: 423-432.
- Strand, M. R. and T. Noda, 1991.** Alterations in the haemocytes of *Pseudoplusia includens* after parasitism by *Microplitis demolitor*. *Journal of Insect Physiology* 37: 839-850.
- Strand, M. R. and L. L. Pech, 1995.** Immunological basis for compatibility in parasitoid-host relationships. *Annual Review of Entomology* 40: 31-56.
- Streams, F. A., 1971.** Encapsulation of insect parasites in multiparasitized hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 14: 484-490.
- Sugimoto, T., Y. Shimono, Y. Hata, A. Nakai and M. Yahara, 1988.** Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). III. Visual and acoustic cues to a dose range patch-location. *Applied Entomological Zoology* 23: 113-121.
- Taher, M., 1998.** *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. Disease and pest outbreaks. *Arab and Near Est Plant Protection Newsletter* 27: p. 30.
- Takabayashi, J., Y. Sato, M. Horikoshi, R. Yamaoka, S. Yano, N. Ohsaki and M. Dicke, 1998.** Plant effects on parasitoid foraging : differences between two tritrophic systems. *Biological Control* 11: 97-103.
- Thibout, E., J. F. Guillot and J. Auger, 1993.** Microorganisms are involved in the production of kairomones affecting the host seeking behaviour of *Diadromus pulchellus*, a parasitoid of *Acrolepiopsis assectella*. *Physiological Entomology* 18: 176-182.
- Tumlinson, J. H., T. C. J. Turlings and J. Lewis, 1992.** The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agricultural Zoology Reviews* 5: 221-252.
- Turlings, T. C. J., F. D. H. Van Bantenburg and W. T. F. H. Van Strien-Van Liempt, 1985.** Why is there no interspecific host discrimination in the two coexisting larval parasitoids of *Drosophila* species; *Leptopilina heterotoma* (Thomson) and *Asobara tabides* (Nees). *Oecologia* 67: 352-359.
- Turlings, T. C. J., J. W. A. Scheepmaker, L. E. M. Vet, J. H. Tumlinson and W. J. Lewis, 1990a.** How contact foraging experiences affect preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera : Braconidae). *Journal of Chemical Ecology* 16: 1577-1589.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson and W. J. Lewis, 1990b.** Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253.
- Turlings, T. C. J. and J. H. Tumlinson, 1991.** Do parasitoids use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts ? *Florida Entomologist* 74: 42-50.
- Turlings, T. C. J., J. H. Loughrin, P. J. McCall, U. S. R. Röse, J. Lewis and J. H. Tumlinson, 1995.** How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 92: 4169-4174.
- Udayagiri, S. and R. L. Jones, 1992.** Role of plant odor in parasitism of European corn borer by braconid specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanish: isolation and characterization of plant synomones eliciting parasitoid flight response. *Journal of Chemical Ecology* 18: 1841-1855.

- Udayagiri, S. and R. L. Jones, 1993.** Variation in flight response of the specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanich to odours from food plants of its European corn borer host. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69: 183-193.
- Van Achterberg, C. and K. Maetô, 1990.** Two new aberrant species of Braconidae (Hymenoptera) from Japan. *Zoologische Mededelingen Leiden* 64: 59-70.
- Van Alphen, J. J. M. and J. H. Visser, 1990.** Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 35: 59-79.
- Van Baaren, J. and J. P. Nénon, 1996.** Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 81: 61-69.
- Van den Bosch, R. and F. H. Haramoto, 1951.** *Opius oophilus* Fullaway, an egg-larval parasite of the Oriental fruit fly discovered in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 2: 251-255.
- Vargas, R. I., J. D. Stark, R. J. Prokopy and T. A. Green, 1991.** Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *Journal of Economic Entomology* 84: 1503-1507.
- Vargas, R. I., J. D. Stark, G. K. Uchida and M. Purcell, 1993.** Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai Island, Hawaii: islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology* 22: 246-253.
- Vargas, R. I., S. L. Peck, G. T. McQuate, C. G. Jackson, J. D. Stark and J. W. Armstrong, 2001.** Potential for areawide Integrated Pest Management of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray. *Journal of Economic Entomology* 94: 817-825.
- Vargas, R. I., N. W. Miller and R. J. Prokopy, 2002a.** Attraction and feeding responses of Mediterranean fruit fly and a natural enemy to protein baits laced with two novel toxins, phloxin B and spinosad. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 102: 273-282.
- Vargas, R. I., M. M. Ramadan, T. Hussain, N. Mochizuki, R. C. Bautista and J. D. Stark, 2002b.** Comparative demography of six fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 25: 30-40.
- Vas, G. and K. Vekey, 2004.** Solid-phase microextraction: a powerful sample preparation tool prior to mass spectrometric analysis. *Journal of Mass Spectrometry* 39: 233-254.
- Vass, E. and A. Nappi, 2001.** Fruit fly immunity. *BioScience* 51: 529-535.
- Vayssières, J. F., 1999.** Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera-Tephritidae) ravageurs des cucurbitacées à La Réunion. Thèse de doctorat, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, 205 pp.
- Vayssières, J. F., G. Goergen, O. Lokossou, P. Dossa and C. Akponon, 2005.** A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits* 60: 371-377.
- Venables, W. N. and B. D. Ripley, 2002.** Modern applied statistics with S+. Springer, Berlin, Germany.
- Vercambre, B., 1982.** Le point sur la lutte biologique contre les mouches des fruits à La Réunion. *IRAT Réunion, Rapport d'activité*.
- Vet, L. E. M. and A. W. Groenewold, 1990.** Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3119-3135.
- Vet, L. E. M. and M. Dicke, 1992.** Ecology of infochemicals use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172.
- Vet, L. E. M., J. Lewis and R. Cardé, 1995.** Parasitoid foraging and learning. In R. T. Cardé and W. J. Bell [eds.], *Chemical Ecology of Insects* 2, pp. 65-101. Chapman and Hall, New York, USA.
- Vincent, C. and D. Coderre, 1992.** La lutte biologique à la croisée des chemins. In C. Vincent and D. Coderre [eds.], *La lutte biologique*, pp. 645-650. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec, Canada.
- Vinson, S. B., 1976.** Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21: 109-132.

- Vinson, S. B. and G. F. Iwantsch, 1980.** Host regulation by insect parasitoids. *The Quarterly Review of Biology* 55: 143-165.
- Vinson, S. B., 1984.** Parasitoid-host relationships. In W. J. Bell and R. T. Cardé [eds.], *Chemical Ecology of Insects*, pp. 205-233. Chapman and Hall Ltd., New York.
- Vinson, S. B., 1990.** How parasitoids deal with the immune system of their host: an overview. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 13: 3-27.
- Vinson, S. B., 1991.** Chemical signals used by parasitoids. In F. Bin [ed.], *4th European Workshop on Insect Parasitoids*, Perugia, Italy, 3-5 april 1991, pp. 15-42. Redia, Appendice, Italy.
- Vinson, S. B., 1998.** The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvophagous and oophagous species. *Biological Control* 11: 79-96.
- Vögele, J. M., D. Agounke and D. Moore, 1991.** Biological control of the fruit tree mealybug *Rastrococcus invadens* Williams in Togo: a preliminary sociobiological and economic evaluation. *Tropical pest management* 37: 379-382.
- Waage, J., 2000.** Beyond the realm of conventional biological control: harnessing bioresources and developing biologically-based technologies for sustainable pest management. In L. Wai Hong and S. S. Sastroumoto [eds.], *Biological control in the tropics*, Serdang, Malaysia, 18-19 march 1999, pp. 5-17. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Wäckers, F. L. and W. J. Lewis, 1994.** Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). *Biological Control* 4: 105-112.
- Wajnberg, E., P. Bernhard, F. Hamelin and G. Boivin, 2006.** Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 1-10.
- Wang, X. G. and R. H. Messing, 2002.** Newly imported larval parasitoids pose minimal competitive risk to extant egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies in Hawaii. *Bulletin of Entomological Research* 92: 423-429.
- Wang, X. G. and R. H. Messing, 2003a.** Foraging behavior and patch time allocation by *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Journal of Insect Behavior* 16: 593-612.
- Wang, X. G. and R. H. Messing, 2003b.** Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae): do host-associated stimuli promote ovarian development? *Annals of the Entomological Society of America* 96: 571-578.
- Wang, X. G. and R. H. Messing, 2003c.** Intra- and interspecific competition by *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoids of tephritid fruit flies. *Biological Control* 27: 251-259.
- Wang, X. G., R. H. Messing and R. C. Bautista, 2003.** Competitive superiority of early acting species: a case study of opiine fruit fly parasitoids. *Biocontrol Science and Technology* 13: 391-402.
- Wang, X. G., A. H. Bokonon-Ganta, M. M. Ramadan and R. H. Messing, 2004.** Egg-larval opiine parasitoids (Hym., Braconidae) of tephritid fruit fly pests do not attack the flowerhead-feeder *Trupanea dubautia* (Dipt., Tephritidae). *Journal of Applied Entomology* 128: 716-722.
- Waterhouse, D. F., 1993.** Biological control: Pacific prospects - Supplement 2. ACIAR, Canberra, Australia.
- Wehner, R., 1997.** Sensory systems and behaviour. In J. R. Krebs and J. R. Davies [eds.], *Behavioural Ecology, an evolutionary approach*, pp. 19-41. Blackwell publishing, Victoria, Australia.
- Wellington, W. G., 1946.** The effects of variations in atmospheric pressure upon insects. *Canadian Journal of Research, Section D* 24: 51-70.
- Wertheim, B., 2001.** Ecology of *Drosophila* aggregation pheromone: a multitrophic approach. Doctoral thesis, University of Wageningen, 198 pp.
- Wharton, R. A., F. E. Gilstrap, R. H. Rhode, M. Fischel and W. G. Hart, 1981.** Hymenopterous egg-pupal and larval-pupal parasitoids of *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. [Dip.: Tephritidae] in Costa Rica. *Entomophaga* 26: 285-290.

- Wharton, R. A. and F. E. Gilstrap, 1983.** Key to and status of opiine braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus* s.l. (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 76: 721-742.
- Wharton, R. A., 1987.** Changes in nomenclature and classification of some opiine Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89: 61-73.
- Wharton, R. A., 1988.** Classification of the braconid subfamily Opiinae (Hymenoptera). *The Canadian Entomologist* 120: 333-360.
- Wharton, R. A., 1989.** Classical biological control of fruit infesting Tephritidae. In A. S. Robinson and A. S. Hooper [eds.], *Fruit flies: Their Biology, Natural Enemies, and Control*, pp. 303-311. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Wharton, R. A., 1997.** Generic relationships of opiine Braconidae (Hymenoptera) parasitic on fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 30: 3-53.
- Wharton, R. A., 1999.** A review of the old world genus *Fopius* (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae), with description of two new species reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Journal of Hymenopterological Research* 8: 48-64.
- Wharton, R. A., S. Quilici, B. Hurtrel and 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.
- Wharton, R. A., 2006.** Opiine Species and References Databases. *Website*. <http://hymenoptera.tamu.edu>.
- White, I. M. and M. M. Elson-Harris, 1992.** Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Whitfield, J. B. and S. Asgari, 2003.** Virus or not? Phylogenetics of polydnaviruses and their wasp carriers. *Journal of Insect Physiology* 49: 397-405.
- Wiskerke, J. S. C., M. Dicke and L. E. M. Vet, 1993.** Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult hosts in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia* 93: 145-148.
- Wong, T. T. Y. and M. M. Ramadan, 1987.** Parasitization of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 80: 77-80.
- Wong, T. T. Y., M. M. Ramadan, J. C. Herr and D. O. McInnis, 1992.** Suppression of Mediterranean fruit fly with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 85: 1671-1681.
- Wysoki, M. and R. De Jong, 1989.** Attraction of *Tichogramma platneri* to eggs of some lepidopterous pests of avocado. *Phytoparasitica* 17: 315-318.
- Yu, D. S., 1998.** Interactive catalogue of world Ichneumonidae. *CD-Rom*. Taxapad, Vancouver, Canada.
- Zacharuk, R. Y., 1980.** Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annual Review of Entomology* 25: 27-47.
- Zenil, M., P. Liedo, T. Williams, J. Valle, J. Cancino and P. Montoya, 2004.** Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* 29: 169-178.
- Zwölfer, H., 1982.** Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. In R. Cavalloro [ed.], *CEC and IOBC International Symposium Fruit Flies of Economic Importance*, Athens, Greece, 16-19 November 1982, pp. 16-30. Balkema Press, Rotterdam, The Netherlands.

ANNEXES

- 1- ***Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of Tephritidae. Overview.** *Biocontrol News and Information* 26: 59N-69N.
- 2- **Description détaillée de l'adulte de *F. arisanus*** d'après Sonan (1932) et Van den Bosch & Haramoto (1951)
- 3- **Liste des Tephritidae hôtes** sur lesquelles le développement de *F. arisanus* a été signalé par des données de terrain ou de laboratoire.
- 4- **Liste des fruits hôtes** desquels *F. arisanus* a pu être récolté d'après des données de terrain ou de laboratoire (Snowball & Lukins, 1964, Snowball, 1966, Vargas et al., 1993, Armstrong et al., 1996, Bautista & Harris, 1996, Purcell, 1998, Chinajariyawong et al., 2000, Bautista et al., 2004).
- 5- **Host specificity of the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion.** *Biological Control* 37: 284-290.
- 6- **The host- and microhabitat olfactory location by *Fopius arisanus* suggests a broad potential host range.** Soumis (*Physiological Entomology*).
- 7- **Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues.** Soumis (*Biological Control*).
- 8- **Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, egg-pupal parasitoid of fruit fly pests.** Soumis (*Environmental Entomology*).
- 9- **Liste des composés volatils** émis par les pontes de *B. zonata*, *C. capitata* et *C. rosa* capturés par SPME puis CG/SM. Les résultats présentés correspondent à l'analyse la plus représentative pour chaque espèce.



Review Article

Fopius arisanus, an egg–pupal parasitoid of Tephritidae. Overview.

P. Rouse,^{1*} E.J. Harris² and S. Quilici¹

¹UMR 53 “Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical”, CIRAD Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l’IRAT, 97410 St Pierre, France.

²USDA–ARS Pacific Basin Agricultural Research Centre, 2727 Woodland Drive, Honolulu, HI 96822, USA.

*Author for correspondence: pascal.rousse@cirad.fr

Abstract

Fopius arisanus (Hym., Braconidae) is an egg–pupal parasitoid of tephritid fruit flies. Since its introduction to Hawaii in the late 1940s, it has caused substantial reduction of fruit fly populations. Rearing methodology developed by the US Department of Agriculture – Agricultural Research Service (USDA–ARS) in Hawaii in the 1990s allowed an increasing number of studies of the biology and behaviour of this parasitoid. Simultaneously, the parasitoid has been introduced to various parts of the world for classical biological control purposes. This paper reviews studies conducted on *F. arisanus* during the last 70 years. In order to create a bibliographical tool for future research, we have synthesized published data on the taxonomy, geographical distribution, reproductive biology and behaviour, and foraging behaviour of this parasitoid. The use of *F. arisanus* in future biological control programmes is also discussed.

Keywords: Opiinae: Braconidae: Tephritidae: biological control: biology: behaviour: taxonomy

1. Introduction. Biological control of tephritid pests

Tephritid fruit flies are among the most harmful pests for the fruit industry [1]. Until recently, their control relied heavily on the use of pesticides. Today, as never before, there is an increasingly vociferous stance against this practice. This environment promoted the development of alternative control methods such as biotechnical, cultural, genetic and biological control.

The first reported biological control attempt against fruit flies was started by the Australian Government in 1902 [2]. In the second half of the 20th century, Hawaii played the role of a large field laboratory, which allowed the introduction and study of several opiine parasitoids [3]. The medfly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) and the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) invaded the Hawaiian islands in 1910 and 1946, respectively. Immediately after the establishment of these fruit flies, parasitoids were

brought into Hawaii for classical biological control [4]. Though at least 32 natural enemies of Tephritidae were introduced to Hawaii between 1947 and 1952 [5], only three Opiinae became widespread and abundant: *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), *Fopius vandenboschi* (Fullaway) and *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae) [4].

Fopius arisanus is believed to have been introduced into Hawaii in the late 1940s from Malaysia [6]. Misidentified as *Fopius persulcatus* (Silvestri) and released to control *B. dorsalis* [7], *F. arisanus* was first recovered from a tephritid-infested guava collection on Oahu in December 1949 and originally confused with a melanistic form of *F. vandenboschi* before its eventual recognition as a separate species [8]. *Fopius arisanus* subsequently became the predominant fruit fly parasitoid in Hawaii [4, 9], causing substantial reduction in fruit fly populations [10].

Table 1. Introductions of *Fopius arisanus* for biological control purposes.

Country	Year of introduction	Ref ¹	Notes
USA (Hawaii)	1946	[6]	Well acclimatized, main opiine parasitoid of Tephritidae on the islands
Costa Rica	1958	[96]	Recovered in 1963 and 1981
Australia	1962	[54]	Little effect on local tephritid populations
USA (Florida)	1974	[97]	Attempt unsuccessful
Pakistan	1996	UR	Field releases
Micronesia	1997	UR	“ “
Mexico	1998	UR	Laboratory rearing and biological studies
Guatemala	1998	UR	“ “
Italy	1999	[59]	“ “
Israel	2002	UR	“ “
Spain	2002	[98]	Reared under laboratory conditions before release
Fiji	2002	UR	Field releases
French Polynesia	2002	UR	“ “
France (Réunion)	2003	UR	Laboratory rearing and biological studies. Acclimatization in progress

¹UR: E. Harris, unpublished report.

Despite its potential effectiveness, *F. arisanus* has been rarely used in other parts of the world as a biological control agent for tephritid pests. Indeed, up to the 1990s, release programmes for *F. arisanus* were barely sustainable owing to the difficulties encountered with rearing it [11]. Most studies carried out until this date dealt with parasitoid population monitoring (see above) and descriptions of field collection techniques [12, 13]. Since the development of a viable laboratory rearing technique for *F. arisanus* [14, 15], an increasing amount of research has been undertaken to improve understanding of various aspects of the parasitoid's biology. In this paper, we overview the literature published on *F. arisanus* since its description in 1932. In order to provide a practical tool for future research, we have collated the available information about its systematics, geographical distribution, morphology, biology and behaviour as well as its use in biological control. This synthesis also allows us to highlight little-known aspects of *F. arisanus*' biology needing further research.

2. Systematics

Fopius arisanus belongs to the Opiinae subfamily. This subfamily contains 26 genera and more than 800 described species, most of which belong to the genus *Opius* Wesmael [16, 17].

Opius arisanus Sonan was first described in 1932 from some individuals collected in 1916 in Formosa (Taiwan), on Mount Arisan [18]. A synonymy appeared when Fullaway [8] described the species again as *Opius oophilus* Fullaway in 1951. The species was later transferred to the genus *Diachasma* as *Diachasma arisanum* (Sonan) [19]. In 1983, *F. arisanus* was transferred to the genus *Biosteres* and *Biosteres oophilus* (Fullaway) was recognized as a junior synonym of *Biosteres arisanus* (Sonan) [20, 21].

The term *Fopius*, a contraction of Fischer and *Opius*, appears in 1987 as a subdivision of the genus *Rhynchosteres* [22]. It was given genus rank a few years later [23]. In 2002, this genus was regrouped into between 25 and 29 species [16, 24, 25]. The initial description of the genus *Fopius* was motivated mainly by the difference in clypeus morphology within the genus *Rhynchosteres* [22]. This terminology was later discussed [23, 26], and became unsatisfactory as new species of *Fopius* were described [25]. The poorly defined generic status of *Fopius* is therefore almost certainly about to be reassessed [25].

The name *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) seems to have first appeared in 1993 [27] but this new combination has not yet officially been published (R. A. Wharton, pers. comm.).

3. Geographical distribution

Except for countries where it has been introduced deliberately, the distribution of *F. arisanus* is restricted to the Indo-Pacific area. Fullaway [8] reported it to be present in Taiwan, Borneo, India, Malaysia and Thailand. Chinajariyawong *et al.* [28] also mentioned its occurrence in Thailand and Malaysia.

The first known human introduction of *F. arisanus* dates back to 1946 in Hawaii [29]. *Fopius arisanus* has also been introduced into other countries for biological control purposes (Table 1).

4. Morphology

4.1. Description of pre-imaginal stages

A detailed description of pre-imaginal stages can be found in Haramoto [30]. That description has been recently revised by Rocha *et al.* [31]. The following descriptions apply to immature stages of *F. arisanus* reared on *B. dorsalis*.

The egg (Figure 1) is cylindrical, glabrous, glistening translucent clear white, slightly concave ventrally and convex dorsally. It is 250–350 µm long when mature.

Three larval instars are recognized [31]. The first-instar larva (L1) (0.25–1.8 mm long) is divided into 14 segments and has strong sclerotized mandibles. It



Figure 1. Parasitized egg of *Ceratitidis rosa* Karsch (Dipt.: Tephritidae). In this rare case of superparasitism, three eggs of *Fopius arisanus* are visible inside (arrows) (photo by P. Rousse).

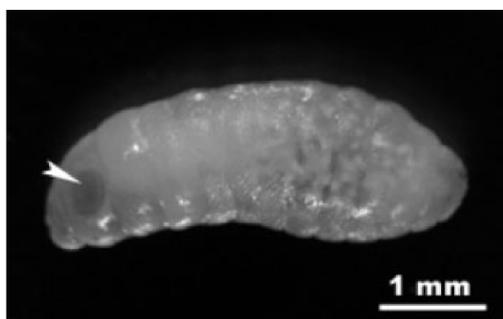


Figure 2. Late third-instar larva of *Fopius arisanus*. The eye of the pupa is already visible through the larval tegument (arrow) (photo by A. Franck).

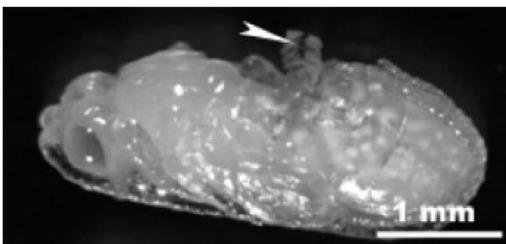


Figure 3. Male pupa of *Fopius arisanus*. The remaining larval tegument is visible on the first abdominal tergite (arrow) (photo by A. Franck).



Figure 4. Female (right) and male (left) of *Fopius arisanus* (photo by P. Rousse).

is surrounded by the serosal membrane. The second-instar larva (L2) is 1.5–3.2 mm long. Mandibles become proportionally shorter and the segmentation becomes inconspicuous. The third-instar larva (L3) is 3.0–3.9 mm long (Figure 2). For the first time, a tracheal system and some cephalic structures are clearly visible. The 14 segments are again visible. Rocha *et al.* [31] also distinguished a prepupal stage characterized by antennal elongation.

The pupa (Figure 3) has a similar size to the L3 stage. The larval integument splits from the anterior to the posterior end and the exuvia comes to rest on the dorsum of the abdomen. Initially colourless, the pupa takes on a red and black colour within 48 hours.

These measurements vary greatly from those reported by Palacio *et al.* [32] and Ibrahim *et al.* [33], who recorded four larval instars on the same host. This discrepancy might be explained by the unreliability of using soft tissue measurements for identifying larval instars of *F. arisanus* [31].

4.2. Brief description of the adult

Opiinae form a monophyletic group with the Alysiniinae, characterized by the apomorphic feature of endoparasitism of cyclorrhaphous Diptera [34]. While Alysiniinae are well-defined by the possession of exodont mandibles, Opiinae are still poorly defined as a monophyletic group; however synapomorphs uniting all members of this subfamily are still lacking and by default Opiinae are essentially endoparasites of cyclorrhaphous Diptera without exodont mandibles [34].

Fopius arisanus adults (Figure 4) are characterized by a combination of several morphological traits: a narrow ovipositor tip, a strongly rugose sculpture on top of the head, a striate sculpture on the second metasomal tergum, and a relatively dark body [24]. *Fopius arisanus* is about 4 mm long, with males slightly shorter than females if reared on the same host species. The colour of the head, thorax and metasoma is variable but is mainly dark with paler legs [8, 18]. The ovipositor is 2.5–2.8 times longer than the mesosoma [24].

4.3. Sensory organs

To our knowledge, the study of Lawrence *et al.* [35] is the only work dealing with the sensory organs of *F. arisanus*. These authors described in detail the sensillas of the ovipositor. The tip of each ventral process resembles one-half of a serrated ‘arrowhead’ of five teeth, each with a basiconic sensillum at its base. This type of sensillum is usually associated with a contact chemoreception function. Such receptors might help assess the quality of a host, and/or detect a previously laid parasitoid egg and thus prevent superparasitism, as has already been demonstrated in *D. longicaudata* [36].

Lawrence *et al.* [35] also described coeloconic sensilla on the ventral face of the dorsal processes but did not express any hypothesis about their function.

In other species, this type of sensillum has been associated with a chemo-, thermo- or hygro-reception function [37].

5. Biology

5.1. Egg–pupal parasitism

Fopius arisanus is primarily an egg–pupal parasitoid, though it can also parasitize young first instar larvae [38]. This type of parasitoid lays eggs into the host's eggs, within the embryo, and the parasitoid's egg hatches shortly after the host's. The host carries on its development normally, and the parasitoid remains at the first larval instar until the host reaches the prepupal instar, i.e. when it leaves the feeding site to form its puparium. The parasitoid then moults for the first time and develops further, devouring its host inside the puparium from which it will later emerge. The term egg–prepupal parasitism has been proposed to designate more accurately this biological cycle [39].

The only known egg–pupal parasitoids of Tephritidae belong to the Opiinae. More precisely, *F. arisanus*, *Fopius ceratitivorus* Wharton, *Fopius caudatus* (Szepligeti) and *Utetes canaliculatus* (Gahan) are the only species which are confirmed to behave as egg–pupal parasitoids of Tephritidae [40]. Given the shape of their ovipositors, up to three other *Fopius* species are also presumed to behave in this way [24].

Egg–pupal parasitoids attack mostly concealed hosts, generally buried in the substrate where eggs have been laid [39]. The host eggs are often clustered in large clutches, exhibiting no escape behaviour, and have few immunological defences [41]. Moreover, a parasitoid attacking early instars of a host should have an advantage over potential competitors in cases of subsequent multiparasitism. Both arguments may explain the greater efficiency of egg–pupal parasitoids. This prevalence over other parasitoid strategies has been confirmed for *F. arisanus* in the Tephritidae/Opiinae parasitoid complex by various authors under laboratory [42–46] and field conditions [9, 10, 47, 48]. Palacio *et al.* [49], however, carried out laboratory experiments where *D. longicaudata* prevailed over *F. arisanus*. The prevalence depends on environmental factors: indeed, the domination of *F. arisanus* over other tephritid parasitoids is confirmed up to an altitude of 600 m above sea level [50] but seems to be more uncertain at higher elevations [51].

5.2. Bionomics of the *F. arisanus*/tephritid host complex

5.2.1. Host range

Fopius arisanus is a polyphagous parasitoid. Nevertheless, all its known hosts belong to the Tephritidae, and most of them to the genus *Bactrocera*. To date, *F. arisanus* has been reported to be able to develop on 18 host species (Table 2). Some host species are only semi-permissive, i.e. the mortality rate of the parasitoid may be very high, as is the case with *Anastrepha suspensa* (Loew) [35].

Table 2. Reported host range of *Fopius arisanus*.

Host species	Reference
<i>Anastrepha ludens</i> (Loew)	[52]
<i>A. serpentina</i> (Wiedemann)	[52]
<i>A. nr striata</i> Schiner	[99]
<i>A. suspensa</i> (Loew)	[35]
<i>Bactrocera dorsalis</i> (Hendel)	[8]
<i>B. barringtoniae</i> (Tryon)	[99]
<i>B. cacuminata</i> (Hering)	[21]
<i>B. carambolae</i> Drew & Hancock	[54]
<i>B. jarvisi</i> (Tryon)	[99]
<i>B. kraussi</i> (Hardy)	[99]
<i>B. latifrons</i> (Hendel)	[21]
<i>B. neohumeralis</i> (Hardy)	[99]
<i>B. oleae</i> (Gmelin)	[59]
<i>B. papayae</i> Drew & Hancock	[54]
<i>B. passiflorae</i> Froggatt	[99]
<i>B. tryoni</i> (Froggatt)	[54]
<i>Carpomya vesuviana</i> Costa	[21]
<i>Ceratitidis capitata</i> (Wiedemann)	[30]

Fopius arisanus is also able to parasitize the eggs of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), and *Anastrepha obliqua* (Maquart), though with an extremely low rate of successful development [52, 53]. Moreover, *F. arisanus* often parasitizes the eggs of non-host species at a similar rate to those of host species, for example *Bactrocera cucumis* (French) [54]. As the parasitized pre-imaginal stages suffer from increased mortality, the impact of the parasitism on non-host populations may be, at times, not negligible [55].

5.2.2. How the specificity of the host/parasitoid relationship affects the development of both protagonists

5.2.2.1. Overview of results. Various studies deal with the development of *F. arisanus* on different tephritid hosts. Most of these studies used *F. arisanus* adults from USDA–Hawaii, a colony established on *B. dorsalis* for more than 200 generations [14, 15]. A notable exception is the work of Zenil *et al.* [52], who used a colony established on *C. capitata* for 28 generations.

These studies deal with the initial parasitism rate, the duration of pre-imaginal development, the survival rate of the parasitoid and the influence of parasitism on the survival rate of immature instars of the host. Where available and comparable, i.e. where experimental methods are similar, the results have been collated in Table 3.

Great differences in terms of the development of *F. arisanus* are observed depending on the host species. Its development on *B. dorsalis* may have been enhanced by long-term rearing on this host but a better survival of *F. arisanus* on *B. dorsalis* than on

Table 3. Mortality of pre-imaginal stages of several Tephritidae parasitized by *Fopius arisanus*.

Host species	Egg parasitism rate (%)	Pupae collected (%) ¹	Parasitoid emergence (%) ²
<i>Bactrocera dorsalis</i>	34	42	46
<i>B. latifrons</i>	21	5	20
<i>B. cucurbitae</i>	13	45	<1
<i>B. oleae</i>	28	?	30
<i>Ceratitis capitata</i>	29	8	26
<i>Anastrepha suspensa</i>	?	?	22

¹Mean percent of pupae collected from the cohort exposed to parasitism.²Mean percent of parasitoids emerged from collected pupae (synthesised from data in Harris & Bautista [53], Lawrence *et al.* [35] and Calvitti *et al.* [59]).

C. capitata has also been documented with wild populations [56].

5.2.2.2. Factors influencing survival rates. The above-mentioned studies show two main consequences of parasitism on host development. Firstly, the mortality of prepupal host instars may be greatly increased by the wounds inflicted while the ovipositor is inserted into the egg and the embryo. The magnitude of this effect can be assessed by the difference between the number of eggs initially attacked by the parasitoid and the number of host pupae subsequently collected (taking into account natural mortality). This mortality affects both parasitoid and prey, as neither develops successfully. Secondly, the mortality of host pupae may also be increased by the successful development of the parasitoid into its imaginal instar. The magnitude of this effect is assessed by the difference between the number of host pupae collected and the number of host flies that emerge (Table 3).

There is often a large difference between the parasitism rate and the mortality of prepupal host instars (Table 3). For example, 90% of the eggs and larvae of *C. capitata* die while only 30% of eggs are parasitized. The insertion of the ovipositor inflicts damage to the chorion and wounds the embryo inside. This induces greater mortality in the host, even when the insertion (probing) is not followed by egg laying [55].

The age of the host egg seems to influence parasitoid survival, especially in the case of tephritid host species with a long embryogenic development such as *Anastrepha ludens* (Loew) and *Anastrepha serpentina* (Wiedemann). If *F. arisanus* parasitizes eggs that are too young, i.e. less than 4 hours old, it cannot achieve development [52]. To protect themselves from the immunological response of the host, most egg parasitoids lay their eggs in the pre-gastrula stage of the embryo [57]. If the embryo has not been formed, the parasitoid's egg is laid inappropriately, leading to the death of the hatching parasitoid larva.

Finally, a few tephritid species seem to be able to entirely eliminate the parasitoid by a classical immu-

nological response. *Anastrepha suspensa* [35] and *B. cucurbitae* [58] are able to eliminate the parasitoid's eggs by encapsulation. Such a phenomenon has never been observed in the well-studied species *B. dorsalis* and *C. capitata* [49, 55].

5.2.2.3. Probable endocrinal interactions during larval development. The duration of pre-imaginal development of *F. arisanus* is closely related to the developmental duration of its host and therefore depends on the host species. It has, however, been observed that in most cases, males emerge at the same time as, or up to 2 days after the non-parasitized hosts, followed 2 or 3 days later by females [35, 38, 59]. In *A. ludens* and *A. serpentina*, it has nevertheless been noticed that *F. arisanus* emerges 3 or 4 days before the non-parasitized host flies of the same cohort [52]. This may be due to the longer pupal development time required for these two species [60]. Almost all *F. arisanus* adults emerging from the smallest pupae are males, and nearly all adult parasitoids emerge from pupae smaller than unparasitized ones [61].

The moulting of the parasitoid's L1 stage to the L2 stage may be induced by an unknown factor associated with the host's physiology. It might be the increasing concentration of ecdysone and the co-occurring decreasing concentration of juvenile hormone that precede the pupal transformation, i.e. during the prepupal stage. Such a scenario has been demonstrated in *D. longicaudata* [62]. Other examples of endocrinal interaction in parasitoid/host complexes are not uncommon [63, 64]. *Fopius arisanus* would then belong to the 'conformist' endoparasitoids: their first moult depends on the ecdysteroid concentration in haemolymph, and they do not perturb the endocrinal system of their host, by contrast with the 'regulator' endoparasitoids [65]. The small size of parasitized pupae would be explained by a modification of the host's feeding behaviour [66] and/or the destruction of the nutrient storage organs [30].

5.3. Life-history traits

Except when otherwise specified, all results reported here were obtained with strains reared on *B. dorsalis*.

5.3.1. Larval development

The data given here are summarized from Haramoto [30] revised by Rocha *et al.* [31]. The parasitoid's egg hatches 28 to 35 hours after being laid, inside the host egg or the young L1 stage. The first instar is the most active of the three larval instars. It can be seen moving about freely or feeding almost anywhere in the host body cavity. Although the mandibles appear capable of lacerating any host tissue, only the fat body seems to be injured. The last two larval instars develop inside the host pupa. The host's histolysis occurs normally, but only non-parasitized hosts develop further. By the time the parasitoid larva is ready to moult to the last instar, most of the host has been consumed and the parasitoid larva occupies the whole host puparium. The third larval instar (L3)

lasts between 3 and 7 days. During the pupal transformation, the larval integument splits from the anterior to the posterior end and the exuviae comes to rest on the dorsum of the abdomen. The duration of the pupal stage is 5–8 days under a constant temperature of 28°C. The imago emerges by a transverse slit of about the two-thirds of the pupal circumference, on the second and third segments. It drops the last larval exuviae and expels the meconium. It extends antennae, wings and ovipositor and wanders around the ground for about 10 minutes before taking to the air.

5.3.2. Reproductive behaviour

The reproductive behaviour of *F. arisanus* in the field has been described by Quimio [67]. Unlike most of the parasitic Hymenoptera, the males of *F. arisanus* copulate only after a pre-mating period of at least 3 days after emergence. During this period, males form swarms.

When sexually mature, males form loose aggregations of up to ten individuals. Females enter these aggregations, perhaps attracted by a pheromone released by the males. Females do release such a pheromone, which is only perceptible at short range. Adults of both sexes then approach each other and contact antennae. The male mounts the female and the copulation lasts about 15 seconds. There is no observable post-copulatory behaviour.

5.3.3. Longevity

Adults of *F. arisanus* reared from *B. dorsalis* have a mean life expectancy of 15 days for males (maximum 38 days) and 20 days for females (maximum 40 days), when provided with honey and water and deprived of hosts [30, 38]. The life expectancy does not exceed 7 days in the absence of a carbohydrate supply [68]. Oosorption (see below) seems not to alter the longevity of host-deprived females [68].

5.3.4. Fecundity

Fopius arisanus is a pro-synovogenic species, i.e. females have some mature eggs when they emerge from host pupae, but most of the eggs are produced during the imaginal stage; in fact, oogenesis starts during the pupal stage [7]. Lawrence *et al.* [35] described the structure of the ovaries of *F. arisanus*.

The first oviposition occurs on average 4 days after emergence, but it may not occur until the adult female is 10–15 days of age. Moreover, a noticeable proportion of females never lay any eggs even when they are provided with food and hosts [7]. During the first 2 weeks of oviposition, the sex ratio is strongly female-biased (57–70%), but the ratio reverts to a male-biased one when females are more than 15 days old [38]. This observation has been confirmed with wild populations [61]. Data on the fecundity of *F. arisanus* have been collated in Table 4.

Lawrence *et al.* [35] and Wang & Messing [68] highlighted the influence of oviposition experience on the fecundity of females from colonies established on *A. suspensa* and *C. capitata*, respectively. In the absence of oviposition, the storage of mature eggs

Table 4. Fecundity of *Fopius arisanus* reared on different host flies.

Parameter	Host species	Value ¹	Notes	Ref
Mean instantaneous potential fecundity (number of mature oocytes present in ovaries at the same time in a naive female)	<i>Bactrocera dorsalis</i>	40	At emergence	[7]
	<i>B. dorsalis</i>	121	6 days old	
	<i>Ceratitidis capitata</i>	18	At emergence	[68]
	<i>C. capitata</i>	104	6 days old	
Mean realized fecundity (total number of eggs laid in whole lifespan)	<i>Anastrepha suspensa</i>	78	7 days old	[35]
	<i>C. capitata</i>	117	Strain of <i>F. arisanus</i> reared on <i>C. capitata</i>	[52]
	<i>A. ludens</i>	71	"	
Mean total progeny production (in whole lifespan)	<i>A. serpentina</i>	92	"	
	<i>B. dorsalis</i>	135		[38]
	<i>C. capitata</i>	117	Strain of <i>F. arisanus</i> reared on <i>C. capitata</i>	[52]
	<i>A. ludens</i>	15	"	
Mean daily progeny production (per day)	<i>A. serpentina</i>	58	"	
	<i>B. dorsalis</i>	2.2	On first day	[38]
		6.1	16–20 days old	
		1.2	36–40 days old	

¹ These data refer to mated females.

decreases. *Fopius arisanus* may reabsorb its mature eggs (oosorption) so as to re-use the nutritional resources [69]. The production of mature eggs is enhanced by oviposition, as is common in synovogenic species [70]. In the absence of hosts, oosorption begins as early as the fourth day, but can be retarded if the female is then provided with hosts. The production of mature eggs seems to be considerable, as a great number of ovipositions are required to effectively decrease the number of mature eggs in ovipositing females (40 per day, which seems unlikely to occur under field conditions) [68].

Wang & Messing [68] demonstrated that oviposition enhances the production of mature eggs and limits oosorption more than any other factor. Feeding, mating or contact with indirect host cues have no significant influence on the number of mature eggs in ovaries. Mating nevertheless stimulates oviposition, as unmated females show less oviposition behaviour than mated ones [7].

6. Host selection

To date, little has been published about the mechanisms involved in general host selection, i.e. how the

parasitoid female finds the host habitat and how it finds, recognizes and accepts its host. The results of these studies are briefly summarized here according to the general process proposed by Vinson [71–74].

6.1. Habitat location

The location of a potential host habitat or microhabitat (a tree with fruits attacked by fruit flies or the fruit itself, in the case of *F. arisanus*) involves both visual and long-range chemical stimuli. For *F. arisanus*, host-microhabitat preferences have been investigated by assessing choices between several similarly parasitized fruit, although the stimuli that elicit the responses are unknown: *F. arisanus* parasitism rates vary depending on the fruit the host eggs have been placed in. Parasitism rates of *B. dorsalis* eggs are greatest when the eggs are placed in *Musa sapientum* (L.) (apple banana), followed, in descending order, by *Terminalia catappa* (L.) (Indian almond), *Carica papaya* L. (papaya) var. Solo, *Mangifera indica* (L.) (mango) var. Haden and *Citrus aurantiifolia* (Christman) (common lime) [5]. When females are provided with *B. cucurbitae* infested fruits, the parasitism rate is highest in *Cucurbita pepo* L. (zucchini squash), then, in descending order, *Solanum melongena* L. (egg-plant), *Momordica charantia* L. (bitter melon or bitter gourd), *Cucumis sativus* (cucumber) and *Lycopersicon esculentum* L. (tomato) [75]. Moreover, *F. arisanus* responsiveness increases with fruit ripeness [76], but the females are weakly attracted to fallen fruits on the orchard floor [77].

Regarding visual stimuli, *F. arisanus* is highly responsive to the colours white and yellow (wavelength > 560 nm, reflectance near 70%) [78]. It shows a low response to the size of coloured lures [78, 79], and apparently no response to the shape of coloured lures [79].

6.2. Host location

Host location *sensu stricto* begins after the parasitoid has landed within a host habitat. The behaviour then switches from a nearly straight flight, oriented to a source of attractant stimuli, to an erratic walk in search of arrestant stimuli. Wang & Messing [80] described in detail the host-locating behaviour of *F. arisanus*.

Once landed on a fruit, the female spends more than 90% of its time in searching for host eggs and exhibiting egg-laying behaviours. At first it wanders on the fruit, applying the tip of its antennae to the fruit surface ('antennating'). It sometimes halts and pushes its ovipositor into the fruit while still applying the antennae to the surface ('detecting'). Both these behaviours last until it detects the site where a fruit fly has laid eggs. It then shows a stereotyped sequence of 'probing' and 'ovipositing' behaviours, until it leaves the site.

Fopius arisanus recognizes previously parasitized hosts, though the mechanisms involved are still unclear. Less than 5% of parasitized hosts contain

more than one parasitoid egg when females are provided with 20 eggs per female [53, 55].

6.3. Physiology and learning

The patterns of parasitoid foraging are determined by the interactions of genetic, environmental, physiological and experiential factors [81]. As far as we can ascertain, no study of the influence of physiological factors on searching behaviours has been conducted yet for *F. arisanus*. Nevertheless, some clues in the literature allow us to propose some hypotheses.

Firstly, it is known that the egg load of a parasitoid may modify the host-accepting behaviour even for synovogenic species whose egg load is periodically limited [82]. As mentioned above, the egg production of *F. arisanus* appears considerable, at least for young females [68]. Therefore, *F. arisanus* might not be compelled to search for especially high quality hosts within a given patch. Instead, it might lay eggs in a large number of hosts of different species of variable quality.

Secondly, *F. arisanus* females look for hosts in infested fruits. These fruits are often deliquescent and might constitute a carbohydrate source. Therefore, it is possible that host and food search may be linked without necessarily interfering. Nevertheless, one study showed that adults fed with water and ripe coffee berries lived no longer than adults fed with water only [83].

Dukas & Duan [84] demonstrated that the behaviour of *F. arisanus* may be temporally altered by prior experience, which implies sufficient sensorial and memory capacities. *Fopius arisanus* may associate a fruit species with the presence of hosts, and then preferentially land on this host fruit in later choice experiments. This associative learning lasts several days when it is reinforced by successful oviposition experiences. In the case of *F. arisanus*, this leads to a larger viable progeny production for experienced females compared with naïve ones [84].

7. *Fopius arisanus* as a biological control agent for IPM of tephritid pests

The ecological success of *F. arisanus* in Hawaii demonstrated its efficiency in classical biological control programmes. For example, Haramoto & Bess [9] reported that the mean number of fruit fly pupae (*B. dorsalis* and *C. capitata*) collected from coffee berries in Kona, Hawaii, decreased from 23.6 pupae per 100 fruits (8.7% parasitized) in 1949 to 5.2 (66.8% parasitized) in 1969. The interaction of *F. arisanus* with other components of IPM programmes has been documented; in particular, it has been reported that it was not responsive to protein baits [85]. Hence, the application of bait sprays containing spinosad or phloxine B for *C. capitata* populations suppression has little harmful effect on the parasitoid [50].

On the other hand, *F. arisanus* could be a poor candidate for augmentative biological control programmes

depending on the efficiency and cost of mass production. The augmentative strategy aims to release large number of parasitoids on a regular basis to improve the efficiency of classical biological control [86, 87]. This implies a large production of mass-reared parasitoids. As mentioned above, rearing of *F. arisanus* is quite sensitive. Harris & Bautista [25] estimated the cost of producing one million parasitoids to be more than US\$2000, although they suggested this cost could be reduced, targeting a maximum affordable cost of less than \$1000. Moreover, Larios *et al.* [88] reported that the chilling of adult parasitoids required for aerial releases resulted in a significantly male-biased sex ratio. These factors led some teams to use other parasitoid species in augmentative releases, mainly *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) and *D. longicaudata* [47, 89–91]. Nevertheless, in 1998, despite the weekly release of 600,000–800,000 pupae parasitized by *D. longicaudata*, *F. arisanus* still accounted for 90% of all parasitoids recovered from *B. dorsalis* in the field in Hawaii [47].

However, recent results with mass rearing *F. arisanus* using a newly developed cylindrical cage show that production levels of 100,000 parasitoids per week could be readily achieved for an affordable cost (E. Harris & T. Mangine, unpublished data). Thus new, more efficient strategies are possible by simultaneously releasing large numbers of egg and larval parasitoids as a pest management tool.

8. Conclusions

While the general biology of *F. arisanus* is now relatively well known, much of its behaviour is still unclear. In order to initiate and monitor biological control releases, it seems essential to gain a better understanding of how the parasitoid finds and selects its host. For instance, host habitat location and the intra-patch discrimination between parasitized and non-parasitized hosts have been poorly studied until now. The mechanisms underlying *F. arisanus*' host preferences and possible subsequent ecological switching between different host species are equally unclear, and so are its optimum environmental requirements. These gaps in knowledge may lead a biological control programme to fail, and therefore we highlight the need for future research in these areas.

However, there is potential for the use of *F. arisanus* in Hawaii in augmentative biological control that should be explored. This parasitoid has to be restricted to classical biological programmes in other tropical regions. In inoculative releases, *F. arisanus* has demonstrated its ability to acclimatize to such areas and to affect significantly the development of some *Bactrocera* spp., such as *B. dorsalis* [92] and *Bactrocera zonata* (Saunders) (P. Rouse, F. Gourdon & S. Quilici, unpublished data). These two species, for example, currently invade Kenya [93] and Tanzania [94], and Egypt [95], respectively. The introduction and acclimatization of *F. arisanus* to these areas should help to control these invasive pests.

9. Acknowledgements

We gratefully thank the Conseil Regional de La Réunion for funding this work. We are also grateful to Drs R. Wharton and F. T. Sauveur for their help and advice. We equally acknowledge A. Franck for taking pictures and H. Delatte, P. F. Duyck, K. Leroux and T. Mangine for rereading and correcting the manuscript.

10. References

- White, I. M. & Elson-Harris, M. M. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB International, Wallingford, UK (1992) 601 pp.
- Wharton, R. A. Classical biological control of fruit infesting Tephritidae. In: *Fruit flies: their biology, natural enemies, and control*, Robinson, A. S. & Hooper, A. S. (Eds) Elsevier, Amsterdam, The Netherlands (1989) pp. 303–311.
- Vargas, R. I. & Ramadan, M. M. Comparisons of demographic parameters: six parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) and their fruit fly (Diptera: Tephritidae) hosts. In: *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, held at Penang, Malaysia, 1–5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia (2000) 733–737.
- Wong, T. T. Y., Mochizuki, N. & Nishimoto, J. I. Seasonal abundance of parasitoids of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Environmental Entomology* **13**:1 (1984) 140–145.
- Bautista, R. C. & Harris, E. J. Effect of fruit substrates on parasitization of tephritid flies (Diptera) by the parasitoid *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* **25**:2 (1996) 471–475.
- Van den Bosch, R. & Haramoto, F. H. *Opius oophilus* Fullaway, an egg-larval parasite of the Oriental fruit fly discovered in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **2** (1951) 251–255.
- Ramadan, M. M., Wong, T. T. Y. & Beardsley, J. W. Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* **2** (1992) 28–34.
- Fullaway, D. T. Review of the Indo-Australasian parasites of the fruit flies (Tephritidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **14**:2 (1951) 243–250.
- Haramoto, F. H. & Bess, H. A. Recent studies on the abundance of the Oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **20**:3 (1970) 551–566.
- Vargas, R. I., Stark, J. D., Uchida, G. K. & Purcell, M. Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai Island, Hawaii: islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology* **22**:1 (1993) 246–253.
- Snowball, B. V., Wilson, F. & Lukins, R. G. Culture and consignment techniques used for parasites introduced against Queensland fruit fly, *Strumeta tryoni* Frogg. *Australian Journal of Agricultural Research* **13** (1962) 233–248.
- Harris, E. J. & Bautista, R. C. Fruit trap: a detection and collection tool for opiine parasitoids (Hym.:

- Braconidae) of the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Dipt.: Tephritidae). *Entomophaga* **39**:3/4 (1994) 341–349.
- 13 Harris, E. J. & Okamoto, R. Y. Description and evaluation of a simple method for the collection of the parasite *Biosteres oophilus* (Hym.: Braconidae). *Entomophaga* **28**:3 (1983) 241–243.
 - 14 Harris, E. J. & Okamoto, R. Y. A method for rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology* **84**:2 (1991) 417–422.
 - 15 Bautista, R. C., Mochizuki, N., Spencer, J. P., Harris, E. J. & Ichimura, D. M. Mass-rearing of the tephritid fruit fly parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* **15** (1999) 137–144.
 - 16 Yu, D. S. Interactive catalogue of world Ichneumonidae (1998), CD-Rom, Taxapad, Vancouver, Canada, ISBN 0 9731172 0 6.
 - 17 Goulet, H. & Huber, J. T. *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*, Agriculture Canada, Ottawa, Canada (1993) 668 pp.
 - 18 Sonan, J. Notes on some Braconidae and Ichneumonidae from Formosa, with descriptions of 18 new species. *Transmission of the Natural History Society of Formosa* **22** (1932) 66–87.
 - 19 Fischer, M. Redeskrptionen von eigenen Opiinen (Hymenoptera, Braconidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Oesterreichischer Entomologen* **19** (1967) 59–69.
 - 20 Wharton, R. A. & Yoder, M. Parasitoids of fruit-infesting Tephritidae (2003), Partnership for Enhancing Expertise in Taxonomy, <http://hymenoptera.tamu.edu/paroffit/>.
 - 21 Wharton, R. A. & Gilstrap, F. E. Key to and status of opiine braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus* s.l. (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* **76** (1983) 721–742.
 - 22 Wharton, R. A. Changes in nomenclature and classification of some opiine Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **89**:1 (1987) 61–73.
 - 23 Van Achterberg, C. & Maetó, K. Two new aberrant species of Braconidae (Hymenoptera) from Japan. *Zoologische Mededelingen Leiden* **64** (1990) 59–70.
 - 24 Wharton, R. A. A review of the old world genus *Fopius* (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae), with description of two new species reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Journal of Hymenopterological Research* **8**:1 (1999) 48–64.
 - 25 Kimani-Njogu, S. W. & Wharton, R. A. Two new species of Opiinae (Hymenoptera: Braconidae) attacking fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in western Kenya. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **104**:1 (2002) 79–90.
 - 26 Wharton, R. A. Generic relationships of opiine Braconidae (Hymenoptera) parasitic on fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Contributions of the American Entomological Institute* **30**:3 (1997) 3–53.
 - 27 Waterhouse, D. F. *Biological control: Pacific prospects – Supplement 2*. ACIAR, Canberra, Australia, (1993) 138 pp.
 - 28 Chinajariyawong, A., Clarke, A. R., Jirasurat, A. R., Kritsaneepiboon, S., Lahey, H. A., Vijaysegaran, S. & Walter, G. H. Survey of opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *Raffles Bulletin of Zoology* **48**:1 (2000) 71–101.
 - 29 Ramadan, M. M., Wong, T. T. Y. & Herr, J. C. Is the Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) a natural host for the opiine parasitoid *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae)? *Environmental Entomology* **23**:3 (1994) 761–768.
 - 30 Haramoto, F. H. The biology of *Opius oophilus* Fullaway (Braconidae – Hymenoptera). Masters thesis, University of Hawaii, USA (1953).
 - 31 Rocha, K. L., Mangine, T., Harris, E. J. & Lawrence, P. O. Immature stages of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* **87**:2 (2004) 164–168.
 - 32 Palacio, I. P., Ibrahim, R. & Ibrahim, A. G. Identification of the immatures and male adults of the opiine parasitoids (*Biosteres* spp.) of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Philippine Entomologist* **8** (1992) 1124–1146.
 - 33 Ibrahim, A. G., Palacio, I. P. & Rohani, I. The life cycle of *Biosteres arisanus*, with reference to adult reproductive capacity on eggs of Oriental fruit-fly. *Malaysia Applied Biology* **21** (1992) 63–69.
 - 34 Wharton, R. A. Classification of the braconid subfamily Opiinae (Hymenoptera). *Canadian Entomologist* **120** (1988) 333–360.
 - 35 Lawrence, P. O., Harris, E. J. & Bautista, R. C. Development and reproductive biology of the egg-pupal parasite, *Fopius arisanus* in *Anastrepha suspensa*, a new tephritid host. In: *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, held at Penang, Malaysia, 1–5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia (2000) 739–748.
 - 36 Greany, P. D., Tumlinson, J. H., Chambers, D. L. & Boush, G. M. Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opius) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *Journal of Chemical Ecology* **3**:2 (1977) 189–195.
 - 37 Navasero, R. C. & Elzen, G. W. Sensilla on the antennae, foretarsi and palpi of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **93**:3 (1991) 737–747.
 - 38 Bautista, R. C., Harris, E. J. & Lawrence, P. O. Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: clues to insectary propagation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **89** (1993) 79–85.
 - 39 Mills, N. J. Parasitoid guilds: defining the structure of the parasitoid communities of endopterygote insect hosts. *Environmental Entomology* **23**:5 (1994) 1066–1083.
 - 40 Lopez, M., Sivinski, J. M., Rendon, P., Holler, T. C., Bloem, K., Copeland, R., Trostle, M. & Aluja, M. Colonization of *Fopius ceratitivorus*, a newly discovered African egg-pupal parasitoid (Hymenoptera: Braconidae) of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* **86**:1 (2003) 53–60.
 - 41 Noldus, L. P., Buser, J. H. M. & Vet, L. E. M. Volatile semiochemicals in host-community location of egg parasitoids. *Colloques de l'INRA* **48** (1987) 19–20.
 - 42 Wang, X. G. & Messing, R. H. Intra- and interspecific competition by *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoids of tephritid fruit flies. *Biological Control* **27** (2003) 251–259.
 - 43 Wang, X. G., Messing, R. H. & Bautista, R. C. Competitive superiority of early acting species: a case study of opiine fruit fly parasitoids. *Biocontrol Science and Technology* **13**:4 (2003) 391–402.

- 44 Wang, X. G. & Messing, R. H. Newly imported larval parasitoids pose minimal competitive risk to extant egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies in Hawaii. *Bulletin of Entomological Research* **92** (2002) 423–429.
- 45 Vargas, R. I., Ramadan, M. M., Hussain, T., Mochizuki, N., Bautista, R. C. & Stark, J. D. Comparative demography of six fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* **25** (2002) 30–40.
- 46 Bautista, R. C. & Harris, E. J. Effects of multiparasitism on the parasitization behavior and progeny development of Oriental fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology* **90**:3 (1997) 757–764.
- 47 Purcell, M., Herr, J. C., Messing, R. H. & Wong, T. T. Y. Interactions between augmentatively released *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) and a complex of opiine parasitoids in a commercial guava orchard. *Biocontrol Science and Technology* **8** (1998) 139–151.
- 48 Wong, T. T. Y. & Ramadan, M. M. Parasitization of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* **80**:1 (1987) 77–80.
- 49 Palacio, I. P., Ibrahim, A. G. & Ibrahim, R. Interspecific competition among opiine parasitoids of the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Philippine Entomologist* **8**:4 (1991) 1087–1097.
- 50 Vargas, R. I., Peck, S. L., McQuate, G. T., Jackson, C. G., Stark, J. D. & Armstrong, J. W. Potential for areawide integrated pest management of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray. *Journal of Economic Entomology* **94**:4 (2001) 817–825.
- 51 Messing, R. H. & Ramadan, M. M. Host range and reproductive output of *Diachasmimorpha kraussi* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of tephritid fruit flies newly imported in Hawaii. In: *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, held at Penang, Malaysia, 1–5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia (2000) 713–717.
- 52 Zenil, M., Liedo, P., Williams, T., Valle, J., Cancino, J. & Montoya, P. Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* **29** (2004) 169–178.
- 53 Harris, E. J. & Bautista, R. C. Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **79** (1996) 187–194.
- 54 Quimio, G. M. & Walter, G. H. Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology* **125** (2001) 135–140.
- 55 Moretti, R. & Calvitti, M. Mortality by parasitization in the association between the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* and *Ceratitidis capitata*. *BioControl* **48** (2003) 275–291.
- 56 Harris, E. J., Okamoto, R. Y., Lee, C. Y. L. & Nishida, T. Suitability of *Dacus dorsalis* and *Ceratitidis capitata* [Diptera: Tephritidae] as hosts of the parasitoid *Biosteres arisanus* [Hymenoptera: Braconidae]. *Entomophaga* **36**:3 (1991) 425–430.
- 57 Strand, M. R. & Pech, L. L. Immunological basis for compatibility in parasitoid-host relationships. *Annual Review of Entomology* **40** (1995) 31–56.
- 58 Nishida, T. & Haramoto, F. H. The immunity of *Dacus cucurbitae* to the attack of the parasites of *Dacus dorsalis*. *Journal of Economic Entomology* **46** (1953) 61–64.
- 59 Calvitti, M., Antonelli, M., Moretti, R. & Bautista, R. C. Oviposition response and development of the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* on *Bactrocera oleae*, a tephritid fruit fly pest on olive in the Mediterranean basin. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **102** (2002) 65–73.
- 60 Celedonio, H., Liedo, P., Aluja, M., Guillen, J., Berrigan, D. & Carey, J. Demography of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua*, and *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Florida Entomologist* **71** (1988) 111–120.
- 61 Ramadan, M. M., Wong, T. T. Y. & McInnis, D. O. Reproductive biology of *Biosteres arisanus* (Sonan), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. *Biological Control* **4** (1994) 93–100.
- 62 Lawrence, P. O. *Biosteres longicaudatus*: developmental dependence on host (*Anastrepha suspensa*) physiology. *Experimental Parasitology* **53** (1982) 396–405.
- 63 Smilowitz, Z. Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* (Viereck) and cabbage looper, *Tricoplusia ni* (Hübner): evidence for endocrine involvement in successful parasitism. *Annals of the Entomological Society of America* **67**:3 (1973) 317–320.
- 64 Vinson, S. B. & Iwantsch, G. F. Host regulation by insect parasitoids. *Quarterly Review of Biology* **55** (1980) 143–165.
- 65 Lawrence, P. O. Host-parasite hormonal interactions: an overview. *Journal of Insect Physiology* **32**:4 (1986) 295–298.
- 66 Kumar, P. & Ballal, C. R. The effect of parasitism by *Hyposoter didymator* [Hym.: Ichneumonidae] on food consumption and utilization by *Spodoptera litura* [Lep.: Noctuidae]. *Entomophaga* **37**:2 (1992) 197–203.
- 67 Quimio, G. M. Swarming, delayed sexual maturation of males, and mating behavior of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* **13**:6 (2000) 797–813.
- 68 Wang, X. G. & Messing, R. H. Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae): do host-associated stimuli promote ovarian development? *Annals of the Entomological Society of America* **96**:4 (2003) 571–578.
- 69 Hopkins, C. R. & King, P. E. Egg resorption in *Nasomia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* **39**:7–9 (1964) 101–107.
- 70 Doult, R. L. Biological characteristics of entomophagous adults. In: *Biological control of insect pests and weeds*, DeBach, P. (Ed.) Reinhold Publishing Company, New York (1964) pp. 145–167.
- 71 Vinson, S. B. How parasitoids locate their hosts: a case of insect espionage. In: *Insect communication*, Lewis, T. (Ed.) Academic Press, London (1984) pp. 325–348.
- 72 Vinson, S. B. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **21** (1976) 109–132.
- 73 Vinson, S. B. The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvophagous and oophagous species. *Biological Control* **11** (1998) 79–96.
- 74 Vinson, S. B., Bin, F. & Vet, L. E. M. Critical issues in host selection by insect parasitoids. *Biological Control* **11** (1997) 77–78.
- 75 Bautista, R. C., Harris, E. J., Vargas, R. I. & Jang, E. B. Parasitization of melon fly (Diptera: Tephritidae) by *Fopius arisanus* and *Psytalia fletcheri*

- (Hymenoptera : Braconidae) and the effect of fruit substrates on host preference by parasitoids. *Biological Control* **30** (2004) 156–164.
- 76 Liquido, N. J. Effect of ripeness and location of papaya fruits on the parasitization rates of Oriental fruit fly and melon fly (Diptera: Tephritidae) by braconid (Hymenoptera) parasitoids. *Environmental Entomology* **20**:6 (1991) 1732–1736.
- 77 Purcell, M., Jackson, C. G., Long, J. P. & Batchelor, M. A. Influence of guava ripening on parasitism of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and other parasitoids. *Biological Control* **4** (1994) 396–403.
- 78 Vargas, R. I., Stark, J. D., Prokopy, R. J. & Green, T. A. Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *Journal of Economic Entomology* **84**:5 (1991) 1503–1507.
- 79 Cornelius, M. L., Duan, J. J. & Messing, R. H. Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) to fruit-mimicking traps. *Journal of Economic Entomology* **92**:1 (1999) 121–129.
- 80 Wang, X. G. & Messing, R. H. Foraging behavior and patch time allocation by *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Journal of Insect Behavior* **16**:5 (2003) 593–612.
- 81 Vet, L. E. M., Lewis, J. & Cardé, R. Parasitoid foraging and learning. In: *Chemical ecology of insects 2*, Cardé, R. T. & Bell, W. J. (Eds) Chapman & Hall, New York (1995) pp. 65–101.
- 82 Heimpel, G. E. & Rosenheim, J. A. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* **11** (1998) 160–168.
- 83 Bautista, R. C., Harris, E. J. & Vargas, R. I. The fruit fly parasitoid *Fopius arisanus*: reproductive attributes of pre-released females and the use of added sugar as a potential food supplement in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **101** (2001) 247–255.
- 84 Dukas, R. & Duan, J. J. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology* **11**:5 (2000) 536–543.
- 85 Vargas, R. I., Miller, N. W. & Prokopy, R. J. Attraction and feeding responses of Mediterranean fruit fly and a natural enemy to protein baits laced with two novel toxins, phloxin B and Spinosad. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **102** (2002) 273–282.
- 86 Parrilla, M. P., Heinz, K. M. & Nunney, L. M. Biological control through augmentative releases of natural enemies: a strategy whose time has come. *American Entomologist* **38**:3 (1992) 172–179.
- 87 Harris, E. J., Bautista, R. C. & Spencer, J. P. Utilisation of the egg-larval parasitoid, *Fopius (Biosteres) arisanus*, for augmentative biological control of fruit flies. In: *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, held at Penang, Malaysia, 1–5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia (2000) 725–732.
- 88 Larios, G. B., Sivinski, J. M., Holler, T. C. & Aluja, M. The effects of chilling on the fecundity and life span of mass reared-parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Biocontrol Science and Technology* **12** (2002) 205–215.
- 89 Wong, T. T. Y., Ramadan, M. M., Herr, J. C. & McInnis, D. O. Suppression of Mediterranean fruit fly with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* **85** (1992) 1671–1681.
- 90 Montoya, P., Liedo, P., Benrey, B., Barrera, J. F. & Aluja, M. Biological control of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) through augmentative releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* **18**:3 (2000) 216–224.
- 91 Montoya, P. & Liedo, P. Biological control of fruit flies (Diptera: Tephritidae) through parasitoid augmentative releases: current status. In: *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*, held at Penang, Malaysia, 1–5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia (2000) 719–723.
- 92 Harris, E. J. & Bautista, R. C. Implications of host mortality on the economics of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) mass rearing. *BioControl* **46** (2001) 275–287.
- 93 Lux, S. A., Copeland, R. S., White, I. M., Manrakhan, A. & Billah, M. K. A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application* **23**:4 (2003) 355–361.
- 94 Mwatalawa, M. W., White, I. M., Maerere, A. P., Senkondo, F. J. & De Meyer, M. A new invasive *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) in Tanzania. *African Entomology* **12**:1 (2004) 154–156.
- 95 Taher, M. *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. Disease and pest outbreaks. *Arab and Near East Plant Protection Newsletter* **27** (1998) p. 30.
- 96 Wharton, R. A., Gilstrap, F. E., Rhode, R. H., Fischel, M. & Hart, W. G. Hymenopterous egg-pupal and larval-pupal parasitoids of *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. [Dip.: Tephritidae] in Costa Rica. *Entomophaga* **26**:3 (1981) 285–290.
- 97 Baranowski, R. M., Glenn, H. & Sivinski, J. M. Biological control of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* **76** (1993) 245–251.
- 98 Falco, J. V., Perez, M., Santiago, S., Hermoso de Mendoza, A. & Beitia, F. Rearing methods of two braconid parasitoids used in the biological control of *Ceratitidis capitata*. *IOBC/WPRS Bulletin* **26** (2003) 99–102.
- 99 Snowball, B. V. & Lukins, R. G. Status of introduced parasites of Queensland fruit fly (*Strumeta tryoni*). 1960-62. *Australian Journal of Agricultural Research* **15** (1964) 586–608.

ANNEXE 2 Description détaillée de l'adulte de *F. arisanus*

***Opius arisanus* Sonan (1932)**

Redescription de *Diachasma* sp. Maki in *Report on the citrus fruits fly in Formosa*, p. 244, pl. 12, fig. 1 (1921). Individus récoltés de pupes de *Dacus dorsalis* Hendel.

Femelle. Tête transverse, vertex à peu près deux fois plus large que long, densément ponctué et portant une pubescence argentée ; clypéus approximativement deux fois plus large que long, séparé des mandibules ; mandibules bidentées à l'apex, avec un epistoma ; yeux plus larges que les orbites postérieures ; ligne ocellulaire à peu près deux fois plus longue que l'orbite d'un ocelle ; antennes plus longues que le corps, insérées au dessus des yeux, composées de 48 flagellomères dont les deux premiers sont de taille égale ; thorax lisse, portant une pubescence argentée ; scutellum triangulaire ; propodeum granuleux et irrégulièrement réticulé ; pterostigma lancéolé ; radius émis distinctement du milieu du pterostigma ; seconde abscisse du radius égal en longueur à la largeur du stigma ; première abscisse du radius plus courte que la seconde, cette dernière plus courte que le premier cubitus transverse ; nervure récurrente reçue par la première cellule cubitale ; abdomen oviforme, approximativement aussi long que le thorax ; premier tergite sessile, aussi long que large à l'apex, portant deux carènes longitudinales à la base ; ovipositeur exserte, un peu plus court que l'abdomen.

Coloration d'ensemble noire. Tête, scape, pro- et mesonotum bruns rougeâtres. Pattes brunes jaunâtres, avec les tarses brun foncés. Ailes hyalines. Longueur 4mm (corps), 4mm (aile antérieure), 5mm (antennes).

Mâle. Similaire à la femelle.

***Opius oophilus* Fullaway (1951)**

Description à partir de huit femelles et trois mâles issus de pupes de *Dacus dorsalis* Hendel. L'espèce est supposée venir de Malaisie

Femelle. 4mm de long, tête ocre, thorax et abdomen noirs, le premier portant également des zones brunâtres, plus ou moins profondément densément ponctué devant le propodeum ; Tête moins ponctué que le thorax. Tête et thorax couvert d'une fine pubescence blanc argent, plus épars sur les tergites. Tergites abdominaux 1 et 2 striés longitudinalement. Antennes brunes foncées à la base puis apicalement noires. Ovipositeur noir.

Tête transverse, plus de deux fois plus longue que large, large entre les yeux convexes ; ocelles arrangés en triangle équilatéral. Distance ocelles-yeux à peu près deux fois plus grande que la distance ocelles-ocelles. Antennes plus éloignées des yeux que l'une de l'autre, divisées en 39 flagellomères. Scape et pédicelle épais, flagelle filamenteux. Face convexe, subcarénée médio-latéralement, plus large que longue. Fosses clypéales profondes. Joues larges. Mandibules épaisses, incurvée et apicalement dentées.

Thorax robuste, aussi large que la tête et plus haut que large. Mésoscutum portant des impressions parapsidales très profondes, convergentes ; scutellum triangulaire et légèrement convexe ; metanotum caréné au milieu et creusé latéralement, portant antérieurement et postérieurement une bande transversale lisse ; propodeum irrégulièrement aréolé, rugueux ; stigmates petits et ronds.

ANNEXE 2 Description détaillée de l'adulte de *F. arisanus*

Abdomen ovale, légèrement convexe dorsalement, quelque peu comprimé apicalement, ventralement comprimé vers la base. Tergites 1 et 2 séparés par un sulcus profond ; tergite 1 légèrement bi-caréné, côtés fortement carénés ; tergites 4 et suivants avec une fine bande apicale transversale de soies argentée ; ovipositeur exserte, deux fois plus long que l'abdomen et très fin.

Pattes fines. Ailes hyalines, veination brune, radius des ailes antérieures issu du milieu du pterostigma, qui est triangulaire et assez large en son milieu (un peu plus large que le tiers de la longueur), seconde abcisse quelque peu plus courte que la première qui est généralement intersticielle avec la nervure récurrente ; nervulus intersticiel avec la nervure basale ou légèrement postfurcal ; nervus parallelus joignant le median très en dessous du milieu. Ailes postérieures avec post-nervellus.

Mâle. Un peu plus petit que la femelle, mais sinon très similaire.

Fullaway, D. T., 1951. Review of the Indo-Australasian parasites of the fruit flies (Tephritidae). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 14: 243-250.

Sonan, J., 1932. Notes on some Braconidae and Ichneumonidae from Formosa, with descriptions of 18 new species. Transmission of the Natural History Society of Formosa 22: 66-87.

ANNEXE 3 Liste des Tephritidae hôtes

Sous famille	Tribu	Genre	Espèce ¹		Référence ²
Dacinae	Ceratitidini	<i>Ceratitis</i>	<i>capitata</i>	(Wiedemann)	(Fullaway, 1951)
	Dacini	<i>Bactrocera</i>	<i>dorsalis</i>	(Hendel)	(Fullaway, 1951)
			<i>barringtoniae</i>	(Tryon)	(Snowball & Lukins, 1964)
			<i>kraussi</i>	(Hardy)	
			<i>neohumeralis</i>	(Hardy)	
			<i>passiflorae</i>	Froggatt	
			<i>latifrons</i>	(Hendel)	(Wharton & Gilstrap, 1983)
			<i>cacuminata</i>	(Hering)	
			<i>cucurbitae</i>	Coquillett	(Chinajariyawong <i>et al.</i> , 2000)
			<i>arecae</i>	(Hardy & Adachi)	
			<i>carambolae</i>	Drew & Hancock	
			<i>correcta</i>	(Bezzi)	
			<i>irvingiae</i>	Drew & Hancock	
			<i>kanchanaburi</i>	Drew & Hancock	
			<i>papayae</i>	Drew & Hancock	
			<i>pyrifoliae</i>	Drew & Hancock	
			<i>tuberculata</i>	(Bezzi)	
			<i>verbascifoliae</i>	Drew & Hancock	
			<i>isolata</i>	(Hardy)	
			<i>jarvisi</i>	(Tryon)	(Quimio & Walter, 2001)
			<i>tryoni</i>	(Froggatt)	
			<i>oleae</i>	(Gmelin)	(Calvitti <i>et al.</i> , 2002)
			<i>aberrans</i>	(Hardy)	(Carmichael <i>et al.</i> , 2005)
		<i>distincta</i>	(Malloch)		
		<i>endiandrae</i>	(Perkins & May)		
		<i>facialis</i>	(Coquillett)		
		<i>kirki</i>	(Froggatt)		
		<i>manskii</i>	(Perkins & May)		
		<i>melanotus</i>	(Coquillett)		
		<i>xanthodes</i>	(Broun)		
		<i>zonata</i>	(Saunders)		
Phyalmiinae	Acanthonevrini	<i>Dirioxa</i>	<i>confusa</i>	(Hardy)	(Snowball, 1966)
Trypetinae	Euphrantini	<i>Euphranta</i>	<i>turpiniae</i>	Hancock & Drew	(Chinajariyawong <i>et al.</i> , 2000)
	Trypetini	<i>Philophylla</i>	<i>kraussi</i>	(Hardy)	(Chinajariyawong <i>et al.</i> , 2000)
		<i>Carpomya</i>	<i>vesuviana</i>	Costa	(Wharton & Gilstrap, 1983)
	Toxotrypatini	<i>Anatrappa</i>	<i>ludens</i>	(Loew)	(Zenil <i>et al.</i> , 2004)
			<i>serpentina</i>	(Wiedemann)	
<i>suspensa</i>			(Loew)	(Lawrence <i>et al.</i> , 2000)	
nr <i>striata</i>			Schiner	(Wharton & Gilstrap, 1983)	

1. Ne sont rapportées que les associations sans ambiguïtés, c'est-à-dire dans le cas de prélèvements terrains quand une seule espèce-hôte est retrouvée dans le lot examiné.

2. Première référence publiée uniquement.

ANNEXE 4 Liste des fruits hôtes

Famille	Genre	Espèce	Nom français
Anacardiaceae	<i>Mangifera</i>	<i>indica</i> <i>foetida</i>	Mangue
	<i>Spondias</i>	<i>cytherea</i>	Prune de Cythère
Annonaceae	<i>Annona</i>	<i>squamosa</i> <i>montana</i>	Pomme cannelle, zatte « Cachiman montagne »
	<i>Artabotrys</i>	<i>siamensis</i>	Ylang ylang
Areceaceae	<i>Areca</i>	<i>catechu</i>	Palmier à bétel
	<i>Veitchia</i>	<i>merrillii</i>	Palmier royal nain
Capparaceae	<i>Capparis</i> <i>Maerua</i>	<i>sp.</i> <i>siamensis</i>	
Caprifoliaceae	<i>Sambucus</i>	<i>javanica</i>	
Caricaceae	<i>Carica</i>	<i>papaya</i>	Papaye
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>hombroniana</i> <i>speciosa</i>	
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>catappa</i>	Badamier
Cucurbitaceae	<i>Coccinia</i>	<i>grandis</i>	« Calebasse lierre »
	<i>Cucumis</i>	<i>sativus</i>	Concombre
	<i>Cucurbita</i>	<i>pepo</i>	Courgette
	<i>Momordicha</i>	<i>charantia</i>	Melon amer
Dipterocarpaceae	<i>Dipterocarpus</i>	<i>obtusifolius</i>	
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus</i>	<i>grandiflorus</i>	
	<i>Muntingia</i>	<i>calabura</i>	Cerise de Jamaïque
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>	<i>baccatum</i>	
Fabaceae	<i>Inocarpus</i>	<i>fagiferus</i>	Châtaigne de Tahiti
	<i>Parkia</i>	<i>speciosa</i>	Petai
Flacourtiaceae	<i>Xylosma</i>	<i>brachystachys</i>	
Lecythidaceae	<i>Careya</i>	<i>sphaerica</i>	
Loganiaceae	<i>Fagraea</i>	<i>ceilanica</i>	
Melliaceae	<i>Sandoricum</i>	<i>koetjape</i>	Faux mangoustan
Moraceae	<i>Artocarpus</i>	<i>heterophyllus</i>	Jacque
		<i>integer</i>	
		<i>sericicarpus</i>	
Musaceae	<i>Musa</i>	<i>acuminata</i>	Banane naine
		<i>paradisica</i>	Banane plantain
		<i>sapientum</i>	Banane commune
Myrtaceae	<i>Barringtonia</i> <i>Eugenia</i>	<i>edulis</i>	
		<i>paniala</i> <i>uniflora</i>	Cerise de Cayenne
		<i>sp.</i>	
	<i>Psidium</i>	<i>cattleianum</i>	Goyave fraise
		<i>guajava</i>	Goyave
	<i>Syzygium</i>	<i>aqueum</i>	Jambu air
		<i>jambos</i>	Jamrosat
		<i>malaccense</i>	Pomme d'eau
		<i>samarangense</i>	Jamalac
Oxalidaceae	<i>Averrhoa</i>	<i>carambola</i>	Carambole
Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	<i>edulis</i>	Fruit de la passion

ANNEXE 4 Liste des fruits hôtes

Rhamnaceae	<i>Ziziphus</i>	<i>jujuba mauritiana oenoplia rotundifolia sp.</i>	Jujube Jujube tropicale Jujube chinoise Jujube
Rosaceae	<i>Eriobotrya Malus Prunus Pyrus</i>	<i>japonica pumila persica communis pyrifolia serotina</i>	Nèfle du Japon, bibace Pommier sauvage Pêche Poire Nashi Poire des sables de Chine
Rubiaceae	<i>Anthocephalus Nauclea Coffea</i>	<i>cadamba chinensis orientalis arabica</i>	Café
Rutaceae	<i>Casimiroa Citrofortunella Citrus Fortunella</i>	<i>edulis mitis aurantianum aurantifolia grandis reticulata sinensis japonica</i>	Sapote blanche Calamantin Orange amère Lime acide Pamplemousse Mandarine Orange Kumquat
Sapindaceae	<i>Pometia</i>	<i>pinnata</i>	Letchi du Pacifique
Sapotaceae	<i>Manilkara Planchonella</i>	<i>zapota punctata</i>	Sapotille
Simaroubaceae	<i>Irvingia</i>	<i>malayana</i>	
Solanaceae	<i>Lycopersicon Solanum</i>	<i>esculentum aculeatissimum erianthum mauritianum melongena</i>	Tomate « Zamorette marron » Bringellier marron Aubergine
Staphyleaceae	<i>Turpinia</i>	<i>pomifera</i>	
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>	<i>cochinchinensis</i>	
Theaceae	<i>Adinandra</i>	<i>integerrima</i>	
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>tetranda</i>	
Verbenaceae	<i>Gmelina</i>	<i>philippensis</i>	

Available online at www.sciencedirect.com

Biological Control 37 (2006) 284–290

**Biological
Control**
www.elsevier.com/locate/ybcon

Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion

P. Rousse *, F. Gourdon, S. Quilici

UMR Peuplement Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical CIRAD 3P, 7 chemin de l'IRAT, 97410 St. Pierre, France

Received 3 August 2005; accepted 11 December 2005

Available online 25 January 2006

Abstract

Fopius arisanus is a polyphagous parasitoid of Tephritidae, which has been recently introduced to La Réunion Island as part of a classical biological control programme. We carried out laboratory experiments to assess the host specificity of this parasitoid, initially reared on *Bactrocera zonata*, and then offered for parasitization the eight local tephritid pest species. Naive or experienced parasitoid females were given tephritid eggs in no choice tests. *Fopius arisanus* females parasitize all fly species but parasitism varies with host species. No adult wasps emerge from *Bactrocera cucurbitae* and the survival of this species is only slightly affected by parasitism. Dissections show that the late instars of this fly may eliminate the parasitoid by encapsulation. When developing on *Ceratitris capitata*, *Ceratitris rosa*, *Dacus ciliatus*, *Dacus demmerezi*, and *Neoceratitris cyanescens*, parasitoid survival rate ranges from 10 to 25%. *Bactrocera zonata* and *Ceratitris catoirita* are the best hosts, yielding parasitoid survival rates of more than 70% with no premature mortality. The egg-larval mortality of *C. capitata*, *C. rosa*, *D. ciliatus*, and *N. cyanescens*, and the pupal mortality of *D. demmerezi*, are significantly increased by parasitism. The size of emerging adults is affected by host species and is correlated to pupal weight. *Bactrocera zonata* would be a favorable host to support routine colonization of *F. arisanus* for mass production of this parasitoid.

© 2006 Elsevier Inc. All rights reserved.

Keywords: *Fopius arisanus*; Tephritidae; Host range; Opiinae; Fruit flies; Biological control

1. Introduction

Few parasitoid species have as an encouraging history as *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae) in terms of biological control of pest fruit flies (Diptera: Tephritidae). This opiine egg pre-pupal parasitoid was introduced to Hawaii in 1947. It was successfully established there and caused substantial reduction of the local *Bactrocera dorsalis* (Hendel) and *Ceratitris capitata* (Wiedemann) populations, becoming the predominant parasitoid of these pests (Haramoto and Bess, 1970). Since its laboratory rearing has been developed (Harris and Okamoto, 1991), additional studies have increased our knowledge of its biology and behavior. Currently, *F. aris-*

anus is known to parasitize 21 tephritid species and to develop, with variable success, on 18 of them (for review, see Rousse *et al.*, 2005).

Fopius arisanus has recently been introduced by CIRAD (Centre for International Cooperation in Agricultural Research for Development) into Reunion Island in a classical biological control programme. Eight tephritid species are currently reported to cause important damages to fruit and vegetables crops in this island: the peach fruit fly *B. zonata* (Saunders), the Natal fruit fly *C. rosa* (Karsch), the Mediterranean fruit fly *C. capitata*, the Mascarenes fruit fly *Ceratitris catoirita* Guérin-Méneville, the melon fly *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), the Ethiopian fruit fly *Dacus ciliatus* Loew, the Indian Ocean cucurbit fruit fly *Dacus demmerezi* (Bezzi) and the tomato fruit fly *Neoceratitris cyanescens* (Bezzi) (Etienne, 1972; White and Elson-Harris, 1992). It is known that *C. capitata* permits the development of *F. arisanus* and that the

* Corresponding author. Fax: +262 262 499293.
E-mail address: pascalrousse@cirad.fr (P. Rousse).

parasitoid nearly always fails to develop on *B. cucurbitae* (Harris and Bautista, 1996). Since the host status of the six other was unknown, we carried out laboratory experiments to determine their suitability for parasitism by *F. arisanus*. We also evaluated the consequences of parasitism by *F. arisanus* on the development of both the host and the parasitoid for all eight tephritid species.

2. Materials and methods

2.1. Insects

A colony of *F. arisanus* was established in December 2003 in the CIRAD Réunion Entomology Laboratory from a batch of parasitized pupae of *B. dorsalis* obtained from USDA-ARS Hawaii (E.J. Harris). Emerging adults were subsequently offered *B. zonata* eggs. The main colony was reared in a 110 × 60 × 60 cm plastic screened cage at 25 ± 2°C, 70 ± 20% RH and 12L:12D. The adults were given free access to water on a moistened sponge and to a mixture of honey:agar 15% (1:1). All fly species were provided with water, sugar and protein hydrolyzate (ICN Biomedicals, Aurora, OH, USA). They were reared in a climatically controlled room under similar conditions as the parasitoids.

2.2. Experiment 1: host specificity

Our objectives were to assess the effect of the host species on the parasitism rate, the parasitoid survival, the size of emerging parasitoids as well as the host mortality due to parasitism. We also examined the effects of a prior exposure of the hosts to the parasitoid females.

2.2.1. Procedure

Except for *N. cyaneescens*, 0–4-h-old fruit fly eggs were used in all experiments. As the survival of *F. arisanus* may be strongly affected by using too young eggs of host flies with long egg maturation times (Zenil *et al.*, 2004), the eggs of *N. cyaneescens* were used when 24–28-h-old (Brévault and Quilici, 2000). Eggs were exposed to parasitoids in small pieces of papaya (about 9 cm²) which were punctured with eight 5–10 mm deep holes. Twenty eggs were placed in each hole. Each piece of papaya was maintained for 24 h on a moistened sponge under a 1L transparent screened plastic bell cage with eight 6–8-day-old *F. arisanus* females. The papayas were then rinsed with water and eggs were sieved on a piece of thin netting.

After egg sieving, a sample of 20–40 eggs were randomly selected to assess the initial parasitism rate. This was done by using a modified dechorionation treatment (Moretti and Calvitti, 2003). The eggs were immersed for 60 s in a 2.6% NaClO solution, then rinsed with water and transferred onto a microscope slide. They were maintained in a thin drop of mineral oil to avoid desiccation during examination. Then the slides were observed under a binocular microscope at 100× magnification.

The remaining collected eggs were counted and gently transferred with a camel hair paintbrush to another 4-cm² black piece of netting. These eggs are hereafter referred to as the initial developing cohort. The netting was then transferred to an appropriate medium to allow larval development. Specifically, carrot and brewer yeast-based artificial diets were used for *C. rosa*, *C. catoirii*, *C. capitata*, and *B. zonata* (Etienne, 1973). Eggs of *B. cucurbitae*, *D. demmerezi*, and *D. ciliatus* were deposited between two slices of squash laid on instant mashed potato. Similarly, eggs of *N. cyaneescens* were deposited between two slices of potato laid on instant mashed potato. The media were placed in 8 × 5 × 2 cm plastic containers held in 10 × 10 × 8 cm plastic boxes with a layer of sand to enable pupation. At the end of larval development, pupae were collected by sieving the sand. Then, the pupae were placed on a sponge moistened with a 4% nipagine and benzoate solution (1:1) in 5 × 3 × 4 cm plastic boxes until the emergence of all adult insects. The plastic bells and boxes containing the larvae or pupae were maintained in the same climatic room as the main colony.

Three treatments were thus applied to the eggs of each of the eight fruit fly species. In treatment 1 (control), no parasitoids were placed with eggs under the bell. In treatment 2 (first exposure), eight 6–8-day-old-naïve females of *F. arisanus* were placed under the bell. Finally, a third treatment assessed the effect on parasitism rate of a prior exposure of the host to parasitoid females. For this treatment 3 (second exposure), eight randomly chosen females of the second treatment were re-used three days later. During these three days, the females were kept in a rearing cage and supplied with water and honey. Each treatment was replicated between 6 and 13 times, depending on egg availability.

2.2.2. Influence of parasitism on mortality of host fly pre-imaginal stages

As some exposed replications were not parasitized by *F. arisanus* (Table 1), only the effectively parasitized replications of treatments 2 and 3 (parasitism rate >0%) were taken into consideration, and the effective mean parasitism rate was calculated with these replications for each host fly species.

The egg-larval mortality of each fly species was assessed by comparing the number of collected pupae to the number of eggs in the initial developing cohort. The pupal mortality was assessed by comparing the numbers of dead pupae (without any insect emergence) and the initial number of collected pupae. The total mortality rate was assessed by comparing the number of emerging flies to the number of eggs in the initial developing cohort.

2.2.3. Influence of host species on the development of *F. arisanus*

We assessed the survival rate of *F. arisanus* on each fly species by dividing the number of emerged adult wasps by the expected number of parasitized eggs in the initial developing egg cohort based on parasitism rate evaluation.

ANNEXE 5 P. Rousse *et al.*, 2006. Specificity of *F. arisanus* in La Reunion Island

Table 1
Mean parasitism rates of eight tephritid species when host eggs were offered to *Fopius arisanus* parasitoids in no-choice experiments

Fly species	Number of replicates ^a	Mean initial parasitism rate (% ± SE) ^b	Mean initial parasitism rate (first exposure) (% ± SE)	Mean initial parasitism rate (second exposure) (% ± SE)	Mean effective parasitism rate (% ± SE) ^b
<i>B. cucurbitae</i>	10/14/14	17.9 ± 3.3 AB	20.0 ± 4.8	14.9 ± 2.6	17.9 ± 3.3 B
<i>C. capitata</i>	10/22/17	13.3 ± 2.2 A	11.0 ± 2.3	16.2 ± 4.1	17.3 ± 2.1 B
<i>D. ciliatus</i>	8/15/14	16.8 ± 2.9 AB	17.1 ± 4.0	16.3 ± 4.5	18.0 ± 2.8 B
<i>N. cyaneoscens</i>	10/14/14	8.9 ± 1.6 A	8.2 ± 1.6	9.7 ± 3.1	8.9 ± 1.6 A
<i>C. rosa</i>	10/17/15	17.9 ± 2.4 AB	17.0 ± 2.6	19.1 ± 4.8	20.3 ± 2.0 BC
<i>D. demmerezi</i>	10/16/14	26.2 ± 3.9 B	20.4 ± 4.7	35.8 ± 7.0	29.9 ± 3.9 C
<i>C. catoviri</i>	9/16/10	9.3 ± 2.5 A	5.4 ± 2.1	15.9 ± 4.8	14.7 ± 2.5 AB
<i>B. zonata</i>	10/24/24	17.3 ± 1.6 AB	15.7 ± 2.3	19.0 ± 2.1	17.3 ± 1.6 B

The experiment had 8–10 replications of unexposed control eggs and 14–24 replications when cohorts were exposed to the wasps. “Initial parasitism rate” is the parasitism assessed by dechoriation treatment on all exposed replications for each fly species (“exposed” replications), while “effective parasitism rate” is the parasitism calculated only on exposed replications where the parasitism rate was non-null (“parasitized” replications).

^a Control/exposed/parasitized.

^b First and second exposures pooled.

The size of each emerging wasp was assessed by measuring the length of one of the hind tibiae.

2.2.4. Data analysis

All mean comparisons were carried out with ANOVA. The percentages were transformed by $2\text{asin}\sqrt{x}$ to stabilize the variance. When necessary, a pairwise *t* means comparison test was used (R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

2.3. Experiment 2: occurrence of an immunological response

The potential immunological response of each fly species was tested. Two hundred eggs of each species (400 for *B. cucurbitae*) were successively exposed to parasitism in the main rearing cage of *F. arisanus*. The eggs were placed in a piece of papaya as described above and exposed to a large number of parasitoid females to maximize the parasitism rate. After a 24 h exposure period, the eggs were collected. Half of them were placed on a 4 cm² square filter paper in a small plastic box and the remainder were placed on the adequate development medium (see above). For every fly species, except *B. cucurbitae*, the first plastic boxes were regularly checked for egg hatching and L1 were collected and dissected in water. The developing larvae in boxes were maintained at 25 °C until all larvae reached the pre-pupal stage. Ten other larvae were collected and dissected at this stage. The hatching and larval development times for each

fly species are reported in Table 2. Larval dissections were carried out until 10 parasitized larvae were found for all examined stages of each species. Superparasitized larvae were not included in this total. We recorded the number of living (active), dead (inactive), and encapsulated *F. arisanus* larvae found.

The experimental procedure was slightly different for *B. cucurbitae*. From egg collecting and every day thereafter until pupation, we dissected daily parasitized eggs or larvae. We recorded the status of *F. arisanus* larvae as described above.

3. Results

3.1. Parasitism rates

The interaction between the factors “prior exposure” and “host species” was non-significant. Only the host species factor significantly influenced the initial parasitism rate ($F = 3.56$; $df = 7, 118$; $P < 10^{-2}$).

The mean initial parasitism rates (treatments 2 and 3 pooled) ranged from 9% (*N. cyaneoscens*) to 26% (*D. demmerezi*) (Table 1). *C. capitata*, *C. catoviri*, and *N. cyaneoscens* eggs were significantly less parasitized than *D. demmerezi* eggs. The four other species were parasitized at intermediate rates.

Generally, females tended to parasitize more eggs after a prior exposure (Table 1), at the exception of *B. cucurbitae* eggs whose parasitism rate decreased from 20 to 15%. The

Table 2
Some biological properties of Tephritidae of La Réunion Island (Brévault, 1999; Duyck and Quilici, 2002; Duyck et al., 2004b; Vayssières, 1999)

Fly species	Mean duration of egg stage at 25 °C (h ± SE)	Mean duration of larval stage at 25 °C (days ± SE)	Mean egg length (mm ± SE)	Mean pupal weight (mg ± SE)
<i>B. cucurbitae</i>	31 ± 0	5 ± 0.2	1.3 ± 0.1	17.6 ± 3.2
<i>C. capitata</i>	49 ± 1	6 ± 0.1	0.8 ± 0.1	7.5 ± 0.9
<i>D. ciliatus</i>	43 ± 1	5 ± 0.1	1.0 ± 0.1	13.4 ± 2.2
<i>N. cyaneoscens</i>	82 ± 1	5 ± 0.4	1.1 ± 0.1	9.3 ± 2.8
<i>C. rosa</i>	52 ± 1	10 ± 0.6	1.0 ± 0.1	10.0 ± 1.2
<i>D. demmerezi</i>	43 ± 1	5 ± 0.2	1.4 ± 0.1	21.1 ± 5.2
<i>C. catoviri</i>	52 ± 1	7 ± 0.4	0.9 ± 0.1	12.3 ± 1.4
<i>B. zonata</i>	49 ± 2	5 ± 0.5	1.0 ± 0.1	13.6 ± 1.3

increase of parasitism was most obvious for eggs of *C. catovritii* (5–16%) and *D. demmerezi* (20–36%). However, considering the eight host species, there was no overall significant effect of this second exposure on initial parasitism rate.

The effective parasitism rate was influenced by the “host species” factor ($F = 5.49$; $df = 7, 102$; $P < 10^{-5}$), with no significant interaction with the “prior exposure” factor (Table 1). Considering only the effectively parasitized replications, we obtained a parasitism rate ranging from 9% (*N. cyanesceus*) to 30% (*D. demmerezi*).

Of the total of 705 observed parasitized eggs, only 13 (1.8%) contained more than one *F. arisanus*, egg.

3.2. How parasitism influences the fly pre-imaginal survival

The calculated mortality of pre-imaginal stages of each tephritid fly species exposed to the parasitoid is reported in Table 3. The “host species” and “exposure to parasitism” factors significantly influenced the total host mortality, without any significant interaction ($F = 8.19$; $df = 7, 179$; $P < 10^{-7}$ and $F = 110.24$; $df = 1, 179$; $P < 10^{-15}$, respectively). All exposed fly cohorts suffered from an increase in their total mortality rate. As fly species were parasitized at different rates, the mean increases of total mortalities were not compared for the host species factor.

The affected stages varied depending on the fly species. The egg-larval and pupal mortalities were both significantly influenced by the “host species” and “exposure to parasitism” factors. Due to the significant effect of their interaction, the analyses were conducted separately for each fly species.

Bactrocera zonata and *C. catovritii* did not suffer any premature mortality. For these species, the increase of total mortality was due uniquely to the successful eventual development of adult parasitoids. *D. demmerezi* suffered an increase of its pupal mortality ($F = 41.05$; $df = 1, 22$; $P < 10^{-5}$). *Bactrocera cucurbitae*, *C. capitata*, *C. rosa*, *D. ciliatus*, and *N. cyanesceus* showed an increase of their egg-larval mortality ($F = 10.12$; $df = 1, 22$; $P < 10^{-2}$ – $F = 8.41$;

$df = 1, 25$; $P < 10^{-2}$ – $F = 11.12$; $df = 1, 23$; $P < 10^{-2}$ – $F = 19.28$; $df = 1, 20$; $P < 10^{-3}$ and $F = 9.01$; $df = 1, 22$; $P < 10^{-2}$, respectively).

3.3. Development of *F. arisanus*

The mean survival rates of *F. arisanus* on each fly species are reported in Table 4. Neither the “prior exposure” factor nor the interaction between the “prior exposure” and “host species” factors significantly influenced the survival of the female’s progeny. The fly species factor was significant ($F = 28.03$; $df = 7, 102$; $P < 10^{-15}$). No adult parasitoids emerged from the *B. cucurbitae* pupae. *C. capitata*, *C. rosa*, *D. ciliatus*, *D. demmerezi*, and *N. cyanesceus* permitted a low survival of *F. arisanus*, ranging from 9.5% (*C. capitata*) to 22.0% (*C. rosa*). The best hosts for the parasitoid were *C. catovritii* and *B. zonata*, with survival rates of 76%.

The size of adult wasps (Fig 1) was significantly affected by both the “host species” and the “sex” factors ($F = 61.55$; $df = 6, 211$; $P < 10^{-15}$ and $F = 149.59$; $df = 1, 211$; $P = 10^{-15}$, respectively). The interaction had no significant effect. For all seven host species, males were significantly smaller than females.

Table 4
Mean total survival rates of *F. arisanus* on each host species

Fly species	Mean number of parasitoids yielded from 100 exposed eggs (\pm SE)	Mean survival of <i>F. arisanus</i> (% \pm SE)
<i>B. cucurbitae</i>	0	0 A
<i>C. capitata</i>	1.6 \pm 0.4	9.5 \pm 2.1 B
<i>D. ciliatus</i>	1.3 \pm 0.3	11.2 \pm 3.1 B
<i>N. cyanesceus</i>	1.5 \pm 0.9	20.5 \pm 6.7 B
<i>C. rosa</i>	3.7 \pm 0.7	22.0 \pm 4.3 B
<i>D. demmerezi</i>	5.5 \pm 1.4	17.0 \pm 4.2 B
<i>B. zonata</i>	12.8 \pm 1.8	75.7 \pm 7.7 C
<i>C. catovritii</i>	14.6 \pm 3.5	76.0 \pm 9.5 C

For each host fly species the survival rate of the parasitoid is the number of yielded adult wasps divided by the initial number of exposed eggs multiplied by the effective parasitism rate.

Table 3
Mean mortalities of pre-imaginal stages of tephritid flies exposed to females of *Fopius arisanus*

Fly species	Egg-larval mortality (% \pm SE) (DWC)	Pupal mortality (% \pm SE) (DWC)	Total mortality (% \pm SE) (DWC)
<i>B. cucurbitae</i>	49.0 \pm 2.1 (+9.1)*	14.2 \pm 2.6 (+5.9 NS)	56.0 \pm 2.60 (+11.1)*
<i>C. capitata</i>	62.7 \pm 5.4 (+22.0)**	13.1 \pm 2.4 (–5.7 NS)	69.8 \pm 4.7 (+18.0)*
<i>D. ciliatus</i>	69.3 \pm 4.7 (+31.5)**	32.3 \pm 4.4 (+5.7 NS)	81.2 \pm 3.3 (+27.3)**
<i>N. cyanesceus</i>	69.6 \pm 3.4 (+15.2)**	30.2 \pm 7.0 (–1.4 NS)	78.8 \pm 2.9 (+10.3)*
<i>C. rosa</i>	60.0 \pm 5.7 (+25.2)**	9.0 \pm 2.4 (+1.3 NS)	67.2 \pm 4.7 (+27.0)**
<i>D. demmerezi</i>	56.9 \pm 2.8 (+6.85 NS)	40.5 \pm 4.7 (+29.4)**	81.2 \pm 2.3 (+25.2)**
<i>B. zonata</i>	59.3 \pm 2.9 (+5.5 NS)	8.4 \pm 2.7 (+4.2 NS)	75.5 \pm 1.9 (+19.8)**
<i>C. catovritii</i>	62.9 \pm 3.6 (+9.8 NS)	8.9 \pm 3.8 (+0.9 NS)	80.2 \pm 3.5 (+23.2)**

DWC represents the difference with control. Cases showing a significant increase of mortality due to exposure to parasitoids have been grey tinted. “Egg-larval mortality” is calculated by comparing the number of collected pupae to the initial number of eggs, “pupal mortality” compares the number of emerged adult insects (flies and wasps) to the number of collected pupae and “total mortality” compares the number of emerged adult flies to the initial number of eggs. NS, no significant difference.

* $P \leq 0.05$.
** $P \leq 10^{-2}$.
*** $P \leq 10^{-3}$.

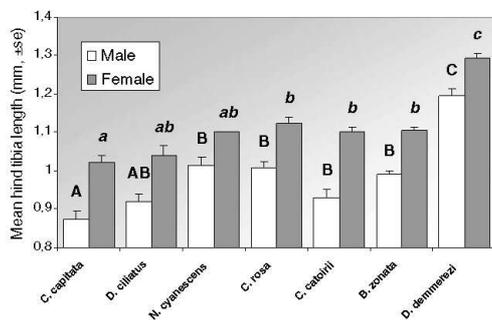


Fig. 1. Mean length of hind tibia of *Fopius arisanus* adults that emerged from eight species of tephritid host pupae. Bars within sex, with same case letters do not differ significantly (ANOVA).

The mean hind tibia lengths of wasps and the species mean weight of non-parasitized pupae were positively correlated for both male ($r^2=0.62$; $F=8.19$; $df=1, 5$; $P=0.04$) and female ($r^2=0.69$; $F=11.23$; $df=1, 5$; $P=0.02$) parasitoids.

3.4. Occurrence of immunological response

In all dissected fly larvae except *B. cucurbitae* larvae, the L1 of *F. arisanus* were alive and reacted to a slight stimulation of the dissecting needle.

No encapsulated eggs or L1 of *F. arisanus* were found in eggs and larvae of *B. cucurbitae* until the fourth day after parasitization. From day four until pupation, an increasing proportion of *F. arisanus* L1 were found dead, embedded in a white and downy capsule (Fig. 2). All parasitoid larvae found in pre-pupating *B. cucurbitae* were thus eliminated by encapsulation (process in which hemocytes form a multilayered envelope around the invading organism (Strand and Pech, 1995)).

4. Discussion

Fopius arisanus parasitized all the eight studied tephritid species. The mean parasitism rate in no choice situations slightly varied with tephritid species: gravid females of *F. arisanus* showed little discrimination among tephritid

eggs in no choice situations. In a similar study, Harris and Bautista (1996) also obtained little interspecific variations of the parasitism rates. The major difference with our results is the higher parasitism rates these authors observed on most species, especially on *C. capitata* (28.7% vs 13.3% in our results). This difference may be explained by some methodological differences between studies. Although egg exposure was similar, Harris and Bautista (1996) used indeed 15–20-day-old parasitoids.

In another set of no choice specificity experiments, Quimio and Walter (2001) noticed rather low parasitism rates by 9–11-day-old *F. arisanus* on *Bactrocera tryoni* (Frogatt), *Bactrocera jarvisi* (Tryon) and *Bactrocera cucumis* (French). The mean parasitism rates on these three species ranged from 3 to 11% and were not significantly different. However, when using 13–15-day-old females of *F. arisanus*, they obtained higher and significantly different mean parasitism rates, 5% (*B. cucumis*) and 38% (*B. tryoni*).

The results of these three studies suggest that the age of the parasitoid female could influence its discriminative abilities, i.e., middle aged and older females of *F. arisanus* (10–20-day-old) could be more likely to assess the host quality between host species than younger females in no choice experiments. This difference might be linked to variations in fecundity with age. However, Ramadan *et al.* (1994) showed yet that there were no differences of realized fecundity between 6–10-day- and 11–15-day-old *F. arisanus* females, and Wang and Messing (2003) demonstrated the high daily ovocyte production of *F. arisanus*. Nevertheless, in our experiments neither the age difference nor the prior experience of females clearly influenced the parasitism rate.

Finally, the superparasitism rates were very low. This is consistent with other studies (Bautista *et al.*, 1998; Harris and Bautista, 1996; Palacio *et al.*, 1991; Quimio and Walter, 2001): *F. arisanus* female probably recognizes previously parasitized host eggs and avoids to oviposit in them when the ratio host eggs/female is high. This avoidance behaviour might be modified when the number of available host eggs for each parasitoid female is low, i.e., when the ovipositing pressure becomes a limiting factor.

All the tephritid species studied were parasitized by *F. arisanus*, but they differentially supported and responded

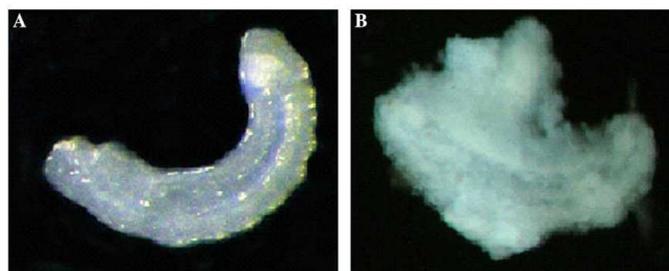


Fig. 2. L1 of *Fopius arisanus*. (A) Living larva, found in a L3 of *Bactrocera zonata*. (B) Dead larva in non-melanized capsule from a L3 of *Bactrocera cucurbitae*.

to the development of the parasitoid. The eight tephritid species may be divided in three classes.

The first class (non-host) contains only *B. cucurbitae*. This species suffered from a slight increase of its egg-larval mortality and no parasitoid successfully developed on it. The non-host status of *B. cucurbitae* was already known (Bautista *et al.*, 2004; Harris and Bautista, 1996). Bautista *et al.* (2004) obtained a mean parasitism rate of 44.5% on this species and also showed a significant increase of the mortality of pre-imaginal stages of *B. cucurbitae* after exposure to *F. arisanus* female at the ratio of 4 eggs per female. Our results are consistent with those of Bautista *et al.* (2004): we obtained a lower increase of pre-imaginal host mortality with a lower parasitism rate.

This immunity is caused by an immunological response which nearly always eliminates the parasitoid larva. This response occurs late in development, during the second and third instars of the host. It is a non-typical immunological response, i.e., without melanization (Carton and Nappi, 1997; Carton *et al.*, 2005; Vass and Nappi, 2001). Nishida and Haramoto (1953) mentioned that, after parasitization of *B. cucurbitae* eggs by *F. arisanus*, all parasitoid larvae were found dead in unhatched host eggs or in third instar host larvae. They did not however mention any immunological response.

Anastrepha suspensa (Loew) is the only other tephritid species known to partially encapsulate *F. arisanus*. The immunological response of *A. suspensa* differs from the one observed in *B. cucurbitae*: up to 50% of *F. arisanus* larvae are eliminated by encapsulation and melanization (Lawrence *et al.*, 2000). Three other *Anastrepha* spp. which have been experimentally parasitized by *F. arisanus* are non or poor hosts (Zenil *et al.*, 2004), and could thus exhibit a similar immune response. However, this point has not been checked by Zenil *et al.* (2004).

The second class (poor hosts) contains species on which the survival of *F. arisanus* was low, i.e., less than 25%. Most of tested species belong to this category: *C. capitata*, *C. rosa*, *D. ciliatus*, *D. demmerezi*, and *N. cyanescens*. The low survival of the parasitoid is not readily explained by encapsulation, which seems to be non-existing or avoided.

All these species suffered a significant increase of pupal (*D. demmerezi*) or egg-larval mortality (the four others species). It is probable that most of the host/parasitoid couples encountered a physiological incompatibility leading to a significant increase in mortality for both insects. This incompatibility may clearly be reduced by continuous rearing on a particular host: using a strain reared for 28 generations on *C. capitata*, Zenil *et al.* (2004) obtained a survival rate of about 40% on this host. We therefore must keep in mind that our results were obtained with *F. arisanus* females reared from *B. zonata*.

The third class (good hosts) contains *B. zonata* and *C. catovitti*. Both species ensured a high survival rate of *F. arisanus*. Neither egg-larval nor pupal mortality was significantly affected by parasitism in these species. The increase of total mortality was due uniquely to the successful devel-

opment of parasitoids. Both fly species apparently give better development rates of *F. arisanus* than *B. dorsalis* (Harris and Bautista, 2001).

The size of emerged wasps depended on the host they developed on. The weight of host pupa and the length of parasitoid hind tibia were highly correlated. The linked sizes of host and parasitoid are a well documented phenomenon (Quicke, 1997). As *F. arisanus* mainly develops in the pupa of its host, it is not surprising that a larger host pupa, offering more resources, allows for the development of a larger parasitoid. Zenil *et al.* (2004), in a similar study, noticed that the larger pupae of *Anastrepha ludens* (Loew) provide larger parasitoids than *C. capitata*. However the adult parasitoids emerged from *A. ludens* pupae often show malformations and have a reduced life expectancy. Although such parameters have not been taken into consideration here, we did not notice any obvious malformation in the emerged wasps.

To conclude, we observed that naive *F. arisanus* parasitized all exposed species, whether their progeny is able to develop on them correctly or not. This behaviour has already been reported: in laboratory conditions, the females of this parasitoid parasitize the eggs of *B. cucumis* (Quimio and Walter, 2001) and *A. obliqua* (Zenil *et al.*, 2004), though these two tephritid species do not allow for any successful development. On the other hand, females apparently do not accept eggs from other dipteran families: we obtained evidence that the eggs of *Stomoxys calcitrans* (L.) (Diptera: Muscidae), exposed in papayas, are not parasitized (data not shown). *Fopius arisanus* is largely polyphagous (27 known parasitized flies species up to now), but its host range appears to be "restricted" to Tephritidae. Recognition and acceptance behaviors (Vinson, 1976) are probably led by stimuli common to many tephritid species, although the quantitative response to those stimuli may be influenced by other criteria such as host size.

In all tested host species, mortality increased after *F. arisanus* parasitization. Yet only *B. zonata* and *C. catovitti* are suitable hosts for the development and survival of the pre-imaginal stages of the parasitoid. Whereas *C. catovitti* is a minor pest on La Reunion island, *B. zonata* is an invasive species that inflicts serious economical damage on important fruit crops within its distribution range (Duyck *et al.*, 2004a; Taher, 1998). It appears therefore that *F. arisanus*, which is already being used as a biocontrol agent against *B. dorsalis*, could similarly be effective against *B. zonata*.

Acknowledgments

The authors gratefully thank J. Payet, S. Glenac, and L. Moutoussamy for maintaining the fly colonies. They equally acknowledge C. Simiand for handling the *F. arisanus* strain. Many thanks also to V. Quilici, Dr. E. Harris and Dr. S. Nibouche for the reviewing and correction of the manuscript. This work was technically supported by F. Sauveur and funded by the Conseil Régional de La Réunion and the European Union.

ANNEXE 5 P. Rousse *et al.*, 2006. Specificity of *F. arisanus* in La Reunion Island

References

- Bautista, R.C., Harris, E.J., Lawrence, P.O., 1998. Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: clues to insectary propagation. *Entomol. Exp. Appl.* 89, 79–85.
- Bautista, R.C., Harris, E.J., Vargas, R.L., Jang, E.B., 2004. Parasitization of melon fly (Diptera : Tephritidae) by *Fopius arisanus* and *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera : Braconidae) and the effect of fruit substrates on host preference by parasitoids. *Biol. Control* 30, 156–164.
- Brévault, T., 1999. Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate *Neoceratitis cyanoescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). Doctoral thesis. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Montpellier, France.
- Brévault, T., Quilici, S., 2000. Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanoescens*. *Entomol. Exp. Appl.* 94, 25–30.
- Carton, Y., Nappi, A., 1997. Drosophila cellular immunity against parasitoids. *Parasitol. Today* 13, 218–227.
- Carton, Y., Nappi, A., Poirie, M., 2005. Genetics of anti-parasite resistance in invertebrates. *Dev. Comp. Immunol.* 29, 9–32.
- Duyck, P.F., Quilici, S., 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitidis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bull. Entomol. Res.* 92, 461–469.
- Duyck, P.F., David, P., Quilici, S., 2004a. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecol. Entomol.* 29, 511–520.
- Duyck, P.F., Sterlin, J.F., Quilici, S., 2004b. Survival and development of different life stage of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bull. Entomol. Res.* 94, 89–93.
- Etienne, J., 1972. Les principales Trypétides nuisibles de l'île de la Réunion. *Ann. Soc. Entomol. France* 8, 485–491.
- Etienne, J., 1973. Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitidis rosa* (Diptera : Trypetidae). *Entomol. Exp. Appl.* 16, 380–388.
- Haramoto, F.H., Bess, H.A., 1970. Recent studies on the abundance of the Oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. *Proc. Haw. Entomol. Soc.* 20, 551–566.
- Harris, E.J., Okamoto, R. Y., 1991. A method for rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in the laboratory. *J. Econ. Entomol.* 84, 417–422.
- Harris, E.J., Bautista, R.C., 1996. Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomol. Exp. Appl.* 79, 187–194.
- Harris, E.J., Bautista, R.C., 2001. Implications of host mortality on the economics of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) mass rearing. *Biocontrol* 46, 275–287.
- Lawrence, P.O., Harris, E.J., Bautista, R.C., 2000. Development and reproductive biology of the egg-pupal parasite, *Fopius arisanus* in *Anastrepha suspensa*, a new tephritid host. In: Tan, K.H. (Ed.), *Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests*. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia, pp. 739–748.
- Moretti, R., Calvitti, M., 2003. Mortality by parasitization in the association between the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* and *Ceratitidis capitata*. *Biocontrol* 48, 275–291.
- Nishida, T., Haramoto, F.H., 1953. The immunity of *Dacus cucurbitae* to the attack of the parasites of *Dacus dorsalis*. *J. Econ. Entomol.* 46, 61–64.
- Palacio, I.P., Ibrahim, A.G., Ibrahim, R., 1991. Interspecific competition among opiine parasitoids of the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Phil. Entomol.* 8, 1087–1097.
- Quicke, D.L.J., 1997. *Parasitic wasps*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Quimio, G.M., Walter, G.H., 2001. Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *J. Appl. Entomol.* 125, 135–140.
- Ramadan, M.M., Wong, T.T.Y., McInnis, D.O., 1994. Reproductive biology of *Biosteres arisanus* (Sonan), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. *Biol. Control* 4, 93–100.
- Rousse, P., Harris, E.J., Quilici, S., 2005. *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae Overview. *Biocontrol News and Informations* 26, 59–69.
- Strand, M.R., Pech, L.L., 1995. Immunological basis for compatibility in parasitoid–host relationships. *Annu. Rev. Entomol.* 40, 31–56.
- Taher, M., 1998. *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. Disease and pest outbreaks. Arab and Near East Plant Protection Newsletter, no. 27, December 1998, FAO 27, p. 30.
- Vass, E., Nappi, A., 2001. Fruit fly immunity. *BioScience* 51, 529–535.
- Vayssières, J.F., 1999. Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera-Tephritidae) ravageurs des cucurbitaceae à La Réunion. Doctoral thesis. Museum d'Histoire Naturelle de Paris, France.
- Vinson, S.B., 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21, 109–132.
- Wang, X.G., Messing, R.H., 2003. Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae): do host-associated stimuli promote ovarian development? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96, 571–578.
- White, I.M., Elson-Harris, M.M., 1992. Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. C.A.B. International, Wallingford, UK.
- Zenil, M., Liedo, P., Williams, T., Valle, J., Cancino, J., Montoya, P., 2004. Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biol. Control* 29, 169–178.

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Host microhabitat location by Fopius arisanus

P. Rousse *et al.*

Correspondence : Pascal Rousse, CIRAD 3P, 7 chemin de l'IRAT, 97410 St Pierre, France

☎ (262) 262 499 231, 📠 (262) 262 499 293, pascal.rousse@cirad.fr

The host- and microhabitat olfactory location by *Fopius arisanus* suggests a broad potential host range

Rousse, P.; Chiroleu, F.; Veslot, J. & Quilici, S.

CIRAD, UMR PVBMT, St Pierre, F-97410 France; Univ Réunion, St Denis, F-97400 France

Abstract. The determination of eliciting infochemicals for parasitoid females is a critical issue in applied and fundamental parasitoid research. The olfactory location of host and its microhabitat by *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-pupal parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae), was investigated. The potential sources of volatiles were placed in opaque traps and tested in field cages, under semi-natural conditions. *Fopius arisanus* females positively respond to synomones from mango leaves and from fruits belonging to many botanical families, including the non host plant strawberry. They prefer fruits infested by Tephritidae to uninfested ones, but do not discriminate between fresh and old infestations. *Fopius arisanus* females are attracted by the odors of feces of the tephritid fly *Bactrocera zonata* (Saunders). They exhibit a remote detection of a volatile kairomone coating the egg mass of all tested Tephritidae species but absent in the egg mass of the Muscidae *Stomoxys calcitrans* (L.). All these infochemicals are volatile, but only those emanating from fruit and from feces are attractants perceived before landing. The relations between this apparent generalist behavior and the dietary specialization of *F. arisanus* are discussed, according to its ecology and behavior in its natural environment.

Key words: host selection; polyphagous parasitoid; infochemicals; kairomone; synomone; Tephritidae; Braconidae; insect; tritrophic interactions; behavioral ecology

Introduction

Microhabitat location describes the behavior of a parasitoid, flying through the host habitat, perceiving a landing site, flying towards this site and landing on it, or rejecting it. During this process, parasitoids are known to respond at this stage to visual stimuli and to highly and moderately volatile infochemicals (Vinson, 1991). These volatiles may be emitted by the plant, the host population, the host or their interaction (Quicke, 1997; Vinson, 1998). The accurate determination of these infochemicals is a critical issue in fundamental and applied parasitoid research because they largely design the insect behavior and ecology. Such a sequence was investigated in our study for *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) (Braconidae: Opiinae), a solitary egg-pupal parasitoid of Tephritidae. After its introduction in Hawaii in 1946, this species became the predominant parasitoid of tephritid flies there (Haramoto & Bess, 1970; Wong *et al.*, 1984) and contributed significantly to the regulation of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) and *Ceratitis capitata* (Wiedemann) populations (Bess *et al.*, 1961; Vargas *et al.*, 1993). Up to now this parasitoid is known to develop on 24 tephritid species and moreover to oviposit even in non host tephritid species like *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Rousse *et al.*, 2005).

Wang and Messing (2003) described the behavior of *F. arisanus* when foraging for host eggs after landing on the fruit, i.e. the host location. In two studies on color attraction for *B. dorsalis*, Vargas *et al.* (1991) and Cornelius *et al.* (1999) showed that *F. arisanus* responds to colored sticky traps. Also, Liquido (1991), Harris and Bautista (1996), Bautista and Harris (1996), Bautista *et al.* (2004) investigated the relations between host plant odor and parasitism rate and Altuzar *et al.* (2004) described its response to fruit odors using a wind tunnel.

Nevertheless, the nature of cues guiding the female of *F. arisanus* before landing is still poorly known. The above mentioned studies showed that *F. arisanus* females respond to various fruit odors and that their resulting parasitism rate is influenced by the fruit species or the fruit maturation. The present study analyzes step by step the response of the parasitoid to volatile infochemical cues. It describes the response to volatiles emitted by the host habitat, the host microhabitat, the host population and the host itself.

Materials and methods

Dukas and Duan (2000) showed that the host microhabitat location behavior of *F. arisanus* is plastic and can be modified by associative learning, to increase its fitness. This stresses the importance of using naive females. Here are highlighted the innate responses of *F.*

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

arisanus females to olfactory stimuli from the host microhabitat olfactory stimuli. The results should give us some cues to assess the potential host range and the behavior of this parasitoid in a tritrophic context.

Three sets of choice experiments were carried out. The first set (experiments 1-8, table 1) aimed to screen various potential sources of attractive cues. In the second set (experiments 1-18, table 2), the specificity of these infochemical sources was investigated. Finally, the third set (experiments 19-22, table 3) was designed to assess the range of perception of these volatile infochemicals, i.e. to distinguish between attractant and arrestant volatiles. All experiments were carried out in cylindrical mesh-screened field cages (2.5m high x 3m diameter, Synthetic Industries, Gainesville, U.S.A.). For lexical convention, the fruit tree was considered as habitat and the fruit itself as microhabitat. A fruit is designed as host or non host food plant depending if it is reported to be attacked by tephritid flies or not (White & Elson-Harris, 1992).

Insects

A colony of *F. arisanus* was established in december 2003 in the CIRAD Réunion Entomology Laboratory from a batch of parasitized pupae of *B. dorsalis* obtained from USDA-ARS Hawaii (E.J. Harris). Emerging adults were subsequently offered *B. zonata* eggs for 5-20 generations. The main colony was reared in a 110x60x60 cm plastic screened cage at $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 20\%$ RH and 12L:12D. The adults were given free access to water on a moistened sponge and to a mixture of honey / agar 15 % (1:1).

From their emergence to the experiment, the females used in the following bioassays were reared with males in a room free from any fly odor (conditions similar to the rearing room), and so were assumed to be mated.

Experiments 1-18: procedure

Except when otherwise specified, five 1.5-2m tall potted mango trees (*Mangifera indica* L.) were placed in each cage to create semi natural conditions. The volatile sources were put in black painted traps (TephritrapTM, Sorygar, Spain) which were hung 1.5m above the ground on an H-shaped base and regularly arranged along a 1m radius circle. The traps on the circumference were randomly placed at the start of the experiments and then rotated 90° clockwise every hour to minimize the influence of trap position. The control trap was placed in the middle of this circle, except for the experiment using only two traps where it was

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

placed on the circumference, opposite to the other. Half a dispenser of dichlorvos (about 0.5 g, C-72, Biosystèmes, France) was put in each trap to quickly kill every entering wasp. Pre-trials were conducted to ensure these dispensers had no repelling effect.

100 sexually mature (6-15 days old) and naive *F. arisanus* females were released in the cage at the start of the experiment. The traps and their contents were handled with latex gloves. Each experiment lasted 4h and was replicated 6 times.

Experiments 1-8. Screening for eliciting infochemicals

Experiment 1. Infochemicals from host habitat

This experiment was carried out to assess the attractiveness of leaves from host and non host food plants. The potted mango trees were removed from the cage during this experiment. Three traps were used. The first trap contained 2-3g mango leaf, the second trap the same weight of *Ficus* sp leaves whereas the third trap was empty (control).

Experiments 2-4. Infochemicals from host microhabitat.

In these experiments, the response of the parasitoid to uninfested and tephritid infested fruits was assessed. The fruits were artificially pierced (punched by 40 holes with a needle) to increase the volatile emanations and elicit the fly infestation when necessary. In experiment 2 an empty trap was compared with a trap containing an uninfested orange. In experiment 3, an empty trap was compared with a trap containing an uninfested orange and another one containing a freshly infested orange. This infested orange was first artificially pierced and left for one hour in the main rearing cage of *B. zonata* (containing 10000-20000 flies) just before the experiment.

In experiment 4, three treatments were compared. The first trap (control) contained an uninfested mango whereas the second trap contained a mango placed during one hour, immediately before the experiment, in a cage containing 200, 35-45 days old females of *B. zonata*. The third trap contained a mango treated similarly but 6 d. earlier. All mangos were picked at the same time, when mature green, and were half ripe at the time of the experiment. After collection and infestation of one third of them, they were kept at $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 20\%$ for 6 d.

Experiments 5-6. Infochemicals from host population.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

These two experiments were conducted to determine if *F. arisanus* females respond to frass/feces deposited by the adult hosts on the substrate they visit. In experiment 5, a trap containing a clean square of filter paper (side about 20cm) was compared with a trap containing a similar square of paper marked by *B. zonata* females. To achieve this, the paper was enclosed in a small plastic box (200mL) with 30 mature (35-45 days old) females of *B. zonata* for 24h just before the experiment.

Experiment 6 compared five treatments. One contained a clean square of filter paper, the four other contained papers visited by males or females. For both sexes, either sexually immature (0-5 days old) or mature (35-45 days old) adults were used.

Experiments 7-8. Infochemicals from host egg mass.

These two experiments aimed to point out the response to any volatile kairomone located on the host egg mass. In experiment 7, a first empty trap was compared with two other traps, each containing 250mg of 0-24h *B. zonata* eggs. In one trap, eggs were washed with distilled water whereas in the other they were kept unwashed.

Two treatments were compared in experiment 8. The first trap contained an open Petri dish with a sponge of same diameter inside (9 cm diameter). The sponge was first sterilized in an autoclave then was moistened by an aqueous solution obtained by immersing 500mg of 0-24h *B. zonata* eggs in 20cL of distilled water for 5mn and then by removing the eggs by filtering. The second trap contained a similarly treated Petri dish and a sponge moistened with 20cL of distilled water (control).

Experiments 9-18. Specificity of perceived infochemicals

Experiment 9-14. Fruit attractiveness.

Six experiments were carried out to assess the attractiveness of six fruit species from different families for the females of *F. arisanus*. In each experiment, a trap containing 25-30g of sliced fruit was compared with an empty trap. The tested fruits were guava *Psidium guajava* L., Myrtaceae (exp. 9), zucchini *Cucurbita pepo* L., Cucurbitaceae (exp. 10), mango *M. indica*, Anacardiaceae (exp. 11), tomato *Lycopersicon esculentum* Miller, Solanaceae (exp. 12), Indian almond *Terminalia catappa* L., Combretaceae (exp. 13) and strawberry *Fragaria vesca* L., Rosaceae (exp. 14). These fruits were chosen because they are non hosts, hosts for ecologically different tephritid species or preferred hosts for *B. zonata* in La Réunion (see below for details).

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Experiment 15-16. Comparisons of host and non host food fruits.

These two experiments compared the attractiveness of the non host food fruit strawberry to that of three other fruits and a control (empty trap). In experiment 15 were used three fruits which are hosts of ecologically different tephritid species present in La Réunion: tomato (attacked by the oligophagous *Neoceratitis cyanescens* Bezzi), zucchini (attacked by oligophagous tephritids specialized on Cucurbitaceae) and orange (attacked by polyphagous tephritids).

For experiment 16 three fruits were chosen among the preferred hosts of *B. zonata* in La Réunion: mango, Indian almond and guava.

Experiment 17-18. Comparisons of egg masses of a tephritid community.

In these two experiments the attractiveness for females of *F. arisanus* of egg masses of different fly species was compared. The egg masses were 250 mg of 0-24h unwashed eggs. In experiment 17, an empty trap was compared with four other traps containing eggs of *B. zonata*, *C. capitata*, *C. rosa* (Karsch) and *C. catoirii* Guérin-Meneville. These four species were compared because their ecology shows some similarities: they are polyphagous and have a partially shared host plant range. Consequently, in the field, they may be encountered by the parasitoid on a same fruit. In experiment 18, the empty control trap was compared with a trap containing eggs of the haematophagous fly *Stomoxys calcitrans* L. (Diptera: Muscidae).

Experiments 19-22. Range of perception of infochemicals

These experiments were carried out to determine if attractive volatiles were perceived in flight by the parasitoid and then induced landing on the source, or if they were perceived only after landing. The observations took place in a field cage similar to those described above. The sources of olfactive stimuli were put in two yellow Tephritrap™, 1m spaced out, hung on a 1.5m long metallic rod, 1.5m above ground. Pre-trials showed that yellow was unattractive for naive females of *F. arisanus*. The rod was placed perpendicularly to the axis given by the sun direction at time of experiment, and two potted mango trees were placed behind it. 200 females (same conditions of rearing as described above) were released in the cage 15mn before the start of the experiment, i.e. before hanging the traps. An observer sat 2m away in front of the rod, and recorded every 3mn the number of females presents on each trap. Those females were then collected with a hand-aspirator and removed from the experiment. For the last experiment (Exp. 22), the females landing on each trap were counted but not collected

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

(22-1) and the females entered in each trap were counted and removed every 3mn (22-2). Each experiment lasted 36mn. The traps were permutated every 9mn. Each experiment was replicated 3 times.

Four couples of traps were tested: empty/uninfested orange (Exp. 19), uninfested orange/infested orange (Exp. 20), clean filter paper/filter paper previously visited by mature females of *B. zonata* (Exp. 21), empty/unwashed eggs of *B. zonata* (Exp. 22) (see above for the preparation of volatile sources).

Statistical analysis

All analyses were performed with the R software (R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). The functions used were `aov()`, `TukeyHSD()` and `t.test()`.

For the experiments 1-18, we assessed the “trap content” effect. As climatic variations between cages and days induced a large variance in the number of parasitoids caught, we analyzed the percentages of total replication captures in each trap - after root arcsine transformation and corrections for extreme values (0 and 100%) (Fischer & Yates, 1982)- in a two-way ANOVA without interaction. The main factors, i.e. “trap content” and replication, were assumed to be fixed effects. Comparisons of means were performed using the Tukey test. The hypothesis of the independence of counts within an experiment was considered to be reasonably met because of a large number of untrapped parasitoids left at the end of each experiment (table 1-3).

In the experiments 19-22, the variance was weaker. Paired Student's *t* tests were performed to compare the data of coupled landing observations.

Results

Experiments 1-8. Screening for eliciting infochemicals (table 1)

Mango leaves were found to be attractive for the females of *F. arisanus* (Exp. 1). The attractiveness of *Ficus* sp. leaves was not significantly different from that of mango leaves or control. The uninfested orange was attractive too (Exp. 2). Experiments 3 and 4 showed that the infested orange was significantly more attractive than the uninfested one and that the decaying mango fruit, containing only larvae, was as attractive as a recently infested fruit.

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

The filter paper visited by mature females of *B. zonata* became attractive for the females of *F. arisanus* (Exp. 5). Experiment 6 showed that this was still true whatever the sex or the sexual maturity of the flies.

Finally, the experiments 7 and 8 pinpointed the presence in the egg mass of *B. zonata* of a volatile attractive for the females of *F. arisanus*.

Experiments 9-18. Specificity of perceived infochemicals

All tested fruits, including the non host food fruit strawberry, were attractive for the females of *F. arisanus* in “no-choice situations” (Exp. 9 to 14). The two choice experiments (Exp. 15 and 16), showed that this attraction was dependant on the fruit species. In both cases, the strawberry belonged to the most attractive fruits.

The egg masses of all tested tephritid were shown to be attractive (Exp. 17). Among the attractive egg-masses, the females of *F. arisanus* significantly preferred the egg mass of *B. zonata*. The eggs of *S. calcitrans* (Exp. 18) were not attractive for the females.

Experiments 19-22. Range of perception of infochemicals

The volatiles emitted by the fruit and the fly feces were perceived during flight by the female of *F. arisanus* and induced its landing on the trap which contained them (Exp. 19 and 21). Before landing, the females were also able to distinguish between the infested fruit and the uninfested one and preferred the former (Exp. 20). On the contrary, the odor of *B. zonata* eggs was not perceived during flight as the landing occurred randomly on both traps (Exp. 22-1). However, the volatiles from eggs were perceived after landing and induced significantly more catches in the trap containing the eggs than in the empty trap (Exp. 22-2).

Discussion

The females of *F. arisanus* responded positively to synomones from host's habitat and microhabitat. They were assumed to search for host because they had been fed during their rearing, although a response to potential sugar source cannot be excluded, for instance in the response to volatiles from fruits. Similarly, Altuzar *et al.* (2004) showed such a response of *F. arisanus* females to guava and orange synomones in wind tunnel assays. Other opiine parasitoids of Tephritidae have been reported to respond to synomones from host food fruits: *Psytalia fletcheri* (Silvestri) females respond to volatiles from zucchini (Messing *et al.*, 1996)

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

and *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) to volatiles from various fruits (Leyva *et al.*, 1991). A positive innate response to host food plant odors is thought to be more common in parasitoids of monophagous hosts (Kaiser & Cardé, 1991, Kester & Barbosa, 1991, 1994, Van Baaren & Nénon, 1996). However, this kind of attraction, though greatly depending on experience (Couty *et al.*, 1999; Udayagiri & Jones, 1993), can be found innately in parasitoids of polyphagous hosts too (Campan *et al.*, 2002; Jang, 1997).

Curiously, in *F. arisanus*, this innate response was unselective and might lead to non host food plants. Attraction of parasitoids to non host food plants is uncommon but has already been observed. Perfecto and Vet (2003) noticed that naive *Cotesia glomerata* females are attracted by volatiles from potato (*Solanum tuberosum* L.), though this plant is not attacked by its favorite host *Pieris rapae* L.. Although *C. glomerata* has a narrow host range, *P. rapae* is polyphagous and feeds on several plant families. *Cotesia glomerata* is therefore supposed by Perfecto and Vet (2003) to respond to some generic green leaf volatiles. Similarly, *Macrocentrus grandii* Goidanish, parasitoid of polyphagous Pyralidae, responds to generic volatile (Udayagiri & Jones, 1992). Actually, most juicy fruits are potentially attacked by one or more tephritid species (White and Elson-Harris, 1992) and the risk of failure for a naive female attracted by any juicy fruit is therefore poor. *Fopius arisanus* females could innately respond to a generic volatile or mixture of volatiles, shared by many if not all juicy fruits. The observed preferences of the parasitoid may correspond to variations in concentrations of this (these) volatile(s) between fruit species. In terms of cost and benefits, it might be less costly for a polyphagous parasitoid of tephritid flies to globally respond to all types of juicy fruits rather than innately discriminate among many chemical fruit signatures of which only a few are not food plants for tephritids. However there is a lack of field data to confirm this hypothesis: one would need an estimate of the number of fruits *F. arisanus* locates in a given environment, and the fraction of these fruits which are not host food plants. This hypothesis converges with a similar one emitted by Krainacker *et al.* (1987) to explain the polyphagous behavior of *C. capitata* which has been sometimes reported to oviposit in non host food fruits in the field.

The infested fruits induced a stronger response of the females compared with healthy fruit. The greater attraction observed could be due to kairomones let by the host and the host population on the fruit, or to synomones induced by the infestation (Turlings *et al.*, 1995). Various studies underlined the greater attractiveness for opiine parasitoids of plants infested by their hosts compared with uninfested ones. For instance, Eben *et al.* (2000) observed that

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

D. longicaudata preferred fruits infested by its hosts, and Messing *et al.* (1996) made similar conclusions with *P. fletcheri*.

These infested fruits were still more attractive than the uninfested ones one week after the infestation, i.e. when they were decaying and contained only larvae that *F. arisanus* could not parasitize. Such a strategy might be profitable for a parasitoid in the field when the decaying plant becomes more and more attractive for ovipositing hosts. This is the case for instance in some Anthomyiidae (Baur *et al.*, 1996; Dindonis & Miller, 1980), but such a behavior is uncommon in Tephritidae: Fitt (1984) showed that *Bactrocera jarvisi* (Tryon) and *B. tryoni* (Frogatt) preferentially oviposited in fruits without any larva inside. It is thus surprising that *F. arisanus* is attracted by fruits in which it has few opportunities to find eggs, though the presence of decayed fruits may indicate the vicinity of fresher ones.

The females of *F. arisanus* were also attracted by volatiles let by tephritid adults. Indeed, according to Noldus *et al.* (1987), insect eggs emit few or no volatiles and egg parasitoids usually rely on cues from the host community to detect the microhabitat. This attractiveness neither depended on sex nor on sexual maturity of the fly and one can suppose that *F. arisanus* females respond to the odor of feces. Such a strategy has already been shown in egg parasitoids (Meiners *et al.*, 1997) as well as in Braconidae (Parra *et al.*, 1996).

The female of *F. arisanus* also respond to a volatile and hydro-soluble kairomone (or a mixture of such kairomones) emanating from the eggs of Tephritidae. Such a volatile was present in the egg-masses of the four tested tephritid species and absent in the egg-masses of *S. calcitrans* (Muscidae). It was perceived at shorter range than volatiles from fruit and feces and should therefore be only moderately volatile. Actually, this kairomone seems to act less as an attractant than as an arrestant molecule, increasing the search activity in a small area (Tumlinson *et al.*, 1992). Like with fruits, the preferences shown by the female parasitoid might indicate a difference in concentration or nature of this kairomone among tephritid species.

Few studies mention volatiles emitted by egg masses. Usually, the kairomones deposited with eggs during oviposition elicit the recognition and/or acceptance by egg parasitoids (Bin *et al.*, 1993; Borges *et al.*, 1999; Kainoh & Tatsuki, 1988; Strand & Vinson, 1982, 1983a, b). Meiners *et al.* (1997) even showed that such kairomones are sometimes unattractive, the parasitoid eventually contacting the host eggs only by chance. In other words, these kairomones usually belong to the group 3 of infochemicals as defined by Vinson (1991), i.e. non volatile cues perceived by contact chemoreceptors.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

The chemical nature and physiological role of the volatile present in some tephritid egg masses is unknown. To our knowledge, only four similar cases have been mentioned which deal with oophagous parasitoids (Conti *et al.*, 2003; Hofstetter & Raffa, 1998; Sales, 1979; Wysoki & De Jong, 1989). These olfactometry tests showed that host eggs were attractive at a maximal distance of about ten centimeters. As a positive response to egg masses was observed for all tested tephritid species, it is assumed that this volatile is a more family-specific than species-specific kairomone.

Fopius arisanus is up to now known to recognize and parasitize at least 27 tephritid species. This list contains 18 species artificially tested, whereas the remaining have been recorded from field collections. In essence, *F. arisanus* did locate and accept all tephritid species experimentally presented on juicy fruits, including non host species and species it never encountered in its evolutionary history (Rouse *et al.*, 2006). During the host selection process, *Fopius arisanus* females probably do not recognize separately each host species, but rather react globally to members of the family Tephritidae. As discussed about the response to fruit species, the occurrence of non host Tephritid species is low and the risk of failure for naive females is subsequently weak.

The precise host range of *F. arisanus* has still to be defined. The stimuli involved in host location and host recognition might be present in many Tephritidae feeding on juicy fruits. As this family currently contains about 4000 species of which about 50% feed on juicy fruits (White & Elson-Harris, 1992), this might eventually suggest a large *potential* spectrum of hosts for *F. arisanus*.

But what about its *actual* host range *in natura* ? Two observations from laboratory results could nuance the above advanced hypothesis. Firstly, although the possibility for *F. arisanus* to develop on such numerous host species is proven, its development is highly variable depending on the host species (Harris & Bautista, 1996; Quimio & Walter, 2001; Rouse, Gourdon & Quilici, 2006; Zenil *et al.*, 2004). Secondly, choice experiments showed clear preferences during olfactory location of host and of its microhabitat (the present study), and host acceptation (Rouse, P. and Quilici, S., unpublished data). One may therefore expect in the field an heterogeneous distribution of the parasitoid among hosts and host food plants. This parasitoid would mainly respond to the more attractive fruits and develop on the more favorable tephritid species in the field. Rather than a polyphagous generalist, *Fopius arisanus* is more probably an oligophagous and opportunist parasitoid specialized on Tephritidae.

Nevertheless the field data published up to now hardly support this expectation. In Hawaii, Costa Rica, Fiji and Australia, *F. arisanus* has been collected from 9 Tephritidae

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

(Snowball & Lukins, 1964; Wharton & Gilstrap, 1983; Wharton *et al.*, 1981) and 22 fruit species (Purcell, 1998; Vargas, Stark, Uchida & Purcell, 1993) in the world. Most of the available numeric data come from Hawaii where the parasitoid is widespread. Although *B. dorsalis* seems to be a far better host than *C. capitata* for the development of *F. arisanus* (Harris & Bautista, 1996), no clear difference can be drawn in parasitism rates between both in the field (Haramoto & Bess, 1970; Vargas *et al.*, 2001). Similarly, *F. arisanus* is the predominant opiine parasitoid of Tephritidae on all collected fruit species (Vargas, Stark, Uchida & Purcell, 1993).

This discrepancy between expectations and field observations may be explained by facts known about its behavior. Actually, the present study showed that newly emerged parasitoids present a large set of innate responses, and Dukas and Duan (2002) showed that the innate response of *F. arisanus* females to fruit odor can be modified by rewarding experiences. *Fopius arisanus* has evolved in a tropical environment, with numerous different suitable resources (host and host plants) having different phenologies or ecological requirements. According to the available resources at the time of their emergence, some of these innate responses may so be reinforced by associative learning (Vet & Dicke, 1992; Vet *et al.*, 1995). The generalist foraging behavior shown by naive wasps in our experiments could therefore evolve with experience towards a more specialized one. In a same heterogeneous environment, one may thus suppose the co-existence of distinctly specialized sub-populations of *F. arisanus* temporally structured by their dispersion abilities and the spatial distribution of resources (Horner *et al.*, 1999; Steidle & Van Loon, 2003). Snowball (1964) and Snowball and Lukins (1966) reported clear preferences of *F. arisanus* for some fruits in the field in Australia, but noticed that these preferences were variable in time and space. From this point of view, the natural populations of *F. arisanus* might indeed be a complex of different oligophagous sub-populations giving the improper impression of a large polyphagy in the species. The confirmation of such hypothesis requires future studies on the specificity and individual preferences of parasitoids collected in the wild.

Acknowledgements

We thank F. Gourdon and C. Simiand for maintaining the parasitoid colony, as well as J. Payet and S. Glénac for rearing the flies. Many thanks to R. Cenicerros and T. Hue (GRDSR) for providing the *S. calcitrans* eggs. We are grateful to S. Nibouche, and L. Kaiser for their

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

advices and suggestions. This work was technically supported by F. Sauveur (MS400) and funded by the Conseil Régional de La Réunion and the European Union.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

References

- Baur, R., Kostal, V., & Städler, E. (1996) Root damage by conspecific larvae induces host preference for oviposition in cabbage root flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **80**, 224-227.
- Bess, H.A., Van den Bosch, R., & Haramoto, F.H. (1961) Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, **15**, 201-206.
- Bin, F., Vinson, S.B., Strand, M.R., Colazza, S., & Jones Jr, W.A. (1993) Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalis*, a parasitoid of *Nezara viridula*. *Physiological Entomology*, **18**, 7-15.
- Borges, M., Costa, M.L.M., Sujii, E.R., Cavalcanti, M.D.G., & Redigolo, G.F. (1999) Semiochemicals and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Eustichus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). *Physiological Entomology*, **24**, 227-233.
- Campan, A., Couty, A., Carton, Y., Pham-Delegue, M.H., & Kaiser, L. (2002) Variability and genetic components of innate fruit odour recognition in a parasitoid of *Drosophila*. *Physiological Entomology*, **27**, 243-250.
- Conti, E., Salerno, G., Bin, F., Williams, H.J., & Vinson, S.B. (2003) Chemical cues from *Murgantia histrionica* eliciting host location and recognition in the egg parasitoid *Trissolcus brochymenae*. *Journal of Chemical Ecology*, **29**, 115-130.
- Couty, A., Kaiser, L., Huet, D., & Pham-Delegue, M.A. (1999) The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on *Leptopilina boulardi*, a larval parasitoid of frugivorous *Drosophila* spp. *Physiological Entomology*, **24**, 76-82.
- Dindonis, L.L. & Miller, J.R. (1980) Host finding responses of onion and seedcorn flies to healthy and decomposing onions and several synthetic constituents of onion. *Environmental Entomology*, **9**, 467-472.
- Fischer, R.A. & Yates, F. (1982) *Statistical tables for biological, agricultural and medical research*. Harlow, Longman, UK.
- Haramoto, F.H. & Bess, H.A. (1970) Recent studies on the abundance of the Oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, **20**, 551-566.
- Harris, E.J. & Bautista, R.C. (1996) Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **79**, 187-194.

ANNEXE 6 P. Rousse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Hofstetter, R.W. & Raffa, K.F. (1998) Endogenous and exogenous factors affecting parasitism of gypsy moth egg masses by *Ooencyrtus kuwanae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **88**, 123-135.

Horner, J.D., Craig, T.P., & Itami, J.K. (1999) The influence of oviposition phenology on survival in host races of *Eurosta solidaginis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **93**, 121-129.

Jang, E.B. (1997). Development of attractant for female fruit flies in Hawaii. *Management of Fruit Flies in the Pacific* (ed. by A.J. Allwood & R.A.I. Drew), Nadi, Fiji, 28-31 october 1996, pp. 115-116. ACIAR, Camberra, Australia.

Kainoh, Y. & Tatsuki, S. (1988) Host egg kairomones essential for egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Wantanabe (Hymenoptera : Braconidae). I. Internal and external kairomones. *Journal of Chemical Ecology*, **14**, 1475-1484.

Kaiser, L. & Cardé, R. (1992) In-flight orientation to volatiles from the host complex in *Cotesia rubecula* (Hym.: Braconidae): increased sensitivity through olfactory experience. *Physiological Entomology*, **17**, 62-67.

Kester, K.M. & Barbosa, P. (1991) Behavioral and ecological constraints imposed by plants on insect parasitoids: implications for biological control. *Biological Control*, **1**, 94-106.

Kester, K.M. & Barbosa, P. (1994) Behavioral responses to host food plants of two populations of the insect parasitoid *Cotesia congregata* (Say). *Oecologia*, **99**, 151-157.

Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1987) Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia*, **73**, 583-590.

Leyva, J.L., Browning, H.W., & Gilstrap, F.E. (1991) Effect of host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera : Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera : Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **20**, 1469-1474.

Meiners, T., Köpf, A., Stein, C., & Hilker, M. (1997) Chemical signals mediating interactions between *Galeruca tanacetii* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) and its egg parasitoid *Oomyzus galerucivorus* (Hedqvits) (Hymenoptera, Eulophidae). *Journal of Insect Behavior*, **10**, 523-539.

Messing, R.H., Klungness, L.M., Jang, E.B., & Nishijama, K.A. (1996) Response of the melon fly parasitoid *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera : Braconidae) to host habitat stimuli. *Journal of Insect Behavior*, **9**, 933-945.

Noldus, L.P., Buser, J.H.M., & Vet, L.E.M. (1988). Volatile semiochemicals in host-community location of egg parasitoids. *3rd European Workshop on Insect Parasitoids* (ed. by

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

M. Bouletreau & G. Bonnot), Lyon, France, 7-10 september 1987, **48**, pp. 19-20. INRA, Paris, France.

Parra, J.R.P., Vinson, S.B., Gomes, S.M., & Consoli, F.L. (1996) Flight response of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) in a wind tunnel to volatiles associated with infestations of *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae). *Biological Control*, **6**, 143-150.

Perfecto, I. & Vet, L. (2003) Effect of a nonhost plant on the location behavior of two parasitoids: the tritrophic system of *Cotesia* spp. (Hymenoptera: Braconidae), *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), and *Brassica oleraceae*. *Environmental Entomology*, **32**, 163-174.

Purcell, M. (1998) Contributions of biological control to integrated pest management of tephritid fruit flies in the tropics and subtropics. *Integrated Pest Management Review*, **3**, 63-83.

Quicke, D.L.J. (1997) *Parasitic wasps*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Quimio, G.M. & Walter, G.H. (2001) Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology*, **125**, 135-140.

Rouse, P., Gourdon, F., & Quilici, S. (2006) Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion. *Biological Control*, **37**, 284-290.

Rouse, P., Harris, E.J., & Quilici, S. (2005) *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, **26**, 59N-69N.

Sales, F.M. (1979) Responsiveness and threshold for host-seeking stimulation of the female, *Trissolcus basalis* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) by the eggs of the host, *Nezara viridula* (L) (Hemiptera: Pentatomidae). *Fitossanidade*, **3**, 36-39.

Snowball, B.V. (1966) Status of introduced parasites of Queensland fruit fly (*Strumeta tryoni*), 1962-1965. *Australian Journal of Agricultural Research*, **17**, 719-739.

Snowball, B.V. & Lukins, R.G. (1964) Status of introduced parasites of Queensland fruit fly (*Strumeta tryoni*), 1960-1962. *Australian Journal of Agricultural Research*, **15**, 586-608.

Steidle, J.L.M. & Van Loon, J.J.A. (2003) Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **108**, 133-148.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Strand, M.R. & Vinson, S.B. (1982) Source and characterization of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis*, a parasitoid of *Heliothis virescens*. *Physiological Entomology*, **7**, 83-90.

Strand, M.R. & Vinson, S.B. (1983a) Analysis of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). Isolation and host function. *Journal of Chemical Ecology*, **9**, 423-432.

Strand, M.R. & Vinson, S.B. (1983b) Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environmental Entomology*, **12**, 1114-1119.

Tumlinson, J.H., Turlings, T.C.J., & Lewis, J. (1992) The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agricultural Zoology Reviews*, **5**, 221-252.

Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Röse, U.S.R., Lewis, J., & Tumlinson, J.H. (1995) How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **92**, 4169-4174.

Udayagiri, S. & Jones, R.L. (1992) Role of plant odor in parasitism of European corn borer by braconid specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanich: isolation and characterization of plant synomones eliciting parasitoid flight response. *Journal of Chemical Ecology*, **18**, 1841-1855.

Udayagiri, S. & Jones, R.L. (1993) Variation in flight response of the specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanich to odours from food plants of its European corn borer host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **69**, 183-193.

Van Baaren, J. & Nenon, J.P. (1996) Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **81**, 61-69.

Vargas, R.I., Peck, S.L., McQuate, G.T., Jackson, C.G., Stark, J.D., & Armstrong, J.W. (2001) Potential for areawide Integrated Pest Management of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray. *Journal of Economic Entomology*, **94**, 817-825.

Vargas, R.I., Stark, J.D., Uchida, G.K., & Purcell, M. (1993) Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai Island, Hawaii: islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology*, **22**, 246-253.

Vet, L.E.M. & Dicke, M. (1992) Ecology of infochemicals use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, **37**, 141-172.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Vet, L.E.M., Lewis, J., & Cardé, R. (1995). Parasitoid foraging and learning. *Chemical Ecology of Insects 2* (ed. by R.T. Cardé & W.J. Bell), pp. 65-101. Chapman and Hall, New York, USA.

Vinson, S.B. (1991). Chemical signals used by parasitoids. *4th European Workshop on Insect Parasitoids* (ed. by F. Bin), Perugia, Italy, 3-5 april 1991, **74**, pp. 15-42. Redia, Appendice, Italy.

Vinson, S.B. (1998) The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvophagous and oophagous species. *Biological Control*, **11**, 79-96.

Wharton, R.A. & Gilstrap, F.E. (1983) Key to and status of opiine braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus s.l.* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **76**, 721-742.

Wharton, R.A., Gilstrap, F.E., Rhode, R.H., Fischel, M., & Hart, W.G. (1981) Hymenopterous egg-pupal and larval-pupal parasitoids of *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. [Dip.: Tephritidae] in Costa Rica. *Entomophaga*, **26**, 285-290.

White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. C.A.B. International, Wallingford, UK.

Wong, T.T.Y., Mochizuki, N., & Nishimoto, J.I. (1984) Seasonal abundance of parasitoids of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Environmental Entomology*, **13**, 140-145.

Wysocki, M. & De Jong, R. (1989) Attraction of *Trichogramma platneri* to eggs of some lepidopterous pests of avocado. *Phytoparasitica*, **17**, 315-318.

Zenil, M., Liedo, P., Williams, T., Valle, J., Cancino, J., & Montoya, P. (2004) Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, **29**, 169-178.

Captions

Table 1. Response to infochemicals by the female of *Fopius arisanus* (Exp 1-8): comparisons of mean captures. 100 females are initially released in the cage. Depicted are the repartitions of the captured females after 4h.

Table 2. Specificity of the response (Exp 9-18): comparisons of mean captures. 100 females are initially released in the cage. Depicted are the repartitions of the captured females after 4h.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

Table 3. Range of perception of infochemicals (Exp 19-22): comparisons of mean attractions. 200 females are initially released in the cage and observed continuously for 36mn. The two traps are checked every 3mn. The mean captures are the average number of females landed on (or entered in) each trap at each recording event.

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

n°	Experiment	Trap content	Mean percent of capture (\pm S.E)	<i>F</i> ; d.f.; <i>P</i>	Tukey HSD	Mean captures ¹
1	Leaves	Control	21 \pm 4	5.85; 2, 12; <10 ⁻²	A	33.8
		Ficus leaves	29 \pm 6		AB	
		Mango leaves	50 \pm 8		B	
2	Uninfested fruit	Control	12 \pm 4	29.64; 1, 10; <10 ⁻²	A	32.5
		Uninfested orange	88 \pm 4		B	
3	Fresh infestation	Control	4 \pm 2	45.69; 2, 12; <10 ⁻⁵	A	38.6
		Uninfested orange	28 \pm 7		B	
		Infested orange	68 \pm 6		C	
4	Old infestation	Uninfested mango	16 \pm 4	15.13; 2, 12; <10 ⁻³	A	45.4
		Infested mango	36 \pm 2		B	
		Decaying mango	48 \pm 5		B	
5	Faeces	Control	4 \pm 4	241.65; 1, 10; <10 ⁻⁷	A	6.8
		Faeces	96 \pm 4		B	
6	Faeces comparison	Control	5 \pm 4	6.70; 4, 20; 10 ⁻³	A	26.4
		Young males	24 \pm 6		B	
		Young females	35 \pm 3		B	
		Mature males	17 \pm 3		B	
		Mature females	19 \pm 5		B	
7	<i>B. zonata</i> eggs	Control	15 \pm 5	32.29; 2, 12; <10 ⁻⁴	A	33.4
		Washed eggs	17 \pm 4		A	
		Non washed eggs	72 \pm 5		B	
8	Kairomone isolation	Control	17 \pm 4	96.18; 1, 10; <10 ⁻⁵	A	18.6
		Egg macerate	83 \pm 4		B	

1. Mean number of captured females per replication

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

n°	Experiment	Trap content	Mean percent of capture (\pm S.E)	<i>F</i> ; d.f.; <i>P</i>	Tukey HSD	Average captures ¹
9	Fruits in no-choice	Control	28 \pm 6	23.72; 1, 10; <10 ⁻²	A	28.6
		Guava	72 \pm 6		B	
10		Control	7 \pm 3	158.60; 1, 10; <10 ⁻⁵	A	27.8
		Zucchini	93 \pm 3		B	
11		Control	14 \pm 5	60.50; 1, 10; <10 ⁻⁴	A	35.8
		Mango	86 \pm 5		B	
12		Control	26 \pm 3	81.34; 1, 10; <10 ⁻⁴	A	35.6
		Tomato	74 \pm 3		B	
13		Control	12 \pm 4	48.11 ; 1, 10 ; <10 ⁻³	A	21.7
		Indian almond	88 \pm 4		B	
14		Control	7 \pm 3	206.11; 1, 10; <10 ⁻⁶	A	29.4
		Strawberry	93 \pm 3		B	
15	Fruits comparisons	Control	2 \pm 1	22.64; 4, 20; <10 ⁻⁶	A	43.2
		Tomato	8 \pm 2		A	
		Zucchini	13 \pm 4		A	
		Orange	29 \pm 6		B	
		Strawberry	48 \pm 5		B	
16		Control	2 \pm 1	13.46; 4, 20; <10 ⁻⁴	A	44.8
		Guava	16 \pm 5		BC	
		Mango	16 \pm 5		BC	
		Indian almond	23 \pm 2		C	
		Strawberry	43 \pm 2		C	
17	Tephritidae eggs	Control	5 \pm 1	15.38; 4, 20; <10 ⁻⁵	A	46.8
		<i>C. catovirii</i>	13 \pm 3		B	
		<i>C. rosa</i>	17 \pm 4		B	
		<i>C. capitata</i>	19 \pm 4		B	
		<i>B. zonata</i>	46 \pm 7		C	
18	Muscidae eggs	Control	42 \pm 10	1.31 ; 1, 10; 0.28	A	5.2
		<i>S. calcitrans</i>	58 \pm 10		A	

1. Mean number of captured females per replication

n°	Experiment	Trap content	Mean attraction (\pm S.E)	t; d.f.; <i>P</i>
----	------------	--------------	------------------------------	-------------------

ANNEXE 6 P. Rouse *et al.* Olfactory host and host microhabitat location of *F. arisanus*

19	Uninfested fruit	Control	2.3 ± 0.4	-5.53; 35; <10 ⁵
		Uninfested orange	7.1 ± 0.9	
20	Infested fruit	Uninfested orange	4.4 ± 0.4	-2.00; 35; 0.05
		Infested orange	5.6 ± 0.5	
21	Faeces	Control	1.9 ± 0.4	-2.87; 35; <10 ²
		Faeces	3.3 ± 0.4	
22-1	<i>B. zonata</i> eggs (landed)	Control	2.3 ± 0.5	-1.57; 35; 0.12
		Eggs	3.0 ± 0.4	
22-2	<i>B. zonata</i> eggs (Entered)	Control	0.4 ± 0.1	-3.71; 35; <10 ³
		Eggs	1.4 ± 0.2	

Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues

Rousse, P., Chiroleu, F., Domerg, C. and Quilici, S.

UMR 53 "Peuplement Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical"

Abstract

Parasitoid insects rely on a large variety of visual and olfactory cues to locate exploitable resources. Their perception of colors is based on achromatic and chromatic information, though very few studies clearly distinguish the influence of both. We present here the results of field cage experiments on the color perception of *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of various fruit fly species (Diptera:Tephritidae). The tested insects were naive, fed and mated females. In all experiments, the wasps preferred the colors with the lower total reflectance in a spectrum of wavelengths above 450-500 nm. We conclude that *F. arisanus* females are not sensible to the UV-blue part of the spectrum. Inversely we could not provide evidence that they are able of any hue discrimination, though the absence of response might indicate a lack of preference of naive females. Visual stimuli are predominant for *F. arisanus* females in close range landing site selection and even overrode the olfactory stimuli. The lack of innate preferences for chromatic cues is coherent with previous observations made on the specificity and the olfactory response of *F. arisanus* and may be related to the low specialization of this parasitoid. Its preference for dark colors matches the behavior of some polyphagous Tephritidae. It may translate an innate attraction towards contrasted objects, as fruits appear within the foliage.

Keywords

Color perception; Achromatic contrast; Reflectance; Hue; Opiine parasitoid

ANNEXE 7 P. Rouse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Introduction

Parasitoid insects rely on a large array of visual and olfactory cues to locate resources which are indispensable for their survival and reproduction. These resources include food, shelters, mates or oviposition sites. Previous studies of parasitoid perception were largely concentrated on elicitation by chemical cues while visual stimuli received far less attention.

Colors may be defined by their hue (the main reflected wavelength) and their brightness (percent of light reflected). As a result, the response of the insect to a given color may be triggered by chromatic (true color vision) or achromatic cues. Peitsch *et al.* (1992) and Chittka *et al.* (1993) demonstrated that most Hymenoptera show a maximal sensibility in the UV-, blue- and green- parts of the wavelength spectrum, though the sensibility of photoreceptors appears variable among species. In some cases, a chromatic distinction by parasitoids had been proven (Fischer *et al.*, 2003a), but often this perception could not be clearly separated from the effect of achromatic cues (Messing and Jang, 1992; Schmidt *et al.*, 1993). Indeed, the perception of contrast is known to be fundamental for Hymenoptera: this has been mainly checked for pollinators (Giurfa and Lehrer, 2001; Menzel and Schmida, 1993), but also for parasitoids (Fischer *et al.*, 2003b). However, for this latter group, very few studies have been published up to now.

Fopius arisanus (Sonan) is an egg-pupal parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae) which has been introduced in Hawaii in 1946 to control the populations of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) and *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Due to its effectiveness, it was later introduced in various other parts of the world (Rouse *et al.*, 2005). Following its introduction in La Reunion Island in 2003, we conducted studies on its specificity and behavior. Here are presented our results on the response of naive *F. arisanus* females to colors, to document any innate use of chromatic and/or achromatic cues by this parasitoid.

Material & methods

Insects

A colony of *F. arisanus* had been established in December 2003 in the Entomology Laboratory of the CIRAD Réunion from a batch of parasitized pupae of *B. dorsalis* obtained from USDA-ARS Hawaii (E.J. Harris). Emerging adults were subsequently offered *B. zonata* eggs for female oviposition. The main colony has been reared for 26 generations in a 110x60x60 cm plastic screened cage at 25 ± 2 °C, 70 ± 20 % RH and 12L:12D. The adults were given free access to water on a moistened sponge and to a mixture of honey / agar 15 % (1:1).

ANNEXE 7 P. Rouse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

General procedure

All experiments were carried out in field cages (2.5m high x 3m diameter, Synthetic Industries, Gainesville, USA). Three young potted mango trees (height 1.5-2m) were placed on one side of the cage, behind a metallic rod placed 1.5 m above ground. The rod was placed perpendicularly to the axis given by the sun direction. The observer sat in front of the rod, with the sun in his back. The targets proposed to the parasitoids were hung on the rod at regular distances. Two hundreds females of *F. arisanus* (naive, 6-10d old) were released in the cage 15mn before the start of the experiment, i.e. before hanging the targets. Each experiment lasted 36mn. Every 3mn, the observer recorded the number of wasps that had landed on each target and removed them from the experiment. Every 9mn, the targets were permuted to minimize any potential position effect. Each experiment was replicated 3 times.

Colored targets

The targets were plastic balls (6cm diameter) or traps (Tephritrap[®], Sorygar, Spain) painted with two layers of spray or classical paint (Mauvilac Industries Ltd., Les Pailles, Mauritius). The reflectance of the targets was measured on a 350-650 wavelength spectrum with a FieldSpec Full Range spectroradiometer (Analytical Spectral Devices, Boulder, CO, USA) calibrated by a blank reference. The spectral sensitivity of photoreceptors of *F. arisanus* is unknown but this range contains the peaks of sensitivity reported for Hymenoptera by Peitsch *et al.* (1992).

Color preferences

In this first experiment, we exposed a panel of different colors to *F. arisanus* females to distinguish any potential visual discrimination. The six offered colors were white, yellow, red, blue, green and black. They were chosen to represent a large panel of distinct hues and reflectance spread along the analyzed spectral range. The spectral characteristics of these colors are shown in figure 1.

Brightness preferences

Three experiments were carried out to determine the response of *F. arisanus* females to a gradient of light reflectance without any hue differences. In the first one, black and white paints were combined at ratios B1:W0, B2:W1, B1:W1, B1:W2 and B0:W1 to obtain a scale of grey shades (figure 2a). In the second and third ones, we combined respectively blue and

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

green paints with black or white paints to obtain a scale of reflectances for these two hues. These hues were chosen to correspond to two photoreceptors frequently present in Hymenoptera (Peitsch *et al.*, 1992). Each of these scales was composed by 3 painted spheres: the unmodified hue, the paint to which was added a same volume of white paint and the paint to which was added half of the same volume of black paint (figures 2b and 2c).

Hue preferences

This experiment was conducted to determine if the females of *F. arisanus* were able to discriminate between two distinct hues regardless of the brightness. We used 3 different pairs of blue and green spheres: light blue / dark green (figure 3a), medium blue / medium green (figure 3b) and dark blue / light green (figure 3c).

Relative importance of odor and color

In this experiment we assessed the relative importance of chemical and visual stimuli in the choice of a landing site by the females. Four traps (with openings obtruded by mesh) were used: two of them were painted in black and the two others were painted in white. For each color, one trap was kept empty while the other contained the half of an orange.

Statistical analysis

The statistical analysis were performed with the R software (Version 2.3.1; R Development Core Team, Vienna, Austria).

For each experiment, differences in responses among treatments were analyzed using a “quasipoisson” Poisson log-linear model (analysis of deviance with Poisson error) because of the overdispersion (function `glm`) (McCullagh and Nelder, 1989). The means discriminations were performed by comparing the 95% confidence intervals.

In the first experiment, the correlation between the percentage of attraction towards the six colors and their relative total reflectance was assumed by fitting the non-linear model $y = ae^{-bx} + c$ (using function `gnls`) to the data obtained in the first experiment and by calculating the r^2 determination coefficient ($r^2 = 1 - \frac{\sum e_i^2}{\sum (y_i - \bar{y})^2}$) (Green, 2005). The relative reflectance of a color was its reflectance divided by the reflectance of the blank reference. The correlation was first calculated for the total reflectance of each color along the whole spectral range, then for each 10nm section of it.

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Results

Color preferences

The color effect was significant ($F = 27.13$; $df = 5, 210$; $P < 10^{-15}$). The females of *F. arisanus* landed preferentially on the black sphere, then on the green one, and then on the red and blue ones. The white and yellow spheres were less attractive than the red one (figure 4a), each of them attracting less than 5% of the females.

The correlation between the relative attractiveness of colors and their brightness is shown in figure 5. When considering the whole spectral range we obtained a r^2 coefficient of 0.87. The evolution of the r^2 coefficient along the spectral range is shown in figure 6. The inverse correlation linking the response of females to the brightness was relatively weak in the lower part of the spectrum then strongly increased and ranged between 0.8 and 1 for wavelengths above 470 nm. This weaker correlation observed at low wavelength was mainly due to the low reflectance of white (at 350-400nm) and yellow (at 350-500nm) spheres (figure 1) which were not related with their poor attractiveness. No clear difference could be otherwise noticed in the 470-650nm spectrum.

Brightness preferences

In all three experiments, females of *F. arisanus* preferentially landed on the darkest spheres. This preference was progressive in the grey shade ($F = 20.58$; $df = 4, 175$; $P < 10^{-13}$, figure 4b) and more contrasted in the blue ($F = 5.41$; $df = 2, 105$; $P < 10^{-2}$, figure 4c) and green ($F = 9.07$; $df = 2, 105$; $P < 10^{-3}$, figure 4d) shades.

Hue preferences

When both hues had a similar medium brightness, we observed no significant preference of the parasitoid for a particular color ($P = 0.18$, figure 4g). Conversely, when one of the hues was darker than the other, it was significantly preferred by the females in both cases ($F = 15.15$; $df = 1, 70$; $P < 10^{-3}$, figure 4f, and $F = 87.10$; $df = 1, 70$; $P < 10^{-13}$, figure 4h).

Relative importance of odor and color

The effects of the color ($F = 58.62$; $df = 1, 142$; $P < 10^{-11}$) and odor ($F = 16.85$; $df = 1, 141$; $P < 10^{-4}$) factors and their interaction ($F = 5.53$; $df = 1, 140$; $P = 0.02$) were all significant. The black trap with a fruit odor was more attractive than the empty one, and both were more attractive than the white traps (figure 4e).

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Discussion

The first experiment showed the color preferences of *F. arisanus* females, but our further investigations let us think that this choice was mainly due to brightness differences (figure 4b-d). The preference for colors with low reflectance was demonstrated whatever the hue tested. Indeed, we showed a strong inverse correlation between the relative attractiveness of the colored spheres and their reflectance (figure 5).

Moreover, this correlation is stronger beyond 470nm (figure 6). This was confirmed by further behavioral data: *F. arisanus* did not show any preference between medium green and medium blue which have a similar total reflectance above 530nm only (figure 3b). On the other hand, it preferred dark blue spheres over light green ones though have a similar reflectance in UV-blue area (figure 3c). These results let us think that *F. arisanus* is mainly sensitive to wavelength from the upper part of the considered spectrum. Within this area, most hymenopteran Apocrita show a major spectral sensibility peak near 530 nm (green) (Peitsch et al., 1992). Comparatively, some of the tephritid hosts of Opiinae parasitoids have been reported to be sensible to the green- but equally to the UV- and the blue part of the spectrum (Agee et al., 1982).

Visual cues are crucial for *F. arisanus* females when looking for a landing site. Within the close range at which the experiment took place, they even overrode the olfactory stimuli. Females of *F. arisanus* were reluctant to land on an attractive olfactory source not associated with an attractive visual stimulus. We may suppose a synergic effect of both, as has been demonstrated for *Microplitis croceipes* (Cresson) (Wäckers and Lewis, 1994), although this should be confirmed by experiments where olfactory stimuli are totally separated from any visual one.

This visual response seems mainly led by achromatic cues and we could not precisely enlighten any hue preference. It could be due to a physiological inability to perceive these cues, as for example the absence of the suitable photo-pigment. But it could simply be due to the absence of any innate preference. In fact, naive females might be able to distinguish among exposed hues but would not be able to associate them with any rewarding experience. *Fopius arisanus* is known to learn associatively olfactory cues from the host micro-habitat (Dukas and Duan, 2000) and could equally be able to learn visual cues. Similarly, the Pteromalidae *Nasonia vitripennis* (Walker) which showed no innate preference for blue versus yellow or green versus brown, was able to differentiate them when the colors were associated with a rewarding experience (Baeder and King, 2004). Vargas et al. (1991) and Cornelius et al. (1999) reported a preference of wild *F. arisanus* females for colors with a

ANNEXE 7 P. Rouse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

high reflectance, i.e. white and yellow. The discrepancy between the results of these two studies may equally be explained by the evolution of hue preferences in adults. In these two studies, the parasitoids were captured in a guava orchard and might have learnt the yellow color of mature, fly-infested guavas.

We may compare our results with those obtained on other parasitoid species. In laboratory tests, Leyva *et al.* (1991) concluded that the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) had no color preference. However, in field cage trials, Messing and Jang (1992) showed that the same insect preferred lighter colors, though they could not ascertain that this preference was caused by hue or brightness discrimination. Indeed, the perception of achromatic cues in parasitoid hymenoptera has only been demonstrated in the case of *Pimpla turionellae* (L.) (Ichneumonidae), an endoparasitoid of Lepidoptera (Fischer *et al.*, 2003b), though this insect is equally known to innately discriminate among hues (Fischer *et al.*, 2003a).

Some Tephritidae species such as *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Prokopy, 1968) and *C. capitata* (Nakagawa *et al.*, 1978) are also known to be attracted to dark colors. On the other hand, these dark colors are poorly attractive for other tephritid species like *Bactrocera oleae* (Gmelin) (Prokopy and Haniotakis, 1975) and *B. dorsalis* (Vargas *et al.*, 1991). Globally, fruit flies seem to be more responsive to hue rather than to reflectance stimuli (Katsoyannos, 1989).

One of the most critical behavior of parasitoid females is foraging for host. *Fopius arisanus* is a polyphagous parasitoid which is known to develop on 44 fruit fly species (Carmichael *et al.*, 2005; Chinajariyawong *et al.*, 2000; Rouse *et al.*, 2006) concealed in a wide range of host fruits. Moreover, these fruits may equally serve as food source. They can be of various sizes, shapes and colors. Olfactory and specificity studies showed that its response to both levels of the tritrophic complex is particularly generalist (Rouse *et al.*, 2006). From this point of view it is conceivable that *F. arisanus* females show innately limited visual preferences. This is concordant with theories expecting the visual specialization to be correlated with dietary specialization (Prokopy and Owens, 1978). On the other hand *F. arisanus* females are innately attracted by dark colors. Indeed, juicy fruits have variable aspects but they all form contrast in the roughly homogenous green background of the foliage. Cornelius *et al.* (1999) also noticed that *F. arisanus* reacts positively to dark objects forming contrast with a clearer panel. The attractiveness of dark colored spheres may thus translate a perception of a contrasted object in a clearer environment, as it has been suggested to explain the visual response of some Tephritidae (Cytrynowicz *et al.*, 1982; Nakagawa *et al.*, 1978;

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Owens and Prokopy, 1984; Prokopy, 1972). For parasitoids, the perception of achromatic cues may also be associated with the discoloration or necrosis of vegetal tissues attacked by phytophagous hosts, especially when the host is concealed inside the tissues (Fischer et al., 2003b). However, the eventual ecological interpretation of these behaviors needs future investigation to distinguish between the possible motivations of foraging females (food, host...) and their associated response to visual stimuli.

Acknowledgments

The authors want to acknowledge J. Payet, S. Glénac and C. Simiand for maintaining the insect colonies and H. Delatte for reviewing the manuscript. Thanks to F. Sauveur for inspiring the general discussion by its appropriate contributions. This work was funded by the Conseil Régional de La Réunion and the European Union.

References

- Agee, H.R., Boller, E., Remund, U., Davis, J.C., Chambers, D.L., 1982. Spectral sensitivities and visual attractant studies on the Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann), the olive fly, *Dacus oleae* (Gmelin), and the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* (L.): color trap reflectance, compound eye electrophysiology. *Zeit. Angew. Entomol.* 93, 403-412.
- Baeder, J.M., King, B.H., 2004. Associative learning of color by males of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Insect Behav.* 17, 201-213.
- Carmichael, A.E., Wharton, R.A., Clarke, A.R., 2005. Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bull. Entomol. Res.* 95, 545-569.
- Chinajariyawong, A., Clarke, A.R., Jirasurat, A.R., Kritsaneepiboon, S., Lahey, H.A., Vijayasegaran, S., Walter, G.H., 2000. Survey of opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *Raffles Bull. Zool.* 48, 71-101.
- Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., Menzel, R., 1993. Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision Res.* 11, 1489-1508.
- Cornelius, M.L., Duan, J.J., Messing, R.H., 1999. Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) to fruit-mimicking traps. *J. Econ. Entomol.* 92, 121-129.
- Cytrynowicz, M., Morgante, J.S., De Souza, H.M.L., 1982. Visual response of South American fruit flies, *Anastrepha fraterculus*, and Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata*, to colored rectangles and spheres. *Environ. Entomol.* 11, 1202-1210.

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

- Dukas, R., Duan, J.J., 2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol.* 11, 536-543.
- Fischer, S., Samietz, J., Wäckers, F.L., Dorn, S., 2003a. Perception of chromatic cues during host location by the pupal parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environ. Entomol.* 33, 81-87.
- Fischer, S., Samietz, J., Wäckers, F.L., Dorn, S., 2003b. Perception of achromatic cues during host location of a pupal parasitoid. *Entomol. Exp. Appl.* 106, 63-66.
- Giurfa, M., Lehrer, M., 2001. Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In: Chittka, L., Thomson, J.D. (Eds), *Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 61-82.
- Green, W., 2005. *Econométrie*. Pearson éducation, Paris, France.
- Katsoyannos, B.I., 1989. Response to size, shape and color. In: Robinson, A.S., Hooper, A.S. (Eds), *Fruit flies: their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 307-324.
- Leyva, J.L., Browning, H.W., Gilstrap, F.E., 1991. Effect of host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera : Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera : Braconidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 20, 1469-1474.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London, UK.
- Menzel, R., Schmida, A., 1993. The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli fauna as a study case. *Biol. Rev.* 68, 81-120.
- Messing, R.H., Jang, E.B., 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera : Braconidae) to host fruit stimuli. *Environ. Entomol.* 21, 1189-1195.
- Nakagawa, S., Prokopy, R.J., Wong, T.T.Y., Ziegler, J.R., Mitchell, S.M., Urago, T., Harris, E.J., 1978. Visual orientation of *Ceratitis capitata* flies to fruit models. *Entomol. Exp. Appl.* 24, 193-198.
- Owens, E.D., Prokopy, R.J., 1984. Habitat background characteristics influencing *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Dipt. Tephritidae) fly response to foliar and fruit mimic traps. *Zeit. Angew. Entomol.* 98, 98-103.
- Peitsch, D., Fietz, A., Hertel, H., De Souza, J., Fix Ventura, D., Menzel, R., 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J. Comp. Physiol.* 170, 23-40.

ANNEXE 7 P. Rouse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Prokopy, R.J., 1968. Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. *Entomol. Exp. Appl.* 28, 337-364.

Prokopy, R.J., 1972. Response of apple maggot flies to rectangles of different colors and shades. *Environ. Entomol.* 1, 720-725.

Prokopy, R.J., Haniotakis, G.E., 1975. Responses of wild and laboratory-cultured *Dacus oleae* to host plant color. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68, 73-77.

Prokopy, R.J., Owens, E.D., 1978. Visual generalist with visual specialist phytophagous insects: host selection behaviour and application to management. *Entomol. Exp. Appl.* 24, 409-420.

Rouse, P., Harris, E.J., Quilici, S., 2005. *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News Inf.* 26, 59N-69N.

Rouse, P., Gourdon, F., Quilici, S., 2006. Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion. *Biol. Control* 37, 284-290.

Schmidt, J.M., Cardé, R., Vet, L.E.M., 1993. Host recognition by *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae): preferences and learned responses. *J. Insect Behav.* 6, 1-11.

Vargas, R.I., Stark, J.D., Prokopy, R.J., Green, T.A., 1991. Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *J. Econ. Entomol.* 84, 1503-1507.

Wäckers, F.L., Lewis, W.J., 1994. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). *Biol. Control* 4, 105-112.

Figure captions

Figure 1 : reflectance spectra of colored spheres used in the first experiment. The arrows on the wavelength axis indicate the maximal sensitivity of UV (340nm), blue (430nm) and green (530nm) photoreceptors in Hymenoptera Apocrita (Peitsch *et al.* 1992).

Figure 2: reflectance spectra of colored spheres used in the brightness discrimination experiments. The arrows on the wavelength axis indicate the maximal sensitivity of photoreceptors in Hymenoptera Apocrita (Peitsch *et al.* 1992).

Figure 3: reflectance spectra of colored spheres used in the hue discrimination experiments. The arrows on the wavelength axis indicate the maximal sensitivity of photoreceptors in Apocrita Hymenoptera (Peitsch *et al.* 1992).

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

Figure 4: mean number of females (\pm 95% confidence interval) collected every 3mn on each colored sphere during a 36mn continue observation experiment after the release of 200 females in the field cage.

Figure 5: percent total capture data explained by the relative reflectance of each of the six colors used in the first experiment on the total wavelength spectrum. The non-linear model $y = ae^{-bx} + c$ have been fitted to the data (see text for details).

Figure 6: evolution of the r^2 determination coefficient of the fitted data on each section of 10nm of the whole spectral range (see text for details).

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

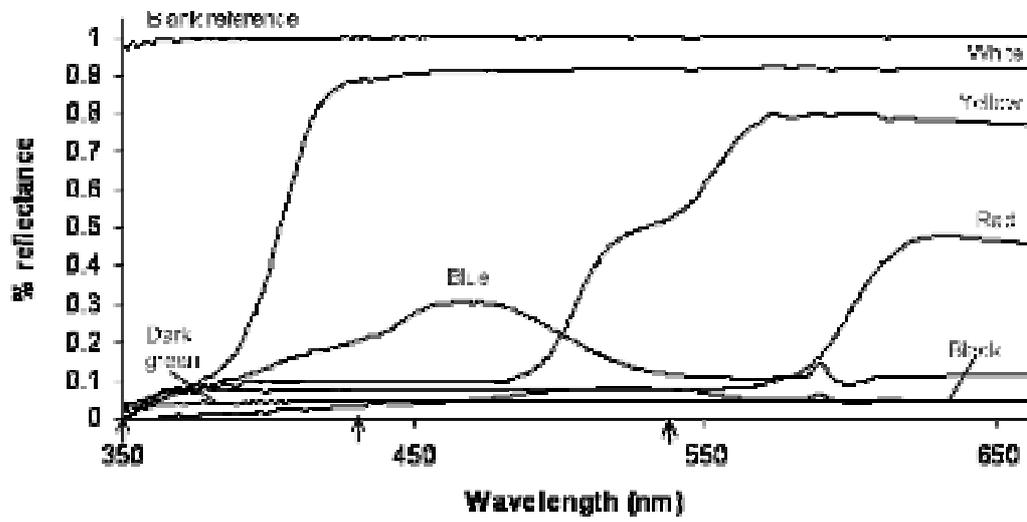


Figure 1

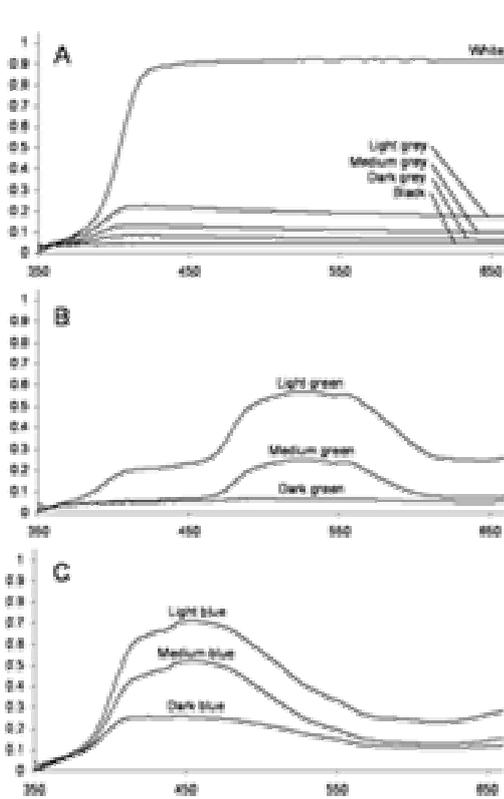


Figure 2

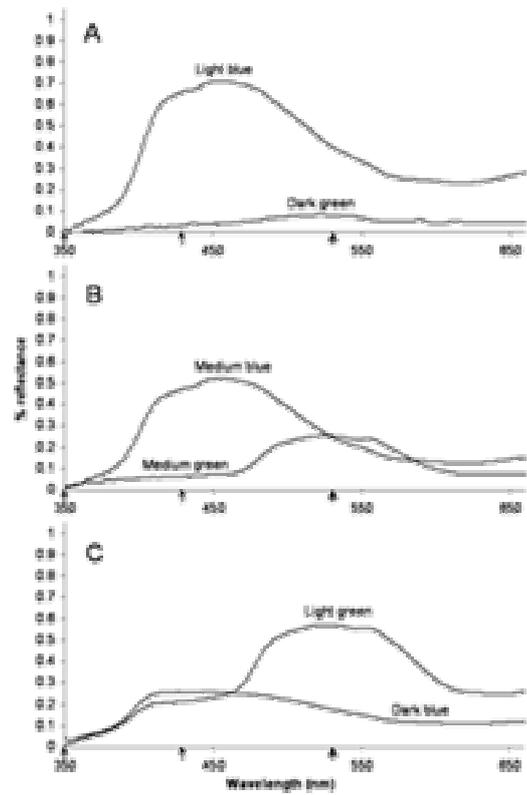


Figure 3

ANNEXE 7 P. Rousse *et al.* Response of *F. arisanus* to visual stimuli

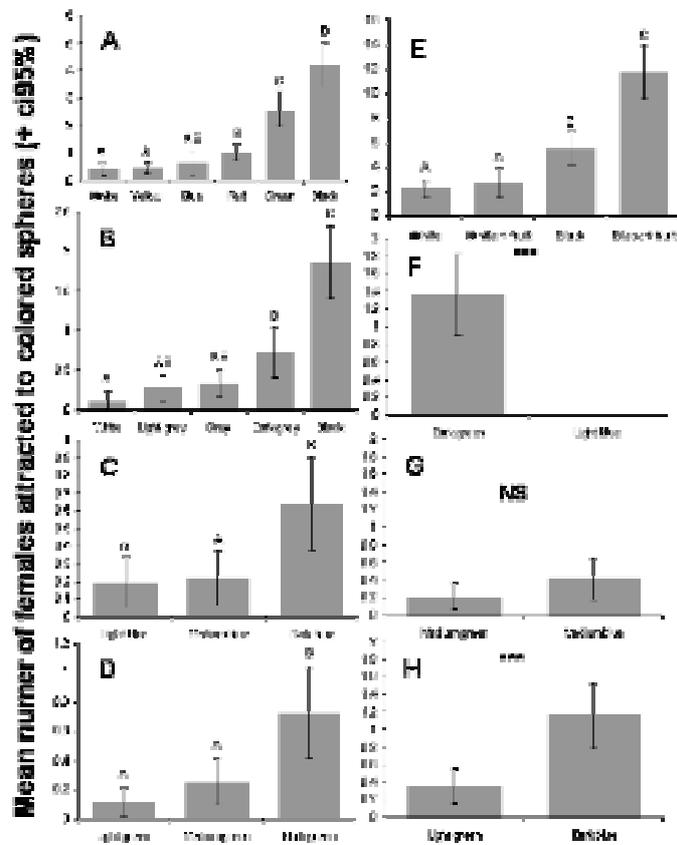


Figure 4

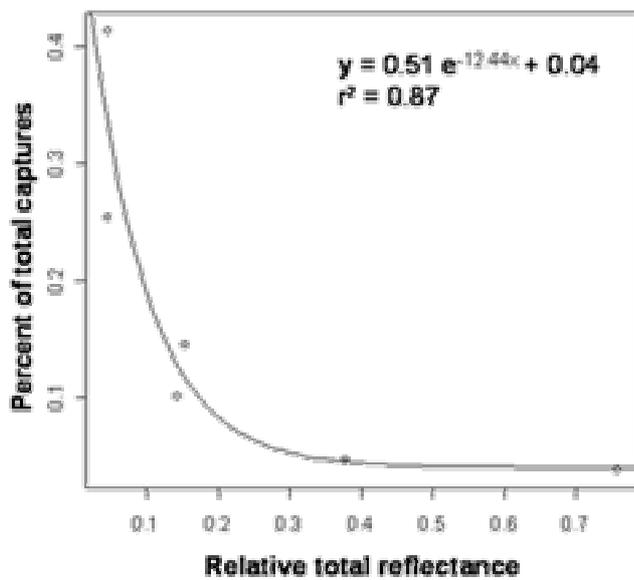


Figure 5

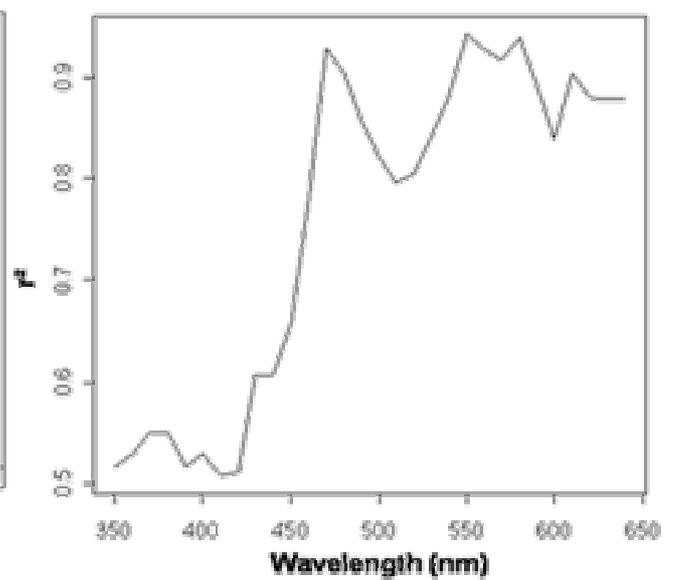


Figure 6

Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, egg pupal parasitoid of fruit fly pests

Rousse, P.; Gourdon, F.; Roubaud, M.; Chiroleu, F. & Quilici, S.

UMR 53 « Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical »

Abstract

Climatic conditions and physiological state of a parasitoid may alter its host selection behavior, and thus its efficiency as a biological control agent. We studied the influence of these parameters on the behavior of *Fopius arisanus* (Sonan), an egg-pupal parasitoid of tephritid fruit flies. In a first experiment we assessed in field cages assays the influence of temperature, hygrometry, luminosity, barometric pressure and wind speed. Both flight and parasitism were mainly affected by temperature and hygrometry. However, as these two factors were strongly correlated in our experiments, the effective direct influence of both is not certifiable. Flight activity was secondly affected by the variations of barometric pressure. In a second set of experiments, we conducted release and recapture assays with dyed insects to determine the influence of sex, mating status, egg load, age and starvation on attraction toward an host infested fruit. Males were not attracted, suggesting the fruit is not a place for mating. Young females and females having oviposited for the former 24h were less attracted than middle-aged and naïve females. The egg load is therefore a major parameter of foraging motivation. Finally, we showed that the flight initiation strongly decreased after a 48h fast length. We observed a possible switch to food in the foraging motivation of starved females, but this result was impaired by the poor recoveries: less than 5% of released females were recaptured after a 96h starvation.

Keywords

Physiological state, climatic parameters, circadian rhythmus, host selection, biological control

Introduction

The host selection behavior of parasitoid insects depicts their search for a suitable host to support the development of their offspring. This behavior is mediated by genetic, acquired, environmental and physiological factors (Vet et al. 1995). By definition, genetic factors are innate and invariable, while the acquired factors encompass the experience gained by the insect through its life. The environmental factors are the stimuli perceived by the parasitoid

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

which are emitted by its habitat: they include the leading stimuli from the host and/or the host habitat and abiotic factors, mainly climatic conditions. Finally, the physiological state of the parasitoid influences its foraging motivation: age, egg load, hunger, mating status are parameters known to interfere with the host selection behavior (Vinson 1998).

We investigated the response of *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) to these various factors while foraging for host. Dukas and Duan (2000) showed the influence of associative learning for experienced females of this parasitoid, and we (Rousse *et al.* unpublished data) previously studied the stimuli leading it to its host. The next step was to examine the behavioral variations induced by climatic and physiological conditions. We thus carried out field cage experiments to enlighten the importance of these factors on the host selection of *F. arisanus* in semi-natural conditions. In a first set of experiments, we performed a multivariate analysis of several climatic parameters and modeled their influence on flight and realized parasitism. Secondly, we carried out release and re-capture experiments of parasitoids of different physiological states in order to pinpoint which of them altered the flight activity.

The influence of weather on the behavior of Hymenoptera is well documented for various families, including for example Apidae (Iwama 1977, Heard and Hendrikz 1993), Ichneumonidae (Dyer and Landis 1997, Idris and Grafius 1998), Chalcididae (Barbosa and Frongillo 1977)...

Moreover, physiological parameters have been individually studied for numerous Braconid parasitoid: the egg limitation has been reviewed by Heimpel & Rosenheim (1998), Lewis & Takasu (1990) reported the foraging switch between host and food for hungry females of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Microgastrinae), Michaud (1994) studied the influence of mating status on aphid parasitoids (Aphidiinae), Steinberg *et al.* (1992) examined the age influence in *Cotesia glomerata* (L.) (Microgastrinae)... Nevertheless, despite their great economic importance, opiine parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae) received little attention up to now. The lone climatic study we are aware of is the assessment of wind effect on movement of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) in olfactometer assays (Messing *et al.* 1997). For mass rearing purposes, the age influence on fecundity has been examined for several species (Ramadan *et al.* 1994, Ramadan *et al.* 1995, Bautista *et al.* 2000). Given that the most efficient parasitoid of fruit flies pests belong to this sub-family, Opiinae are largely used for biological control purpose. The interference of host selection with biotic and abiotic factors is therefore critical to preview their efficiency in the field.

Material and Methods

Insects.

A colony of *F. arisanus* was started in December 2003 in the CIRAD Réunion Entomology Laboratory from a batch of parasitized pupae of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) obtained from USDA-ARS Hawaii (E.J. Harris). Emerging adults were subsequently offered *Bactrocera zonata* (Saunders) eggs. The main colony has been reared for 20 generations in a 110x60x60 cm plastic screened cage at 25 ± 2 °C, $70 \pm 20\%$ RH and 12L:12D. The adults were given free access to water on a moistened sponge and to a mixture of honey/agar 15% (1:1).

Circadian activity measurement.

These experiences aimed to enlighten the climatic factors influencing the host habitat and the habitat location behaviors. The first behavior was assessed by a periodical recording of female wasps attracted by a fruit along a 24 h cycle, the second one by the effective parasitism rates recorded during this cycle.

The two experiments took place in large field cages (2.5m high x 3m diameter, Synthetic Industries, Gainesville, USA). Four young potted mango trees (1.5-2.0m tall) were regularly settled inside.

For the first experiment (circadian rhythm of attraction to the host microhabitat), a tephritid infested orange coated with glue (REF) was hang in the middle of the cage, 1.5m. above ground. Pre-assays showed that the glue was not repellent for the wasps. In order to infest the orange, it was first manually pierced of 40 holes with a needle and then let for one hour in a cage containing 100 gravid *B. zonata* females just before the experiment. The experiment started at 8h00 PM, when 100 10-15d old females of *F. arisanus* were released in the cage. These females were sexually mature and assumed to be mated. The remaining of the cohort (reserve pool) was kept in a rearing cage placed in a similar field cage to experience the same climatic conditions. Each hour, starting from 6h00 AM the next day until 8h00 PM, the fruit was replaced, the captured females replaced by an identical number from the reserve pool and the data collected. The capture data were the number of females stuck on the orange. The registered climatic parameters were the temperature, light intensity, hygrometry, wind speed and atmospheric pressure.

For the second experiment (circadian rhythm of parasitism rate), a rearing cage (30x30x30 cm) was put in the field cage. The experiment started at 8h00 PM. An infested orange was placed in the rearing cage with 50 females of *F. arisanus* (see above). The orange

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

was used to decrease the oviposition pressure experienced by the naïve female wasps and was discarded at 6h00 AM. From this time to 8h00 PM, an infested banana was offered for parasitism in the cage. Bananas were chosen for enabling a good development of both flies and parasitoids. They were manually pierced and infested for 2h in a rearing cage containing 200 gravid *B. zonata* females. Every 2h, the banana was replaced with a new one. The bananas were then opened and placed on an artificial diet medium (Etienne 1973) for allowing insects development until pupation, then the pupae were collected and the number of eventually emerging wasps was recorded. The pre imaginal development occurred in a climatic room with conditions similar to those used for the main rearing (see above).

Both experiments were carried out at the same time. They were replicated ten times in five different days.

Influence of sex and physiological state.

These experiments aimed to assess the influence of female's physiological condition when foraging for host. In the middle of each field cage (see above) was hung a black painted trap (Tephritrap[™], Sorygar, Spain). At the exception of the last experiment, the trap contained an infested orange (see above) and half a dispenser of dichlorvos (C-72, Biosystèmes, France) to quickly kill any entering wasp. Pre-assays did not show any repellent effect of the insecticide.

For each experiment, two cohorts of wasps were reared separately and marked with fluorescent dyes (Radglo[™] green (JST11) and red (JST15), Radiant Color, Belgium). To achieve it, the parasitized pupae obtained from the main rearing were covered with a 1-2 cm layer of dye and wheat bran (1:8) and then with a thin layer of river sand. The potential influence of this marking treatment on the parasitoid's flight capacity was assessed in a first experiment, where a non dyed cohort of 50 females (control) was released with two dyed cohorts of 50 females, one for each dye.

For the following experiments, the first cohort was referred to as the control, the second as the treated one. The control cohort was formed with 10-15d old females, mated and fed, without any oviposition experience. The second cohort was treated as described in the table 1. Fifty females of each cohort were released in the cage 15 mn before settling the traps. Two hours later, the traps were removed then the number and the color of wasps caught was recorded. The color distinction was performed under UV-light (254 nm). Each experiment was repeated eight times.

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

In a last experiment, we assessed the evolution of flight capacity and foraging preferences of females starved for one to four days. The unique trap of previous experiments was replaced by two others. The first one contained a sponge (6x4x2cm) soaked with spun honey while the second contained a humid sponge of similar dimensions impregnated with host feces (left for 4h in a small container with about 100 adults of the host fruit fly *B. zonata*). The treated cohorts were formed with females starved for 24, 48, 72 or 96h. All females had free access to a fly infested orange 24h before the experiment. We made eight replicates for each fast length. A replicate of each modality were conducted simultaneously to reduce the variations of flight activity induced by the climatic conditions. We only registered the replicates where the mortality caused by treatment (dead insects in the releasing jar at end of experiment) was inferior to 10% (five females) of the cohort.

Statistical analysis.

Statistical analysis were performed with the R software (Version 2.3.1; R Development Core Team, Vienna, Austria).

Circadian activity measurement.

To enlighten the climatic factors influencing the periodical recording of female wasps attracted by a fruit along a 24h cycle and the effective parasitism rates recorded during this cycle, a preliminary principal component analysis (PCA) was performed on climatic factors (`dudi.pca` function from package `ade4`). To determine the relation we use nested generalized linear models (function `glm`) with quasibinomial family and logit link considering overdispersion, (McCullagh and Nelder 1989) to explain capture and parasitism probabilities along a 24h cycle. Variable selection was provided by dropping and adding variables using F tests on deviance for nested models (Venables and Ripley 2002).

Influence of sex and physiological state.

For all experiments but the last, we assessed the influence of the treatment factor on the capture using an analysis of deviance with normal error (generalized linear regression with function `glm`, considering a Gaussian family and identity link). In the last experiment we analyzed the influence of starvation length firstly on the percentage of total captures compared to the releases and secondly on the percentage of captures in the trap containing honey compared to the total captures. This was performed using an analysis of deviance with binomial error and consideration of overdispersion (quasibinomial family and F test).

Results

Circadian activity.

Figure 1 depicts the climatic pattern of the five experiment days. PCA showed that temperature and light intensity were strongly correlated, and inversely correlated with hygrometry. These three parameters explained the first axis (62% of inertia) with 27, 26 and 25% of absolute contribution to this axis respectively whereas atmospheric pressure was quite independent by characterizing axis 2, 20% of inertia, with 63% of absolute contribution; wind speed provided 28% of absolute contribution to this axis. The stepwise method for selecting climatic variables to model *F. arisanus* captures showed that hygrometry ($p < 1e-10$), atmospheric pressure ($p = 1e-3$) and then temperature ($p < 1e-5$) were successively chosen (Fig. 2); wind speed and light intensity were not. Concerning parasitism rates, first hygrometry ($p < 1e-10$) and then temperature ($p = 0.01$) were successively chosen in the model (Fig. 3). All three other parameters had non significant influence when any of these two previous climatic factors was.

We selected the most explanatory nested model for both cases. It showed that the couple temperature/hygrometry and then atmospheric pressure were sufficient to fully explain the flight variations towards the fruit, while hygrometry/temperature explained the variations of parasitism rates.

Influence of sex and physiological state.

The results of the nine first experiments are synthesized in the table 2. Marking the females with dyes had no significant influence of their flight ability ($P = 0.99$). Sex is a fundamental factor ($F_{1, 14} = 21.27$; $P < 10^{-3}$), since no males were caught in the trap. Mating had no significant influence ($P = 0.90$). 0-5d females were less attracted to the fruit than 10-15d ones ($F_{1, 14} = 19.55$; $P < 10^{-3}$) but no differences appeared between 10-15d and 20-25d females ($P = 0.91$). Females which had oviposited the day before the experiment were less attracted to the trap ($F_{1, 14} = 8.15$; $P = 10^{-2}$), but this difference disappeared if the oviposition had taken place beyond this 24h period ($P = 0.60$). Females which had been starved for 24h were not significantly affected ($P = 0.78$), but they were less recovered in the trap when the fast was longer ($F_{1, 14} = 14.23$; $P = 10^{-2}$).

In both analyses of the last experiment, the factors fast length and treatment significantly interacted. The percentage of captured starved females significantly decreased from the second fast day ($F_{1, 14} = 11.29$; $P = 10^{-2}$; $F_{1, 14} = 40.95$; $P = 10^{-4}$ and $F_{1, 14} = 67.80$ $P =$

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

10^{-6} during the second, third and fourth days, respectively). Less than 10% of them were captured after starving for 4d (Fig. 4). Inversely, the proportion of these females recovered in the trap containing honey tended to increase with the fast's length (Fig. 5): the percentage of starved females preferring the trap containing honey was higher than in fed females the third ($F_{1, 14} = 5.50$; $P = 0.03$) and fourth days ($F_{1, 14} = 23.81$; $P = 10^{-3}$). This last result however mainly relies on limited captures of starved females and should be carefully considered.

Discussion

Our both analyses underlined the predominant influence of temperature and relative humidity on the behavior of *F. arisanus*. Flight and parasitism activities increased with temperature and inversely to relative humidity (Fig.). Actually, the strong correlation ($r = -0.95$) linking these factors prevented to separate them. The climatic patterns of the five experimentation days were too similar to enable a statistical discrimination. Consequently, we can not exclude that one of these two factors could be indeed not directly implied. Nevertheless, the correlation of both factors with hymenopteran's activity is well documented. For example, the direct positive influence of temperature and negative influence of hygrometry on flight activity has been demonstrated for some Apidae (Iwama 1977, Sihag and Abrol 1986) and Megachilidae (Abrol 1987). Most often, temperature alone has been shown to be the main elicitor of movement: this was demonstrated for some Sphecoidea (Kapyła 1974), Apidae (Burrill and Dietz 1981, Heard and Hendrikz 1993), Ichneumonidae (Dyer and Landis 1997, Idris and Grafius 1998), Trichogrammatidae (Boldt 1974) or Chalcididae (Barbosa and Frongillo 1977). Indeed, temperature have rarely no effect on host selection behaviors, but it has been reported with *Ooencyrtus* sp. (Kaya and Anderson 1974).

Furthermore, we showed that the flight activity of *F. arisanus* females was secondly influenced by the barometric pressure. Activity was positively correlated with variations of barometric pressure for the bigger part of the day, but still decreased while the pressure increased during the end of afternoon (Fig.). The orientation of this correlation is still unclear. This may fit with results of Roitberg et al. (1993) and Fournier et al. (2005), who showed that *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Hymenoptera: Eucoilidae) and *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae), respectively, are sensible to pressure variations. Indeed, such variations imply climatic changes and may therefore be associated with higher risk of mortality. In particular, rainy and windy conditions cause high mortality for small species (Wellington 1946). On the other hand we showed that barometric pressure no influence on parasitism activity. Actually, if the pressure variations may translate a risk for flying insects,

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

this is less true for ovipositing insects which are landed on the fruit and thus less vulnerable to climatic hazard.

Fopius arisanus is a strictly diurnal insect, flying from dawn to sunset and resting during the night. However, compared to the weight of temperature and/or hygrometry, luminosity was non significant. This may cover another kind of relation between this factor and the behaviors. A threshold effect might for example be suspected. Such an hypothesis would require some experiments in controlled conditions to be examined. Similarly, we did not notice any effect of wind speed on the activity of *F. arisanus*. Above 0.8 m.s^{-1} , wind is known to limit the movements of *D. longicaudata* (Messing et al. 1997). In our experiments, we recorded a maximum wind speed of 1 m.s^{-1} , but all the other records stood below 0.7 m.s^{-1} (table 2). This speed is too weak to significantly affect *F. arisanus*.

In the second part we analyzed the physiological aspect of host selection. Most of our experiments were carried out using an infested fruit as attractant. The stimuli emitted by such a bait are of course involved in host selection, but we must keep in mind that fruits may be considered as a food source too. None of our experiments involving a fruit as bait gave results categorically refuting this hypothesis and some of our result should therefore be cautiously interpreted.

No males were attracted by the bait, suggesting that the fruit is not a mating place for *F. arisanus*, mating occurring elsewhere. Indeed, Quimio & Walter (2000), describing the males' behavior on the field, reported that they were more frequently encountered in the lower vegetation than in the canopy. Moreover, we obtained evidence that females do not forage on the fruit for a mate, but most probably for an host. Wang & Messing (2003) noticed that the mating status of *F. arisanus* had no influence on its ovocyte production. As a result, mating has no influence on the egg load which otherwise influenced significantly our results. Being an arrhenotokous parthenogenic species, *F. arisanus* does not need to mate to lay viable eggs, but mating is however required to produce females and therefore an ecological stable strategy. As males and host fruits are spatially separated, females face a trade-off between looking for mate and looking for host (Guertin et al. 1996). In *F. arisanus*, this assumed trade-off would yet not be limiting enough to induce an observable difference on the flight activity.

On the other hand, we showed that the egg load pressure did influence the females when foraging for host. Females showed a post-oviposition decrease of their foraging motivation but this difference disappeared after a 24h period without any access to host. As many synovogenic parasitoids, *F. arisanus* may reabsorb mature eggs when deprived of hosts (Doutt 1964). This oosorption begins after four days without host but can be stopped by a new

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

contact with it (Lawrence et al. 2000, Wang and Messing 2003). When presenting host to females deprived of hosts since a tenth of days, we stopped this physiological stress and decreased their egg load. The oviposition pressure was therefore decreased, as was subsequently the host foraging behavior. Basically, synovogenic species may be considered as periodically proovogenic for egg load pressure purposes, i.e. they are periodically egg limited (Heimpel and Rosenheim 1996). Thus pressure fluctuates according to successful ovipositions and egg maturation rhythmus. Wang & Messing (2003) showed that the daily egg production of *F. arisanus* is considerable (about 40 eggs per day at this age). This matches our results: after a whole day without host, the egg load pressure starts again to urge the females to find hosts. Some behavioral evidence of egg limitations for synovogenic species have been published (see Heimpel & Rosenheim (1996) for review), though the contrary can be equally found for Braconidae (Kaiser and Cardé 1991).

We showed that the age influenced the flight behavior of young females only. The low activity of these young females can be again explained by a lower egg load pressure. Indeed, the potential fecundity greatly increases for this first period. Ramadan et al. (1992) noticed that females reared on *B. dorsalis* owned about 40 mature eggs at emergence and 120 six days later. Wang & Messing (2003) equally showed an evolution from about 20 to 100 eggs for the same period for females reared on *C. capitata*. Similarly to our results, Ramadan et al. (1992) reported the first oviposition at the mean age of four days.

Inversely, senescent females were not affected. *Fopius arisanus* females produce mature ovocytes all along their life but this production decreases after the 15th day: according to Ramadan et al. (1994), the fecundity of 20-25 days old females is similar to that of 5 days old ones. The females of this cohort reached therefore the end of their lifespan (Ramadan et al. (1992) noticed a mean longevity of 15.3 days for host deprived females) and owned less mature eggs. Nevertheless, the foraging motivation seemed to keep constant at this age. As a synoovogenic species, *F. arisanus*' females can not die prematurely, i.e. before they lay their whole egg load. Senescence has thus less influence than for proovogenic ones (Iwasa et al. 1984). It seems that the foraging motivation of females of *F. arisanus* keeps constant all along their life as soon as they reached their maximal potential fecundity at the end of the first week after emergence (Ramadan et al. 1994).

Finally, we showed that a two days starvation reduced the flight activity of females. The proportion of females responding to food stimuli increased from the third day but this proportion concerned less than ten percentage of the released females. Although few of them were recovered, we observed than these females did leave the release jar. In our experiments,

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

females starved for 48h, showing the first significant sign of sugar deprivation, were not more attracted towards honey than fed ones. Actually, this effect was more induced by a reduction of their flight abilities than by a clear switch in their foraging purpose. The carbohydrate shortcoming seemed to limit the flight induction even before to trigger an oriented flight towards a food source. This could suggest that food sources in the field, as honeydew or floral nectar, can be reached by limited motions.

Thus, the foraging motivation of *F. arisanus* is mainly ruled by the temperature/hygrometry and the egg load parameters. Given its high egg production rate (Wang and Messing 2003), the latter should not be limiting in the field. On the other hand, *F. arisanus* is mainly used in tropical humid areas for biological control. As a consequence, the potentially negative impact of hygrometry has to be precisely assessed. If confirmed by laboratory assays, this factor could seriously limit its efficiency. Nevertheless such a negative impact seems unexpected in an insect coming from the Indo Pacific area.

Acknowledgments

We are eager to thank C. Simiand, J. Payet and S. Glenac (CIRAD) for maintaining the insect colonies. Thanks to F. Sauveur (MS400) for substantially monitoring the physiological stress during experiments. This work was funded by the Conseil Régional de La Réunion and the European Union.

References cited

- Abrol, D.P. 1987.** Analysis of environmental factors affecting foraging behaviour of *Megachile bicolor* F on *Crotalaria juncea* L. Bangl. J. Agric. Res. 12: 5-14.
- Barbosa, P., and E.A.J. Frongillo. 1977.** Influence of light intensity and temperature on the locomotry and flight activity of *Brachymeria intermedia* (Hym.: Chalcididae), a pupal parasitoid of the gypsy moth. Entomophaga 22: 405-411.
- Bautista, R.C., N. Mochizuki, J.R. Spencer, E.J. Harris, and D.M. Ichimura. 2000.** Effects of depth of oviposition dish and age of rearing host on efficiency of mass production of the Tephritid Fruit Fly parasitoid *Psytalia fletcheri*. Biocontrol 45: 389-399.
- Boldt, P.E. 1974.** Temperature, humidity, and host : effect on rate of search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auctt. (not Riley, 1871). Ann. Entomol. Soc. Am. 67: 706-708.

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

- Burrill, R.M., and A. Dietz. 1981.** The response of honey bees to variations in solar radiation and temperature. *Apidologie* 12: 319-328.
- Doutt, R.L. 1964.** Biological characteristics of entomophagous adults, pp. 145-167. *In* P. DeBach (ed.), *Biological control of insect pests and weeds*. Reinhold Publishing Company, New York, USA.
- Dukas, R., and J.J. Duan. 2000.** Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol.* 11: 536-543.
- Dyer, L.E., and D.A. Landis. 1997.** Diurnal behavior of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environ. Entomol.* 26: 1385-1392.
- Etienne, J. 1973.** Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitis rosa* (Diptera : Trypetidae). *Entomol. Exp. Appl.* 16: 380-388.
- Fournier, F., D. Pelletier, C. Vigneault, B. Goyette, and G. Boivin. 2005.** Effect of barometric pressure on flight initiation by *Trichogramma pretiosum* and *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environ. Entomol.* 34: 1534-1540.
- Guertin, D.S., P.J. Ode, M.R. Strand, and M.F. Antolin. 1996.** Host-searching and mating in an outbreeding parasitoid wasp. *Ecol. Entomol.* 21: 27-33.
- Heard, T.A., and J.K. Hendrikz. 1993.** Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Aust. J. Zool.* 41: 343-353.
- Heimpel, G.E., and J.A. Rosenheim. 1996.** Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology* 77: 2410-2420.
- Idris, A.B., and E. Grafius. 1998.** Diurnal flight activity of *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae), in the field. *Environ. Entomol.* 27: 406-414.
- Iwama, S. 1977.** A influência de fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). *Bol. Zool. Univ. S. Paulo* 2: 189-201.
- Iwasa, Y., Y. Suzuki, and H. Matsuda. 1984.** Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theor. Popul. Biol.* 26: 205-227.
- Kaiser, L., and R. Cardé. 1991.** Plasticity in in-flight orientation to plant and host odours in the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. *Redia* 74: 265-271.
- Kapyla, M. 1974.** Diurnal activity in a mixed population of Aculeata (Hym.). *Ann. Entomol. Fennici* 40: 61-69.
- Kaya, H.K., and J.F. Anderson. 1974.** Flight and ovipositional activity of the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. *Environ. Entomol.* 3: 1028-1029.

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

- Lawrence, P.O., E.J. Harris, and R.C. Bautista. 2000.** Development and reproductive biology of the egg-pupal parasite, *Fopius arisanus* in *Anastrepha suspensa*, a new tephritid host, pp. 739-748. In K. H. Tan (ed.), Proceedings, Area-wide Control of Fruit Flies and Other Insect Pests, Penang, Malaysia, 1-5 June 1998. Penerbit Universiti Sains, Pulau Pinang, Malaysia.
- McCullagh, P., and J.A. Nelder. 1989.** Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London, UK.
- Messing, R.H., L.M. Klungness, and E.B. Jang. 1997.** Effect of wind on movement of *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of Tephritid Fruit Flies, in a laboratory flight tunnel. Entomol. Exp. Appl. 82: 147-152.
- Quimio, G.M., and G.H. Walter. 2000.** Swarming, delayed sexual maturation of males, and mating behavior of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). J. Insect Behav. 13: 797-813.
- Ramadan, M.M., T.T.Y. Wong, and J.W. Beardsley. 1992.** Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). Biol. Control 2: 28-34.
- Ramadan, M.M., T.T.Y. Wong, and D.O. McInnis. 1994.** Reproductive biology of *Biosteres arisanus* (Sonan), an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. Biol. Control 4: 93-100.
- Ramadan, M.M., T.T.Y. Wong, and R.H. Messing. 1995.** Reproductive biology of *Biosteres vandenboschi* (Hymenoptera : Braconidae), a parasitoid of early-instar Oriental Fruit Fly. Ann. Entomol. Soc. Am. 88: 189-195.
- Roitberg, B.D., J. Sircom, C.A. Roitberg, J.J.M. Van Alphen, and M. Mangel. 1993.** Life expectancy and reproduction. Nature 364: 108.
- Sihag, R.C., and D.P. Abrol. 1986.** Correlation and path coefficient analysis of environmental factors influencing flight activity of *Apis florea* F. J. Apicult. Res. 25: 202-208.
- Steinberg, S., M. Dicke, L.E.M. Vet, and R. Wainnigen. 1992.** Response of the Braconid parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals : effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. Entomol. Exp. Appl. 63: 163-175.
- Venables, W.N., and B.D. Ripley. 2002.** Modern applied statistics with S+. Springer, Berlin, Germany.

- Vet, L.E.M., J. Lewis, and R. Cardé. 1995.** Parasitoid foraging and learning, pp. 65-101. *In* R. T. Cardé and W. J. Bell (eds.), *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Vinson, S.B. 1998.** The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvophagous and oophagous species. *Biol. Control* 11: 79-96.
- Wang, X.G., and R.H. Messing. 2003.** Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae): do host-associated stimuli promote ovarian development? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96: 571-578.
- Wellington, W.G. 1946.** The effects of variations in atmospheric pressure upon insects. *Can. J. Res. D* 24: 51-70.

Figure captions

Captions

Fig. 1. Range of climatic parameters recorded for the five days of circadian rhythmus experimentation. The box and whisker plots depict the medians and quartiles, the isolated dots are outlying values.

Fig. 2. Circadian rythmus of flight activity. One hundred females of *F. arisanus* females are constantly present in the field cage with a glued, fly infested orange. Evolution per hour of captures, temperature, hygrometry and barometric pressure mean data. No captures were recorded during the night (08h PM-06h AM).

Fig. 3. Circadian rythmus of parasitism activity. Twenty females of *F. arisanus* females were offered a fly infested banana every 2h. Evolution per 2h of parasitism, temperature and hygrometry mean data.

Fig. 4. Influence of starvation on flight activity. Evolution of the percentage of re-capture of 50 released *F. arisanus* females starved for 1-4d.

Fig. 5. Influence of starvation on foraging motivation. Evolution of the distribution of re-capture between a honey baited trap and a host kairomone baited trap of 50 released *F. arisanus* females starved for 1-4d.

ANNEXE 8 P. Rousse *et al.* Biotic and abiotic factors affecting the behaviour of *F. arisanus*

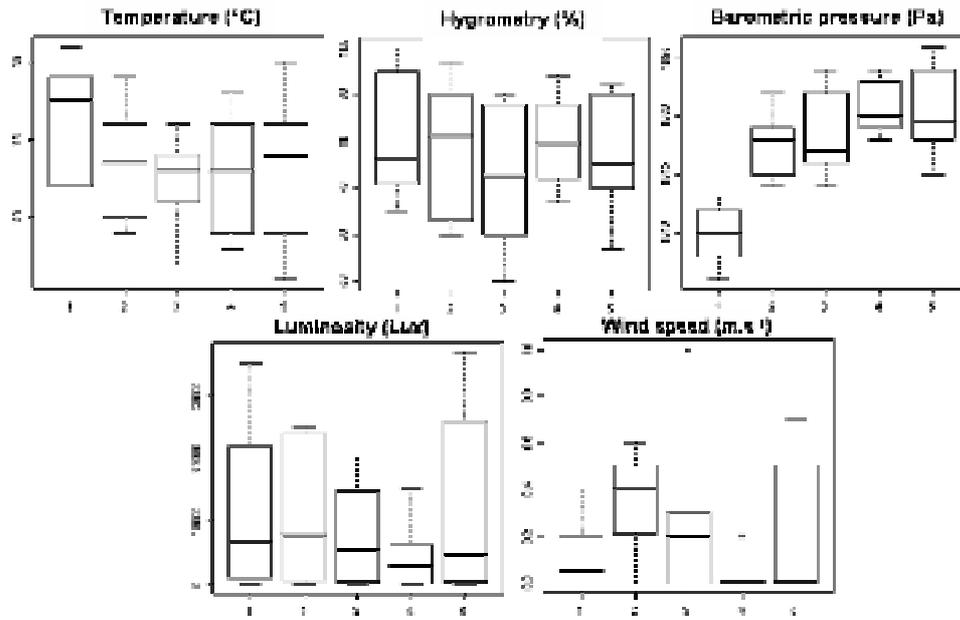


Figure 1

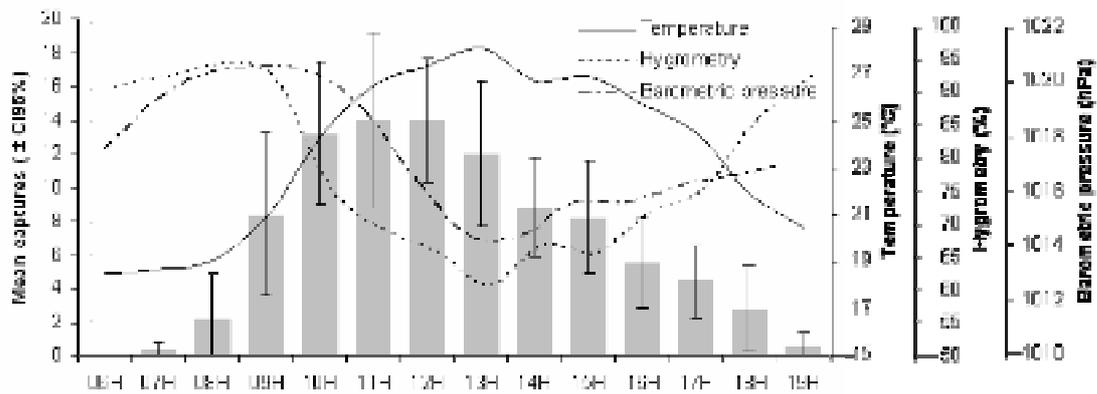


Figure 2

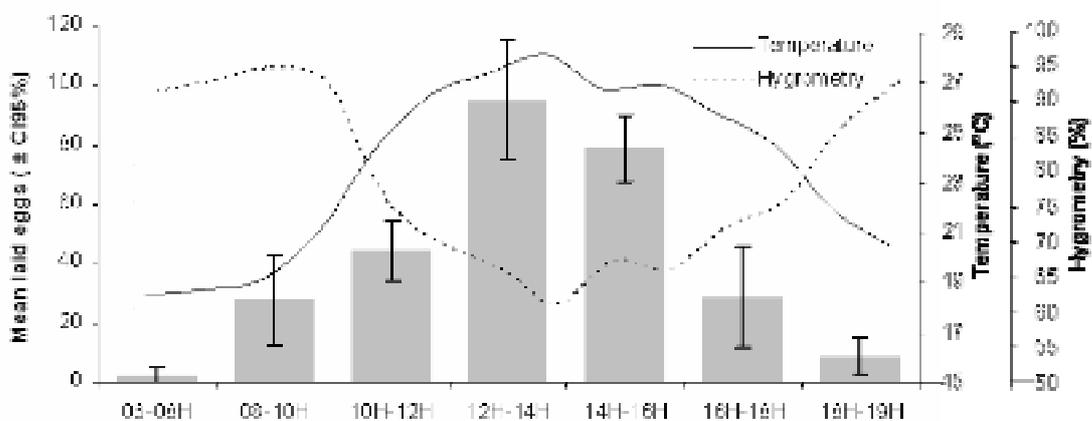


Figure 3

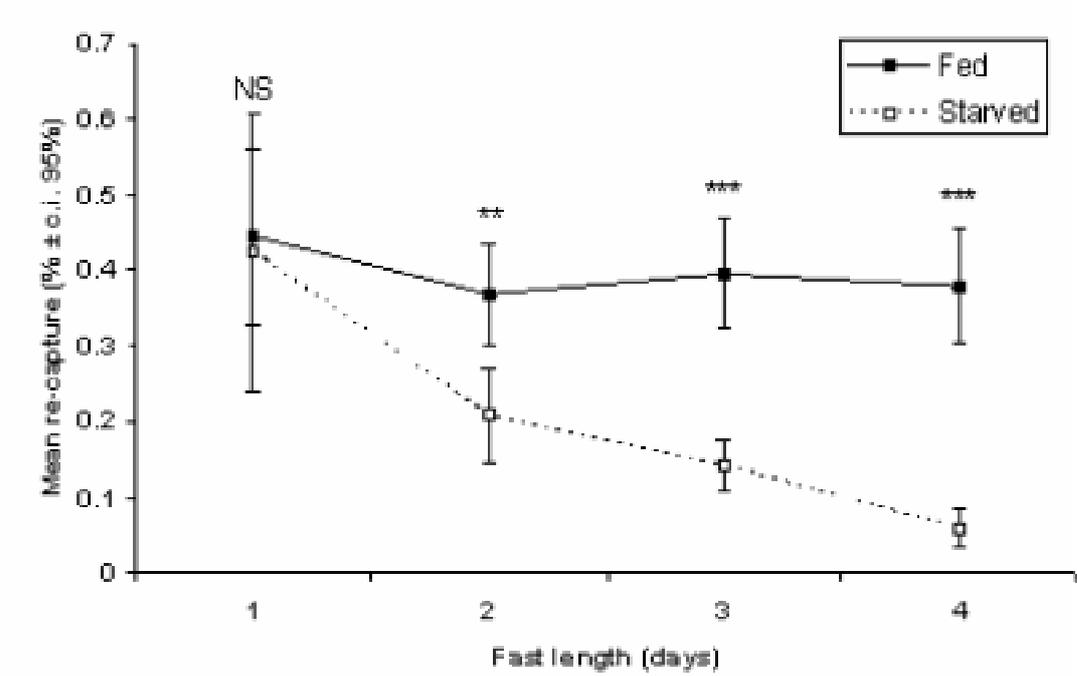


Figure 4

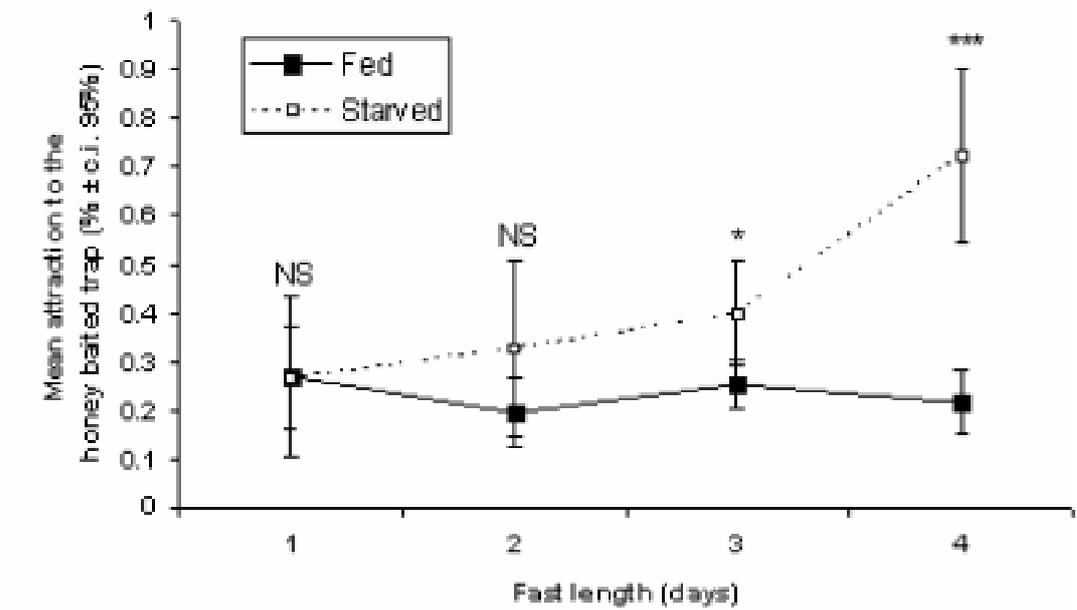


Figure 5

Table 1. Treatment applied to the treated cohort in the sex and physiological status influence experiments.

Experiment	Treatment
Sex	Males
Mating	Females reared without males
Egg load	Females with free access to a fly infested orange for 24h the 24h before the experiment (1) or 48h before (2)
Age	Females 0-5d old (1) or 20-25d old (2)*
Alimentation	Females starved 24h (1) or 48h (2) before the experiment

* Control and treated females had free access to a fly infested orange for 24h 2d before the experiment to homogenize egg resorption

Table 2. Sex and physiological status influence: comparison of mean captures of females from the control and treated cohorts (NS: non significant; ** $P < 10^{-2}$; * $P < 10^{-3}$)**

Experience	Control cohort (captures \pm ci95)	Treated cohort (captures \pm ci95)	Result
Dye test	17.6 \pm 3.2	17.6 \pm 2.4 17.8 \pm 3.2	NS
Sex	11.6 \pm 4.6	0.5 \pm 0.9	***
Mating status	8.4 \pm 4.3	8.0 \pm 3.7	NS
Egg load 24h	14.0 \pm 4.1	6.0 \pm 3.6	**
Egg load 48h	16.5 \pm 4.2	14.9 \pm 4.0	NS
Starvation 24h	20.4 \pm 2.5	19.9 \pm 2.4	NS
Starvation 48h	22.4 \pm 2.9	13.5 \pm 3.6	**
Age (0-5d)	19.9 \pm 4.0	8.0 \pm 2.7	***
Age (15-25d)	11.4 \pm 2.6	11.1 \pm 3.5	NS

ANNEXE 9 Liste des composés volatils présents dans les pontes de Tephritidae

Composés ⁽¹⁾	IRR ⁽²⁾	Composition (%) ⁽³⁾		
		<i>B. zon</i>	<i>C. cap</i>	<i>C. ros</i>
Monterpènes hydrocarbonés				
α-pinène	953	1,8	<i>tr</i>	<i>tr</i>
β-pinène	998	<i>m</i> (3,5)	<i>tr</i>	-
limonène	1044	23,6	4,0	1,3
γ-terpinène	1075	0,4	-	-
terpinolène	1089	0,7	-	-
Monoterpènes oxygénés				
citronella	1165		-	<i>tr</i>
iso-menthone	1181	0,8	0,8	0,8
α-terpinéol	1207	<i>m</i> (1,5)	<i>m</i> (1,1)	<i>m</i> (0,6)
γ-terpinéol	1213	0,7	0,6	0,4
citronello	1238	<i>tr</i>	1,4	3,0
pulégone	1256	0,8	1,7	2,6
géraniol	1264	-	0,8	1,3
géraniol	1283	-	<i>tr</i>	0,8
acétate d'isobornyle	1304	0,9	0,6	0,3
acétate de néryle	1391	<i>tr</i>	0,4	0,2
propanoate de citronellyle	1451	0,6	0,3	0,5
propanoate de géranyle	1482	1,4	1,4	0,7
butanoate de géranyle	1569	<i>m</i> (1,6)	<i>m</i> (1,0)	<i>m</i> (1,1)
Sesquiterpènes hydrocarbonés				
α-cubébène	1371	<i>tr</i>	0,4	0,6
α-copaène	1400	1,3	2,4	2,4
β-bourbonène	1412	1,7	4,3	4,5
β-ylangène *	1445	<i>tr</i>	0,5	0,5
<i>n.i.</i> (MM=204)	1455	0,7	1,0	1,0
α-guaiène	1462	2,0	2,9	3,0
guaia-6,9-diène	1467	23,8	35,7	35,5
9-épi-(E)-caryophyllène	1475	1,9	3,4	2,9
calamène (isomère)	1492	1,5	2,2	2,1
α-sélinène	1516	1,5	1,8	1,9
α-murolène	1523	2,0	1,8	2,3
β-bisabolène	1526	0,9	0,8	1,0
γ-cadinène	1540	0,8	1,1	1,4
δ-cadinène	1546	<i>m</i> (4,0)	<i>m</i> (3,8)	<i>m</i> (4,5)
trans-calamène	1554	<i>m</i> (4,0)	<i>m</i> (3,8)	<i>m</i> (4,5)
β-calacorène	1569	<i>m</i> (1,6)	<i>m</i> (1,0)	<i>m</i> (1,1)
Sesquiterpènes oxygénés				
<i>n.i.</i> (MM=218)	1551	1,7	1,1	1,2
furopélargone A	1558	<i>m</i> (1,1)	1,6	2,1
<i>n.i.</i> (MM= 218)	1560	<i>m</i> (1,1)	-	-
<i>n.i.</i> (MM= 218)	1620	<i>tr</i>	0,9	1,0
<i>n.i.</i> (MM= 218)	1585	0,6	-	-

ANNEXE 9 Liste des composés volatils présents dans les pontes de Tephritidae

Composés	IRR ⁽¹⁾	Composition (%)		
		<i>B. zon</i>	<i>C. cap</i>	<i>C. ros</i>
Dérivés aromatiques				
4-méthylanisol	1036	<i>tr</i>	-	-
o-cymène	1039	1,9	<i>tr</i>	<i>m</i> (0,4)
acétate de benzyle	1174	2,7	0,7	<i>tr</i>
2,5-diméthoxy-para-cymène	1439	<i>tr</i>	-	-
Dérivés azotés				
méthoxyphényloxyne	900	0,3	1,9	<i>tr</i>
phénylméthylhydrazine *	1131	-	<i>tr</i>	<i>tr</i>
N-éthylaniline *	1145	<i>tr</i>	<i>tr</i>	<i>tr</i>
Divers				
6-méthyl-5-heptén-2-one	997	<i>m</i> (3,5)	<i>tr</i>	0,3
2-éthyl-1-hexanol	1037		0,2	
naphtalène	1207	<i>m</i> (1,5)	<i>m</i> (1,1)	<i>m</i> (0,6)
tridécahe	1312	<i>tr</i>	<i>tr</i>	<i>tr</i>
méthyl- γ -ionone	1500	4,3	6,9	4,5
6-méthyl- α -ionone	1537	1,7	1,4	1,0
<i>n.i.</i> (MM=234)	1614		0,6	0,6
<i>n.i.</i> (MM=232)	1655	0,6	0,4	0,5
<i>n.i.</i>	1665	0,5	1,3	0,7
<i>n.i.</i>	1700	<i>tr</i>	0,5	0,4
<i>n.i.</i>	1728	2,1	2,2	2,5

TE PLAÎNS PAS MON VIEUX,
LE MIEN IL VEUT ÊTRE
BIOLOGISTE!!



RESUME

***Fopius arisanus*, le droit à l'erreur.**

Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae.

La famille des Tephritidae comprend de nombreux ravageurs des cultures fruitières d'importance majeure. Leur contrôle nécessite des outils de lutte utilisables dans un contexte de développement durable de l'agriculture. La lutte biologique est l'un de ces outils. L'emploi de *Fopius arisanus* (Sonan) à Hawaï compte parmi les succès les plus remarquables de ce type de lutte. Ce parasitoïde ovo-pupal a donc été introduit fin 2003 à La Réunion afin d'y limiter les populations des huit espèces de Tephritidae d'importance économique, en particulier *Bactrocera zonata* (Saunders). Cette étude regroupe les travaux menés sur les comportements innés des femelles de *F. arisanus* en termes de reconnaissance, d'acceptation et de localisation de l'hôte dans son habitat.

Nos résultats montrent que *F. arisanus* parasite toutes les espèces locales de Tephritidae « nuisibles » mais rejette les œufs de la Muscidae *Stomoxys calcitrans* (L.). Il préfère cependant les espèces de la tribu des Dacini. Sa survie pré-imaginale sur ces espèces est en revanche très inégale, voire nulle dans le cas de *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) qui encapsule ses larves. *Fopius arisanus* contourne la réponse immunitaire de *B. zonata* et probablement des autres espèces-hôtes. Ces résultats nous amènent à supposer que les interactions hôte-parasitoïde sont modélées par des mécanismes génériques, propres à un grand nombre de Tephritidae.

Nous montrons que *F. arisanus* répond à des synonymes issues de nombreuses familles botaniques. Ce comportement généraliste peut l'amener sur des fruits non hôtes de Tephritidae. Il répond à des kairomones issues des fèces et pontes de Tephritidae, mais pas aux pontes de *S. calcitrans*. Sa réaction innée aux stimuli visuels est également peu spécialisée puisqu'il ne discrimine qu'entre des informations achromatiques. Le vol des femelles vers le micro-habitat de l'hôte est principalement régulé par leur âge et la pression ovocytaire : six jours après l'émergence, leur fécondité potentielle et leur production d'œufs sont très élevées, ce qui semble motiver une prospection constante jusqu'à la fin de leur vie.

Le comportement inné de *F. arisanus* au laboratoire est donc celui d'un endoparasitoïde très polyphage bien que spécialisé aux Tephritidae. Nous discutons de l'adéquation entre ce comportement et la variabilité de son environnement originel. En particulier nous nous intéressons aux « erreurs » générées par ce comportement généraliste. Puis nous discutons de l'utilisation de ce parasitoïde en termes de lutte biologique classique.

Mots-clés : parasitoïde ovo-pupal ; lutte biologique ; écologie comportementale ; Tephritidae ; Braconidae Opiinae

***Fopius arisanus*, be right to be wrong.**

Host specificity and host selection of an egg-pupal parasitoid of tephritid fruit flies.

Many Tephritid fruit flies are major pests of fruit crops. Their management needs techniques suiting the context of sustainable agriculture development, as is biological control. The use of *Fopius arisanus* (Sonan) in Hawaii belongs to the greatest success of this technique. This egg-pupal parasitoid was therefore introduced in late 2003 in La Reunion to control the populations of the eight local tephritid pests, especially *Bactrocera zonata* (Saunders). This study gathers the experimentations carried out on the innate behaviour of *F. arisanus* females: how do they recognize, accept and locate their host inside its habitat?

Fopius arisanus parasitized all local tephritid pest species but rejected the eggs of the Muscidae *Stomoxys calcitrans* (L.). It therefore preferred the eggs of species of the Dacini tribe. Its pre-imaginal survival was strongly variable between the host-species, or even null on *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) which encapsulated its larvae. *Fopius arisanus* overcame the immune response of *B. zonata* and probably of other host-species. We hypothesized that the host-parasitoid interactions rely on generic mechanisms, shared by numerous Tephritidae.

We moreover show that *F. arisanus* responded to synonymes from numerous botanic families. This generalist behaviour might even lead it to habitats which are not host for Tephritidae. It responded to kairomones from the feces and egg masses of Tephritidae, but did not to egg masses of *S. calcitrans*. Its innate reaction to visual stimuli was also few specialised, since it discriminated only between achromatic informations. The flight of females towards host habitat was mainly regulated by age and egg load: 6d old females have a very high potential fecundity and egg production, keeping apparently the foraging motivation constant until their death.

Inside the laboratory, *F. arisanus* behaves innately as a very polyphagous endoparasitoid specialised on Tephritidae. We discuss the appropriateness of this behaviour in its highly variable original environment. We consider particularly the "errors" generated by this generalist behaviour. Finally, we discuss about the use of this parasitoid in classical biological control programmes.

Keywords: egg pupal parasitoid; biological control; behavioural ecology; Tephritidae; Braconidae Opiinae