



HAL
open science

Préférence des femelles chez une communauté de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) vis-à-vis de la gamme de fruits-hôtes présente à La Réunion

Sarah Baldy

► **To cite this version:**

Sarah Baldy. Préférence des femelles chez une communauté de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) vis-à-vis de la gamme de fruits-hôtes présente à La Réunion. Sciences agricoles. 2014. dumas-01086831

HAL Id: dumas-01086831

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01086831>

Submitted on 25 Nov 2014

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.

Mémoire de stage
Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur horticole, option Inter-Etablissement
Protection des Plantes et Environnement

Sur le thème :

**Préférence des femelles chez une communauté de mouches
des fruits (Diptera : Tephritidae) vis-à-vis de la gamme de
fruits-hôtes présente à La Réunion.**

Par

Sarah BALDY

Ecole de rattachement : Agrocampus-Ouest

Stage réalisé à :
l'UMR PVBMT CIRAD / Université de la Réunion
Pôle de Protection des Plantes (3 P)
7 chemin de l'IRAT, Ligne Paradis
97410 Saint-Pierre, Île de la Réunion

Maitre de stage :
Pierre-François DUYCK

Soutenu le 24 septembre 2014 à Montpellier, devant le jury composé de :

Président: Serge Kreiter
Membres : Frédéric Marion-Poll
Valérie Balmes
René Sforza

AUTORISATION DE DIFFUSION DU MEMOIRE

1. Identification du rapport et de l'auteur

Nom et Prénom de l'auteur : **BALDY Sarah, étudiante d'Agrocampus-Ouest Angers**

Titre du mémoire : **Préférence des femelles chez une communauté de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) vis-à-vis de la gamme de fruits-hôtes présente à La Réunion**

2. Autorisation de diffusion par l'auteur

Par la présente, je déclare être titulaire du droit d'auteur pour le mémoire mentionné ci-dessus. J'autorise sans limitation de temps la Bibliothèque à diffuser ce mémoire dans un format électronique adapté et à effectuer toutes éventuelles modifications techniques nécessaires à une amélioration de la diffusion (modification du format) Dans le cas où ce mémoire est confidentiel, la confidentialité sera respecté dans les mêmes conditions pour les exemplaires électroniques et les exemplaires papiers.

Signature de l'Auteur :

Date :

3. Autorisation de diffusion par le Maître de stage

J'autorise par la présente, l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus

Intranet	OUI NON	Prêt	OUI NON
Internet	OUI NON	Prêt entre bibliothèque	OUI NON
Après une période de confidentialité	OUI NON Durée :	Résumé diffusable	OUI NON
Consultation en bibliothèque	OUI NON	Reproduction	OUI NON

Signature du Maître de stage :

Date :

4. Autorisation de diffusion par l'enseignant tuteur

J'autorise par la présente, l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus

Intranet	OUI NON	Prêt	OUI NON
Internet	OUI NON	Prêt entre bibliothèque	OUI NON
Après une période de confidentialité	OUI NON Durée :	Résumé diffusable	OUI NON
Consultation en bibliothèque	OUI NON	Reproduction	OUI NON

Signature du Tuteur enseignant: **Serge KREITER**

Date :

CONCLUSION : Confidentialité absolue :

OUI

NON

Durée exigée :

**Le responsable de l'option d'ingénieur agronome PPE et du parcours SdP du Master 3A
Professeur Serge KREITER**

Résumé

A l'île de La Réunion, 8 espèces de Tephritidae sont responsables de dégâts sur les cultures fruitières et légumières. Six d'entre elles sont des espèces exotiques envahissantes. Certaines sont oligophages, comme *Bactrocera cucurbitae* et *Neoceratitis cyanescens*. D'autres au contraire, comme *Bactrocera zonata* sont polyphages, attaquant une large gamme de plantes hôtes appartenant à différentes familles. La spécialisation pour les plantes hôtes chez les Tephritidae est conditionnée par les préférences des femelles et les performances larvaires dans le fruit, mais sur le terrain elle est également influencée par les conditions climatiques et la compétition interspécifique.

Pour mieux comprendre l'origine de la gamme de fruits-hôtes observée sur le terrain, des tests de préférences des femelles sont réalisés en laboratoire sur *Bactrocera cucurbitae*, *Bactrocera zonata*, *Ceratitis catairii* et *Neoceratitis cyanescens* en testant 20 fruits hôtes issus de 13 familles différentes. Un test en olfactomètre a permis d'évaluer l'attractivité des fruits hôtes à distance. Puis, un test de fécondité a permis d'évaluer l'acceptation de l'hôte. Ces résultats sont comparés avec les données déjà acquises sur les performances larvaires.

N. cyanescens est attirée par une large gamme de fruits hôtes, sa spécialisation observée sur le terrain serait due davantage au stade larvaire capable de se développer sur un nombre de plantes hôtes limité. Outre les Cucurbitaceae, *B. cucurbitae* est aussi attirée par plusieurs fruits comme la mangue et la tomate, où ses larves se développent également bien. Attaqués en Afrique et non à La Réunion, ces fruits sont des hôtes potentiels. La restriction de sa gamme hôte pourrait être due en partie à la compétition interspécifique avec *Ceratitis capitata* et *Ceratitis rosa*. *C. catairii*, bien que très peu présente à cause de la compétition interspécifique a montré un profil de généraliste en laboratoire. Globalement, la gamme de fruits-hôtes observée sur le terrain semble plus influencée par les performances larvaires et la compétition interspécifique, que par les préférences des femelles.

Mots clés : Tephritidae, gamme hôte, spécialisation d'hôte, stimuli olfactif, interactions plante/insecte, olfactomètre

Abstract

In Reunion Island, 8 species of Tephritidae are pests of fruit and vegetable crops. Six of them are exotic invasive species. Some species are oligophagous, such as *Bactrocera cucurbitae* and *Neoceratitis cyanescens*. By contrast, some species are polyphagous, such as *Bactrocera zonata*, and attack a wide range of host plants from different families. Tephritidae host plant specialisation is determined by female preferences and larval performances in the fruit, but in the field it also influenced by climate and interspecific competition. To better understand the origin of the host range observed in the field, female preferences experiments have been carried in the laboratory for *Bactrocera cucurbitae*, *Bactrocera zonata*, *Ceratitis catairii* and *Neoceratitis cyanescens* by testing 20 fruits from 13 different families. We studied the long distance attraction to host plant with an olfactometer test. Then, we studied the final acceptation of the host plant with fecundity tests. These data have been compared for each species with data for larval performances already available.

Neoceratitis cyanescens is attracted by a wide range of host plants, its specialisation observed in the field would be rather linked to the larval stage able to develop only on a limited number of host fruits. In addition to Cucurbitaceae, *B. cucurbitae* is also attracted by several fruits like mango and tomato in which its larvae have also a good development. Attacked in Africa and no in Reunion Island, these fruits may be considered as potential hosts. The restriction of its host range would be more due to interspecific competition with *Ceratitis capitata* and *Ceratitis rosa*. While *C. catairii* has almost disappeared from Reunion because of interspecific competition, it shows a generalist profile in laboratory. Overall, host plant range observed in the field seems more influenced by the larval performance and interspecific competition than female preferences.

Key words : Tephritidae, host range, host specialisation, olfactive stimuli, plant/insect interactions, olfactometer

Remerciements

Je tiens à remercier Pierre-François Duyck, mon maitre de stage, pour sa grande disponibilité, ses conseils tout au long de mon stage, et les relectures de mon mémoire. Je remercie aussi Serge Quilici pour la relecture de mon mémoire et le partage de ses connaissances sur les Tephritidae.

Je remercie les techniciens Serge Glénac et Jim Payet pour l'élevage de Tephritidae qui m'a permis de travailler avec toutes ces mouches. Merci à toute l'équipe entomo, Morguen, Richard, Moutou, Martial, David, Max pour leur bonne humeur, leur accueil et les bavardages.

Un grand merci aussi à Sandrine et Fred, les statisticiens qui m'ont aidé à traiter les données avec R.

Merci à mes voisins de bureau Lucile, pour ton soutien et bien sûr tes blagues (les mots de Vivi vont me manquer), Thomas pour m'avoir rappelé l'INH et sa douceur angevine ainsi que Maryse, pour ta motivation et bonne humeur.

Un grand merci à mes colloc' et amies Béa, Solène, Mathilde, Anne-Sarah, Agathe, Leigh. Merci pour tous ces bons moments passés à la case, et pour nos week end magiques remplis de découvertes et d'aventures.

Merci aussi à mes amis d'Angers, les GP, ainsi que Justine, Sarah, Caro pour leur amitié et leur soutien.

Je remercie particulièrement mes parents, et ma sœur Caroline qui m'ont toujours soutenue tout au long de mes études.

Sommaire

Première partie : Synthèse bibliographique

1. L'île de La Réunion	1
1.1 Géographie et climat	1
1.2 La filière fruitière et légumière à La Réunion	1
2. Les Tephritidae à La Réunion	1
2.1 Taxonomie et description morphologique	1
2.2 Les 8 espèces nuisibles à La Réunion	2
2.2.1 Biologie et dégâts	2
2.2.2 Moyens de lutte	3
2.2.2.1 La lutte chimique	3
2.2.2.2 Les méthodes alternatives	3
2.2.3 Date d'invasion et niches écologiques	3
2.2.4 La gamme de plantes hôtes présente à La Réunion	4
3. Spécialisation de l'hôte chez les insectes phytophages	4
3.1 Les étapes de sélection de l'hôte	5
3.2 Assimilation des stimuli olfactifs par les insectes	5
4. Composés volatils des plantes	5
4.1 Classification des composés volatils	5
4.2 Fonction des composés volatils	6
4.3 Attractivité des composés volatils par les Tephritidae	6
5. Méthodes d'étude des réponses comportementales	6
6. Objectifs de l'étude	7

Deuxième partie : Matériels et Méthodes

1. Elevage des Tephritidae	8
2. Les plantes hôtes étudiées	9
3. Evaluation de l'attractivité des fruits hôtes à distance	10
3.1 Dispositif	10
3.2 Les mouches des fruits	11
3.3 Les fruits hôtes	11
3.4 Déroulement de l'expérience	12
3.5 Test du phénomène de recrutement	12
3.6 Evaluation de l'activité des femelles dans les olfactomètres	13
3.7 Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur les réponses des femelles	13
4. Préférence pour la ponte en situation de choix	13
5. Evaluation de l'acceptation de l'hôte	13
5.1 Dispositif	13
5.2 Les mouches des fruits	14
5.3 Les fruits hôtes	14
5.4 Effet de l'humidité dans les pondoirs sur la prise de décision de ponte	14
6. Analyse des données	14
6.1 Estimation de l'intensité de la spécialisation	14
6.2 Analyse statistique des données du test «Evaluation de l'attractivité des fruits à distance»	15
6.3 Analyse statistique des données du test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »	15

Troisième partie : Résultats

1. Evaluation de l'attractivité des fruits hôtes à distance	16
1.1 Attractivité relative des différents fruits-hôtes pour chaque espèce	16
1.2 Test du phénomène de recrutement	17
1.3 Evaluation de l'activité des femelles dans les olfactomètres	17
1.4 Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur les réponses des femelles	17
2. Préférence pour la ponte en situation de choix	18
3. Evaluation de l'acceptation de l'hôte	
3.1 Acceptation relative des différents fruits-hôtes pour chaque espèce	18
3.2 Effet de l'humidité dans les pondoirs sur la prise de décision de ponte	19
4. Comparaison des résultats « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » et « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »	20

Quatrième partie : Discussion

Bibliographie

Liste des annexes

Annexe I- Gamme de fruits hôtes des mouches des fruits nuisibles à La Réunion	32
Annexe II- Caractéristiques des fruits utilisés en test « Evaluation de l'attractivité du fruit hôte à distance » et test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »	36
Annexe III- Composés volatils des fruits utilisés	39
Annexe IV- Moyenne des réponses au test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance »	43
Annexe V- Résultat du test GLM pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé avec erreur binomiale en fonction du traitement (fruit présent ou témoin) pour analyser le taux de femelles entrées lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance »	45
Annexe VI- Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur la réponse à l'attractivité du chou chou	46
Annexe VII- Comparaison de l'attractivité relative de 4 fruits hôtes en situation de choix et de non choix	47
Annexe VIII- Résultat du test GLM pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé avec erreur binomiale en fonction du traitement (fruit présent ou témoin) pour analyser le taux d'œufs pondus lors du test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »	49
Annexe IX- Effet de l'humidité dans les pondoirs sur la prise de décision de ponte	50
Annexe X- Données sur les performances larvaires (survie, poids pupal, temps de développement sur une large gamme de fruits hôtes)	51

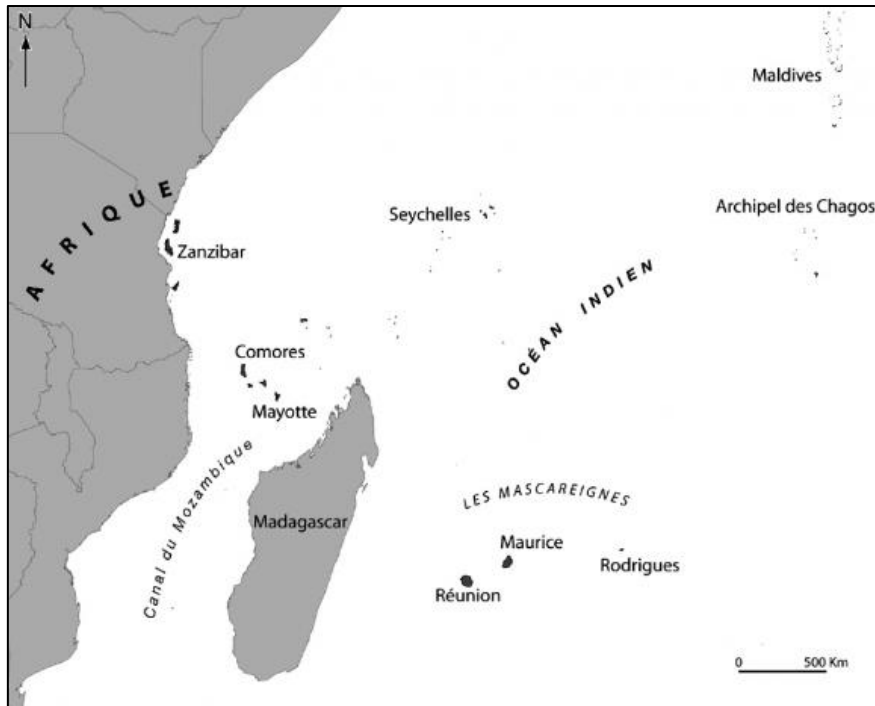


Figure 1: Situation géographique des Mascareignes dans l’Océan Indien (www.com.revues.org)

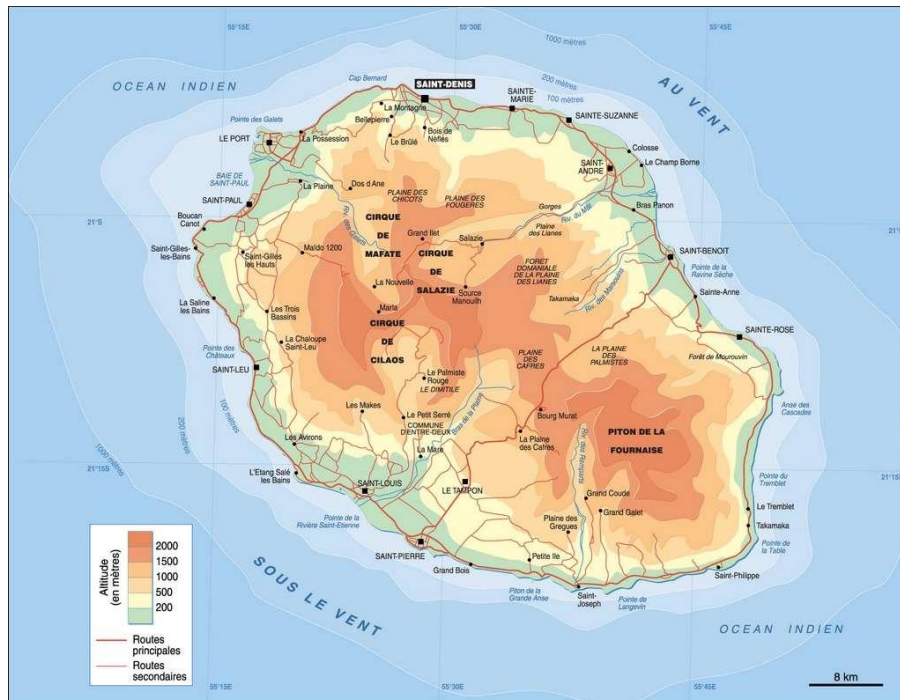


Figure 2: Reliefs à La Réunion (www.reunion.pref.gouv.fr)

Première partie : Synthèse bibliographique

1. L'île de La Réunion

1.1 Géographie et climat

D'une superficie de 2512 km², l'île de La Réunion se situe dans la partie sud-ouest de l'océan indien et appartient à l'archipel des Mascareignes, qui comprend aussi l'île Maurice et Rodrigues. La figure 1 présente sa position géographique dans l'Océan Indien.

Île volcanique âgée de 3 millions d'années, le point culminant de La Réunion est le Piton des Neiges (3069m). Ce volcan est à l'origine de l'île. Il s'est éteint il y a 2 millions d'années pour laisser place au Piton de la Fournaise (2632m), encore actif aujourd'hui.

Avec la forte variation des reliefs de l'île, il existe de nombreux microclimats. Il est complexe de définir des zones climatiques. Cependant, deux zones illustrées par la figure 2 peuvent être distinguées :

-la côte au vent à l'est : elle reçoit les alizés de face. Ils apportent des masses d'air humide, à l'origine de fortes précipitations.

-la côte sous le vent, à l'ouest : protégée des alizés et de leurs précipitations par les montagnes du cœur de l'île, elle est sèche.

1.2 La filière fruitière et légumière à La Réunion

Alors que la culture de la canne à sucre couvre 24 400 ha (57 % de la surface agricole utilisée), la filière fruits et légumes n'occupe que 4900 ha (source : Chambre d'Agriculture de La Réunion). Le chiffre d'affaires de cette production représente 152 M€ pour l'année 2008 (source : dossier Odeadom 2008), soit la première source de revenu agricole. La quasi-totalité des fruits et légumes courants peut être produite à La Réunion grâce à l'ensoleillement et à l'altitude.

La plupart des exploitations de maraîchage sont de petite taille. Seule 18% de la production est commercialisée via des organisations de producteurs. Environ 20% de la production passe par le marché de gros de St Pierre où s'approvisionnent nombre de revendeurs. Les fruits et légumes sont vendus en majorité sur les marchés (70%) au détriment des grandes et moyennes surfaces (30%), soit une proportion inverse de la métropole.

Pour la production de fruits et légumes impossible ou onéreuse, les importations atteignent 37300 tonnes (avec Madagascar comme premier fournisseur). Quant aux exportations, elles représentent 1820 tonnes, dont seulement 20 tonnes pour les fruits et légumes. Pour les fruits, l'ananas Victoria est le produit phare de cette activité devant le letchi, la mangue et les fruits de la passion.

La filière est confrontée à des problèmes phytosanitaires causés principalement par les mouches des fruits. En effet, des pertes de récolte sur tomates atteignant 80%, et sur Cucurbitacées 100% ont fréquemment été observées (Ryckewaert *et al.*, 2010).

2. Les Tephritidae à La Réunion

2.1 Taxonomie et description morphologique

Quatre mille espèces réparties à travers le monde sont recensées dans la famille des Tephritidae (White & Elson-Harris, 1992). Deux cent cinquante sont considérées comme nuisibles.

La position systématique des Tephritidae est la suivante :

Ordre :Diptera

Sous-ordre : Brachycera

Division : Cyclorrapha,

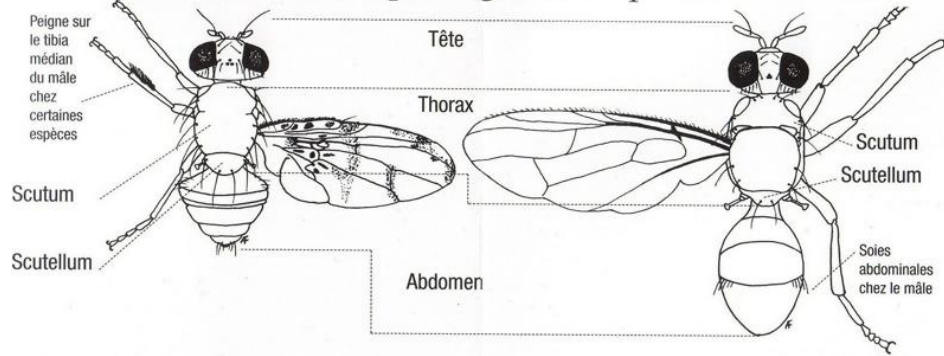
Groupe : Schizophora,

Section : Haplostomata,

Super-famille : Tephritoidea,

Famille : Tephritidae

Eléments de morphologie des Tephritidae











Sous-famille des Ceratitinae

Sous-famille des Dacinae

Figure 3: Eléments de morphologie des Tephritidae (Quilici & Jeuffrault, 2001)

Tableau 1: Caractéristiques morphologiques des 8 espèces de Tephritidae nuisibles à La Réunion

 Photo : T. Brévault, CIRAD	 Photo : D. Vincenot, CIRAD	 Photo : CIRAD	 Photo : CIRAD
<p>Ailes : dessin caractéristique de bandes brunes Scutellum : entièrement noir dans sa moitié apicale</p>	<p>-Scutellum : bandes longitudinales claires isolant 3 taches noires -Tibia médian, muni d'un peigne chez le mâle</p>	<p>-Tête : soies orbitales noires chez le mâle -Scutellum : bande transversale sinueuse claire près du bord antérieur -Ailes : claires, sans bande foncée à l'extrémité de la nervure médiane</p>	<p>-Tête : soies orbitales blanches chez le mâle -Scutellum : bande transversale sinueuse claire près du bord antérieur -Ailes : enfumées, bande foncée à l'extrémité de la nervure médiane</p>
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitis rosa</i>	<i>Ceratitis capitata</i>	<i>Ceratitis catoirii</i>
Ceratitidini			
 Antoine Franck - CIRAD	 Source : Antoine Franck	 Photo : T. Atiama-Nourbel, CIRAD	 Photo : Antoine Franck, CIRAD
<p>-Scutum : pas de bande jaune longitudinale -Ailes : nervure médio-radiale sans tache, bande costale étroite et nette -Taille : <8mm -Forme générale : fine</p>	<p>-Scutum : fine bande jaune longitudinale -Ailes : bande foncée diffuse le long de la nervure médio-radiale, bande costale sombre, large et peu marquée -Taille : >8mm -Forme générale : massive</p>	<p>-Couleur orangée -Scutum avec trois lignes médianes jaunes parallèles, deux larges bandes jaunes latérales et deux macules noires frontales -Ailes portant trois taches noires</p>	<p>-Ailes : tache noire à l'extrémité, absence de bande transversale le long de la nervure médio-cubitale -Scutum : 2 bandes jaunes longitudinales</p>
<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezi</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
Dacini			

Les caractéristiques des adultes de Tephritidae adultes sont les suivantes (Delvare & Aberlenc, 1989):

- Des soies orbitales
- Une nervure subcostale se recourbant vers l'avant à son extrémité et disparaissant avant d'atteindre la costale
- Un abdomen formé de cinq ou six segments visibles et se terminant chez les femelles par un ovipositeur pointu
- Une ornementation alaire parfois très réduite mais le plus souvent constituée de rayures ou de tâches jaunes, brunes ou noires.

2.2 Les 8 espèces nuisibles à La Réunion

A La Réunion, 22 espèces de Tephritidae sont recensées (Etienne, 1972). Huit d'entre elles causent des dégâts économiques et sont les principaux ravageurs des cultures fruitières et maraichères. Quatre espèces font partie de la tribu des Ceratitidini :

- Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) : la Mouche de la tomate
- Ceratitis (Pterandus) rosa* Karsch : la Mouche du Natal
- Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann) : la Mouche méditerranéenne des fruits
- Ceratitis (Ceratitis) catoirii* Guérin-Merville : la Mouche des fruits des Mascareignes

Les 4 autres espèces font partie de la tribu des Dacini :

- Dacus (Didacus) ciliatus* Loew : la Mouche éthiopienne des Cucurbitaceae
- Dacus (Dacus) demmerezi* (Bezzi) : la Mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien
- Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae* (Coquillett) : la Mouche du melon
- Bactrocera zonata* (Saunders) : la Mouche de la pêche

La figure 3 permet de différencier les 2 tribus. Les caractéristiques morphologiques des 8 espèces sont présentées dans le tableau 1.

2.2.1 Biologie et dégâts

Une fois accouplées, les femelles adultes pondent leurs œufs dans des fruits en insérant leur ovipositeur sous l'exocarpe. Les œufs éclosent au bout de 1 à 2 jours pour donner des larves qui se développent en se nourrissant de la pulpe du fruit. Trois stades larvaires vont se succéder en environ 3 semaines avant que la larve ne saute hors du fruit et se transforme en puppe dans le sol. Le stade nymphal dure environ une semaine avant émergence de l'adulte hors de la puppe.

La maturité sexuelle des adultes est atteinte plus ou moins rapidement selon les espèces. Le tableau 2 indique la période de pré-oviposition des femelles, ainsi que l'âge de la femelle où la fécondité est maximale pour les 8 espèces présentes à La Réunion.

Tableau 2 : Période de pré-oviposition et âge avant d'atteindre la fécondité maximale pour les 8 espèces de Tephritidae nuisibles à La Réunion

Espèce	Période de pré-oviposition (jours)	Age avant d'atteindre la fécondité maximale (jours)
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	6 (Brévault <i>et al.</i> , 2008)	9-13 (Brévault <i>et al.</i> , 2008)
<i>Ceratitis rosa</i>	8 (Duyck <i>et al.</i> , 2007)	17 (Duyck <i>et al.</i> , 2007)
<i>Ceratitis capitata</i>	5 (Brévault <i>et al.</i> , 2008)	9 (Brévault <i>et al.</i> , 2008)
<i>Ceratitis catoirii</i>	14 (Duyck & Quilici, 2002)	22 (Duyck <i>et al.</i> , 2007)
<i>Dacus ciliatus</i>	11 (Vayssières, 1999)	16 (Vayssières, 1999)
<i>Dacus demmerezi</i>	13-19 (Vayssières, 1999)	42 (Vayssières, 1999)
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	10 (Brévault <i>et al.</i> , 2008)	25 (Atiama-Nurbel, 2014)
<i>Bactrocera zonata</i>	13-21 (Hosni <i>et al.</i> , 2011)	40 (Duyck <i>et al.</i> , 2007)

Le principal dégât est causé par les larves se nourrissant du fruit. Cependant, sur Cucurbitaceae, les piqûres engendrées par les femelles sur les parties végétatives des plantes hôtes peuvent également favoriser les ravageurs secondaires et les dégénérescences. De plus on assiste souvent à la pourriture et la chute du fruit. La figure 4 présente le cycle biologique des Tephritidae.



Figure 4: Cycle biologique des Tephritidae et dégâts engendrés



Figure 5: L'augmentorium, méthode de lutte prophylactique contre les Tephritidae

Tableau 3: Date d'introduction et origine des 8 espèces nuisibles de Tephritidae présentes à La Réunion

Espèce	Origine	Date d'introduction
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	Madagascar (Orian & Moutia, 1960)	1951 (Etienne, 1982)
<i>Ceratitis rosa</i>	Sud-Est de l'Afrique (Baliraine <i>et al.</i> , 2004)	1955 (Etienne, 1982)
<i>Ceratitis capitata</i>	Sud-Est de l'Afrique (Bonizzoni <i>et al.</i> , 2000)	1939 (Etienne, 1982)
<i>Ceratitis catoirii</i>	La Réunion (Orian & Moutia, 1960)	-
<i>Dacus ciliatus</i>	Ethiopie (Maher, 1957)	1964 (Pointel, 1964)
<i>Dacus demmerezi</i>	Mascareignes (Vayssières, 1999)	-
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	Asie (Dhillon <i>et al.</i> , 2005)	1972 (Etienne, 1982)
<i>Bactrocera zonata</i>	Inde (Kapoor, 1993)	1991 (Hurtrel <i>et al.</i> , 2000)

Chaque espèce a un rythme circadien différent. Ainsi les mâles de *Ceratitis catairii* émettent des phéromones d'appel le matin (pic observé à 10h), et s'accouplent par la suite (pic observé à 12h) (Quilici *et al.*, 2002). Son heure préférentielle de ponte se situe dans l'après-midi. *Bactrocera cucurbitae* a son heure préférentielle de ponte entre 8h et 14h (Atiama-Nurbel, 2014) alors que celle de *Neoceratitis cyanescens* se situe entre 15h et 17h (Brévault, 1999). L'activité de ponte est à son optimum en fin d'après-midi pour *Ceratitis rosa* (Quilici *et al.*, 2002), et entre 11H30 et 17h30 pour *Dacus demmerezi* (Vayssieres, 1999). Pour *Dacus ciliatus*, deux pics de pontes sont observés dans la journée: à 10h (pic majeur) et 15h (pic secondaire) (Vayssieres, 1999). *Ceratitis capitata* présente un pic de ponte à 12h (Nguyen Ngoc, 2000).

2.2.2 Moyens de lutte

2.2.2.1 La lutte chimique

Le stade embryonnaire et les stades larvaires se développant dans le fruit, et le stade pupal dans le sol, seul le stade adulte est directement exposé aux insecticides. Il est judicieux de traiter dans la période de préoviposition afin d'empêcher les femelles de pondre. Afin de déterminer la date optimale de traitement, des outils d'aide à la décision sont disponibles. Il s'agit de pièges à attractifs sexuels pour les mâles (trimedlure, méthyleugénol, cue-lure, selon l'espèce considérée), ou à attractifs alimentaires à base de protéines pour les femelles et les mâles (Nulure, Buminal).

Trois insecticides sont homologués et contiennent la même matière active : la bifenthrine. Les traitements ont une durée d'efficacité de 10 jours. Cependant, le manque d'efficacité, le coût économique et l'impact environnemental ont favorisé le développement de méthodes alternatives.

2.2.2.2 Les méthodes alternatives

- *Les traitements par taches* : pulvérisation en traitement localisé d'un mélange d'insecticide et d'attractifs à base de protéines ou de levures.
- *La lutte par suppression des mâles ou « Male Annihilation Technique » (MAT)* : les mâles sont attirés et tués grâce à un attractif sexuel associé à un insecticide.
- *La lutte autocide ou « Sterile Insect Technique » (SIT)* : Des mâles sont élevés, stérilisés par radiations ionisantes ou par chimiostérilisation et lâchés dans la nature.
- *La lutte prophylactique* : En ramassant et détruisant les fruits piqués, les larves sont tuées. Ces fruits peuvent être placés sous des bâches plastiques au soleil quelques jours. Les augmentoriums (figure 5) permettent de séquestrer les mouches adultes émergeant des fruits infestés, tout en permettant éventuellement la libération de parasitoïdes.
- *La lutte biologique* : Différents parasitoïdes de Tephritidae sont présents à La Réunion, parmi eux, le parasitoïde *Fopius arisanus*, originaire d'Indo-Malaisie et introduit par le CIRAD en 2005. Il pond dans les œufs de Tephritidae et émerge de la pupa. Il se développe préférentiellement sur *B. zonata* (Rousse, 2007).

Le projet CASDAR GAMOUR a élaboré et transféré auprès des agriculteurs une méthode de gestion agroécologique des mouches des Cucurbitaceae. Celle-ci combine différents leviers d'action, comme la surveillance, la prophylaxie, les plantes pièges, le piégeage de masse des mâles et la lutte biologique.

2.2.3 Date d'invasion et niches écologiques

Avec les déplacements humains et marchands de plus en plus fréquents, et malgré les procédures de quarantaine, les invasions par des bioagresseurs exotiques sont fréquentes. A La Réunion, sur les 8 espèces nuisibles, seulement *C. catairi* et *D. demmerezi*, sont endémiques. L'origine et la date d'introduction des 6 autres espèces sont précisées dans le tableau 3. Il existe une forte compétition interspécifique entre certaines de ces espèces : l'exploitation des ressources ou l'interférence avec les individus d'une autre espèce conduit à une diminution de la fécondité, du taux de développement et de survie (Begon *et al.*, 1996). Ceci résulte en une diminution d'abondance et un déplacement de niche des espèces préétablies (Duyck *et al.*, 2008). La niche écologique d'une espèce est la place qu'elle occupe dans un écosystème, mais aussi le rôle qu'elle joue sur le plan trophique.

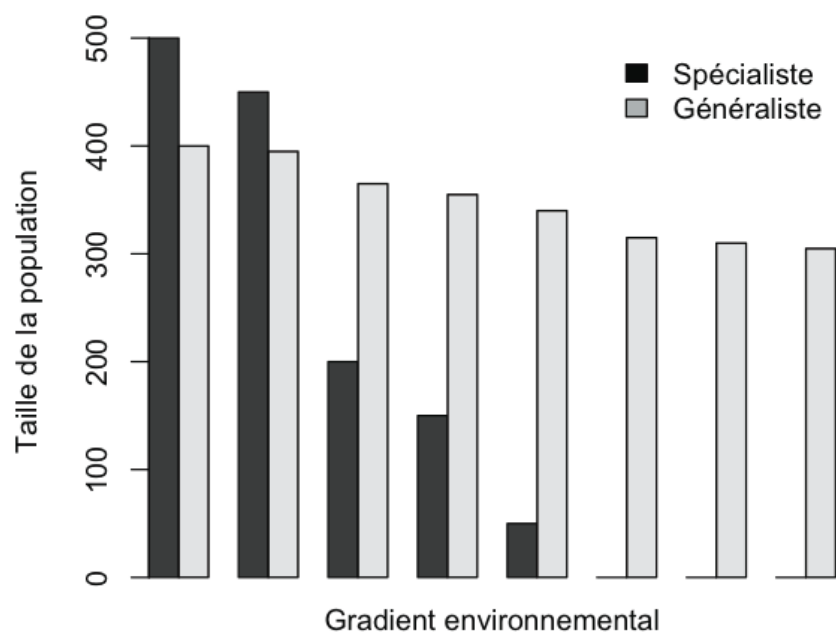


Figure 6: Présence des espèces spécialistes et généralistes sur un gradient environnemental (*source : Poisot, 2012b*)

Elle peut être déplacée à cause des conditions climatiques (température, humidité), mais aussi selon la gamme de ressources biotiques disponibles. Ainsi, malgré la compétition, les différentes espèces de Tephritidae à La Réunion semblent pouvoir coexister grâce à des partitions de niches via le climat et/ou les plantes-hôtes (Duyck, 2004a).

2.2.4 La gamme de plantes hôtes présente à La Réunion

Les plantes sont dites hôtes, lorsqu'elles sont choisies comme site de ponte par les femelles. La gamme est plus ou moins large selon les espèces. En effet, certaines espèces sont très polyphages comme *Ceratitis rosa*. Elle attaque plus de 60 plantes-hôtes appartenant à une vingtaine de familles. *C. catoirii*, *B. zonata* et *C. capitata* sont également polyphages. *B. cucurbitae* attaque à travers le monde 125 plantes hôtes réparties dans plusieurs familles, cependant, sur l'île de La Réunion, elle est inféodée à la famille des Cucurbitaceae et infeste principalement 16 espèces (cultivées ou sauvages) (Vayssières, 1999). D'autres espèces de Tephritidae sont oligophages. C'est le cas notamment de *Neoceratitis cyanescens* qui s'attaque aux plantes d'une seule famille (9 hôtes, tous appartenant à la famille des Solanaceae) (Quilici & Jeuffrault, 2001). *Dacus demmerezi* et *Dacus ciliatus* sont aussi oligophages et s'attaquent aux Cucurbitaceae. L'annexe I présente la gamme de fruits-hôtes observée sur le terrain à La Réunion.

Les fruits sont plus ou moins sensibles aux mouches des fruits selon leur stade phénologique. En effet, *B. cucurbitae* présente une meilleure réponse sur des Cucurbitaceae jeunes (Atiama-Nurbel, 2014), *N. cyanescens* sur des tomates immatures, encore vertes (Brévault, 1999). Par contre *B. zonata*, *C. capitata* et *C. rosa* s'attaquent préférentiellement aux mangues jaunissantes (Quilici & Jeuffrault, 2001).

3. Spécialisation de l'hôte chez les insectes phytophages

La spécialisation est un processus par lequel une espèce augmente sa performance dans une faible proportion des environnements qu'elle exploite (Poisot *et al.*, 2011). Une espèce sera dite spécialiste lorsqu'elle est nettement plus performante dans une faible proportion de ses environnements alors qu'une espèce généraliste a des performances similaires dans ses environnements. Pour estimer visuellement l'intensité de la spécialisation, une représentation graphique (figure 6) nous permet d'observer les 2 scénarios typiques (Poisot, 2012b).

La sélection de l'hôte désigne le processus comportemental englobant la recherche par la femelle d'un hôte apte à recevoir et supporter le développement de sa progéniture. Dans le monde des insectes phytophages, 95% des espèces sont spécialistes, c'est-à-dire qu'elles n'exploitent qu'un seul genre ou qu'une seule espèce de plante (Bernays & Chapman, 1994). Les 5% des espèces restantes sont plus généralistes. Ce sont les espèces oligophages (elles exploitent un nombre limité d'espèces pouvant appartenir à une famille de plantes), et les espèces polyphages (elles peuvent se nourrir sur plusieurs, voire de nombreuses familles).

Comme la qualité du fruit dans lequel les œufs sont déposés a un impact important sur la survie et le succès reproductif de la génération suivante, le choix du site de ponte par la femelle est une étape capitale en termes de stratégie adaptative.

La spécialisation d'hôte est le résultat d'une évolution constante des interactions insectes/plantes. Pour s'adapter, les plantes, sources de nourriture, sont capables de diminuer leur valeur nutritive ou de produire des toxines (Vet & Dicke, 1992). De leur côté, les insectes ont développé des mécanismes de détoxification (Yu, 1984) et ont subi des changements anatomiques (pour assimiler de nouvelles ressources) et comportementaux (pour acquérir de nouvelles habitudes alimentaires) (Dethier, 1982).

La gamme d'hôtes des insectes parasitoïdes et herbivores est influencée par (Desneux *et al.*, 2012):

-la préférence : il s'agit du comportement de choix de l'insecte

-la performance : elle correspond à l'aptitude physiologique de l'insecte à s'adapter à son hôte.

L'hypothèse de *préférence - performance* prédit que les femelles maximisent leur *fitness* en pondant des œufs dans des plantes où leur descendance se développe le mieux. Ceci suggère que les préférences des femelles sont corrélées aux performances larvaires.

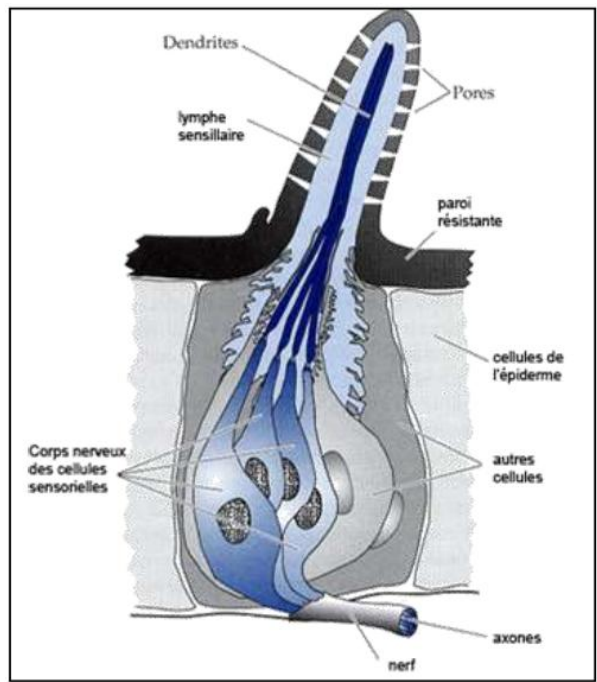


Figure 7: Structure d'une sensille (source : <http://fourmistpe.free.fr>)

Selon Miller & Strickler (1984), les paramètres internes influençant le choix de l'hôte sont la physiologie, le patrimoine génétique et l'expérience. Les paramètres externes sont les facteurs abiotiques (température, humidité), les ressources, les compétiteurs et les ennemis naturels. Ainsi, pour s'orienter, l'insecte utilise des informations sensorielles émanant de son environnement, et des informations internes, inscrites dans son patrimoine génétique (Bell, 1990).

3.1 Les étapes de la sélection de l'hôte

Lors du comportement de sélection de l'hôte, 3 étapes principales peuvent être distinguées : la découverte à distance de la plante, la reconnaissance au contact de l'hôte et l'émission des œufs (Robert, 1986). A chaque étape correspondent des stimuli de nature probablement différente. L'insecte utilise les sens suivant : l'odorat, le toucher, le goût et la vision.

La recherche de l'hôte s'échelonne à plusieurs niveaux :

-*Localisation de l'habitat* : Pour permettre l'induction de comportements de recherche à longue distance (jusqu'à plusieurs centaines de mètres), la majeure partie des composés chimiques émis par les hôtes sont hautement volatils (Godfray, 1994). Les stimuli visuels tels que la couleur des plantes hôtes ou la silhouette des arbres semblent jouer un rôle mineur à cette distance (Aluja & Mangan, 2008).

-*Localisation de l'hôte, du rameau et du fruit* : A plus courte distance, les composés chimiques perçus sont peu voir non volatils. Les stimuli visuels ont plus d'importance (forme sphérique, taille et couleur du fruit) (Aluja & Mangan, 2008).

-*L'émission des œufs* : Une fois sur le fruit, les femelles évaluent avec leur tarse la texture de la surface et ses propriétés chimiques. Si elles acceptent le fruit et décident de forer, l'exocarpe du fruit est percé et des capteurs à la pointe de l'aculeus envoient les derniers signaux permettant à la femelle de rejeter le fruit ou de l'accepter et de pondre. Par exemple, les sucres comme le glucose ou le fructose stimulent la ponte (Aluja & Mangan, 2008).

3.2 Assimilation des stimuli olfactifs par les insectes

L'unité de base du système sensoriel est le neurone. Le corps des neurones se situe généralement dans l'épiderme juste sous la cuticule. Depuis cette cellule émergent les dendrites et un axone relié au système nerveux central. Un stimulus approprié provoque un changement de potentiel électrique le long de la membrane de la cellule, appelé potentiel récepteur. La production consécutive de ces derniers permet à l'information de se déplacer vers le système nerveux central.

Les récepteurs olfactifs sont concentrés sur les antennes sous forme de soies innervées nommées sensilles. Elles recouvrent les branches antennaires par milliers. La cuticule des sensilles est criblée de pores. Les molécules odorantes captées traversent les pores puis diffusent dans le liquide sensillaire et se lient ou non avec certaines protéines spécialisées. Le complexe formé par la molécule odorante et la protéine se fixe alors sur les sites accepteurs de la dendrite de la cellule sensorielle et génère un potentiel d'action (figure 7).

4. **Composés volatils des plantes**

4.1 Classification des composés volatils

Les métabolites secondaires interviennent dans divers rôles comme la structure, la communication ou la défense des plantes. Les composés volatils de plantes constituent 1% des métabolites secondaires. Ils ont une masse moléculaire inférieure à 300 Daltons. Ceci leur donne la propriété d'être dispersés à grande distance. Ils peuvent être regroupés en quatre classes selon leur origine métabolique (Atiama-Nurbel, 2014) :

-*les terpènes* : il s'agit de la plus abondante classe de composés volatils de plantes. Les plus connus sont le géraniol, le linalol et le myrcène.

-*les phénylpropanoïdes/benzénoïdes* : il s'agit de la seconde classe de composés volatils la plus abondante (Knudsen *et al.*, 2006)

-les dérivés d'acides gras : ils procurent aux fruits et aux légumes une odeur verte et fraîche
-les dérivés d'acides aminés : ils incluent des aldéhydes, des alcools, des esters, des acides et des composés azotés et soufrés provenant d'acides aminés tels que l'alanine.

4.2 Fonction des composés volatils

Les composés volatils des plantes permettent la communication entre les plantes et leur environnement. Ils apportent un avantage reproductif en attirant les pollinisateurs au niveau des fleurs, ou bien les animaux disséminateurs de graines au niveau des fruits. Ils ont aussi un rôle dans la protection de la plante contre les herbivores. En cas de dégâts, ces composés agissent directement par effet répulsif sur les phytophages et/ou indirectement par l'attraction de prédateurs ou parasitoïdes des phytophages (Price & al. 1980). Ils protègent la plante contre les facteurs abiotiques, par exemple l'isoprène améliore la thermotolérance en cas de fortes températures (Pichersky & Gershenzon, 2002).

4.3 Attractivité des composés volatils par les Tephritidae

Deux catégories de composés chimiques de plantes capables d'attirer les femelles vers un habitat ou une plante hôte (c'est à dire de déclencher chez l'insecte un mouvement orienté vers la source) ont été recensées (Light & Jang, 1996) :

-les composés généraux, non spécifiques à une espèce de plante : il s'agit des composés émis par les feuilles vertes et les fruits immatures, comme les aldéhydes aliphatiques et les alcools.

-Les composés spécifiques, émis par les plantes hôtes des espèces de Tephritidae spécialisées.

Les fruits immatures possèdent peu de composés volatils spécifiques. A ce stade, l'interaction entre les signaux visuels et olfactifs qui aide les femelles à s'orienter lors de leur déplacement de feuille à feuille ou de branche à branche est renforcée (Aluja & Mangan, 2008).

Visser (1986) fait 2 hypothèses quant à la perception de composés volatils de plantes par les insectes :

-présence de composés volatils hautement spécifiques

-mélange de composés volatils généralistes répartis selon un ratio bien spécifique à chaque espèce de plantes.

La majorité des études favorisent ce second scénario (Bruce *et al.*, 2005). La discrimination de la plante hôte serait plus due à un traitement central des signaux olfactifs qu'à leur détection initiale.

5. Méthodes d'étude des réponses comportementales

Plusieurs méthodes faisant intervenir des flux d'air ou non permettent d'évaluer le comportement des insectes en présence de composés volatils. Sans flux d'air artificiel, le comportement des insectes peut être observé en petites cages au laboratoire ou en grandes cages en conditions semi-naturelles.

Avec un flux d'air artificiel, les substances volatiles sont acheminées sous forme de panache à travers le flux. Les insectes peuvent être attirés par le panache, chercher à l'éviter, ou bien être indifférents. Pour les insectes volants, les tunnels de vols et olfactomètres sont souvent utilisés. Ils permettent de rendre compte de l'orientation de vol des insectes confrontés à un stimulus olfactif. Les olfactomètres peuvent être à une voie ou, à 2 (en forme de Y), 4 ou 6 voies, permettant ainsi d'estimer l'attraction pour des sources d'odeur en situation de choix.

L'électro-antennographie (EAG) enregistre, amplifie et transcrit l'activité électrique neuronale des antennes. Il est alors possible de visualiser la dépolarisation des cellules sensorielles quand l'insecte est confronté à un stimulus (Gorez, 2007).

Enfin, pour analyser le comportement final d'acceptation de l'hôte, des tests de fécondité (avec la plante hôte ou d'autres dispositifs tels que des pondoirs sphériques comme chez les Tephritidae) peuvent être réalisés.

6. Objectifs de l'étude

Dans ce mémoire, l'objectif est d'identifier si les préférences des femelles de Tephritidae sont à l'origine de leur gamme d'hôte observée sur le terrain. Pour cela, nous testerons au laboratoire les préférences des femelles de quatre espèces de mouches des fruits pour une large gamme de fruits-hôtes (20 fruits issus de 13 familles différentes). Les espèces de Tephritidae étudiées possèdent des profils de spécialisation très différents sur le terrain : *Bactrocera cucurbitae* et *Neoceratitis cyanescens* sont oligophages, elles s'attaquent respectivement aux Cucurbitaceae et Solanaceae. Alors que *Bactrocera zonata* et *Ceratitis catoirii* sont polyphages.

Différentes étapes de la sélection et de l'acceptation de l'hôte seront étudiées. Dans une première partie, l'attractivité du fruit hôte à distance par les femelles sera évaluée en utilisant des olfactomètres. Ce dispositif nous permettra de comparer l'attractivité relative des composés volatils des fruits utilisés pour chaque espèce de Tephritidae testée. Trente femelles seront insérées dans l'olfactomètre et nous observerons leur déplacement vers la source d'odeur proposée. Pour comprendre nos résultats et appuyer leur fiabilité, des tests annexes avec les olfactomètres seront réalisés :

- Comme nous sommes contraints de travailler avec des générations de mouches différentes, nous testerons pour un fruit donné si l'âge des générations influence la réponse des femelles dans les olfactomètres.
- Nous testerons l'hypothèse du phénomène de recrutement en comparant l'attraction de femelles individuelles à l'attraction de cohortes de 30 femelles par olfactomètres utilisées dans cette étude.
- Il est possible que le déplacement des mouches ne soit pas seulement dû à l'odeur du fruit proposé dans l'olfactomètre, mais aussi à l'activité globale des femelles dans les olfactomètres. Un test avec absence de fruit dans la salle nous permettra d'évaluer le déplacement des femelles sans stimuli olfactifs.

Dans une deuxième partie, l'acceptation finale de l'hôte sera estimée par des mesures de fécondité, en se basant uniquement sur les composés volatils des fruits utilisés. Les paramètres visuels, les poids, seront identiques (même forme, couleur, taille) pour toutes les espèces testées. Si la couleur peut influencer les choix de ponte, nous pourrions néanmoins observer pour chaque espèce un gradient d'acceptation pour les différents fruits hôtes. Nous testerons également l'effet d'une source d'humidité sans odeur sous un poids afin de savoir si celle-ci suffit à stimuler la ponte.

Nous comparerons ensuite nos données sur les préférences des femelles avec des données sur les performances larvaires étudiées au laboratoire dans une thèse en cours (Abir Hafsi) à l'UMR PVBMT. Les mêmes fruits hôtes ont été testés dans les deux expériences afin de pouvoir comparer les résultats.

Finalement, les résultats obtenus en laboratoire seront comparés avec les données du terrain. L'influence des conditions climatiques et la compétition interspécifique sur la gamme d'hôte observée sera discutée.

Cette démarche nous permet de travailler à différents niveaux de la « séquence » de la sélection et de l'acceptation de l'hôte. L'objectif est de comprendre si la spécialisation observée sur le terrain est plus influencée par les préférences des femelles, par les performances larvaires, par les conditions climatiques ou par la compétition interspécifique.



Photo : S. Baldy, CIRAD

Figure 8: Chambre climatique pour l'élevage des Tephritidae



Photo : K. Bouly, CIRAD

Figure 9: Abreuvoir pour l'élevage de Tephritidae



Photo : K. Bouly, CIRAD

Figure 10: Nourriture pour l'élevage de Tephritidae (sucre de canne et hydrolysate enzymatique de levure de bière)

Deuxième partie : Matériels et Méthodes

1. Elevage des Tephritidae

Les espèces de mouches *Bactrocera cucurbitae*, *Bactrocera zonata*, *Ceratitis catairii* et *Neoceratitis cyanescens* sont élevées à l'UMR PVBMT (Pôle de Protection des Plantes, CIRAD, La Réunion) dans des chambres climatiques (température : 25±2°C, humidité relative : 70±15%, luminosité : 2000 lux, photopériode : 12h lumière/12h obscurité) (figure 8). Pour chaque espèce, des grandes cages couvertes d'un grillage en polyester blanc (45 x 45 x 45cm, largeur de maille : 680 µm, MegaView Science Co. LTD, Taiwan) sont disponibles et contiennent :

-un gobelet rempli d'eau et refermé par un couvercle troué où l'on place un morceau d'éponge afin d'abreuver les mouches (figure 9).

-une coupelle remplie de sucre de canne cristallisé et d'hydrolysate enzymatique de levure de bière (ICN Biomedicals, Aurora, OH, USA) pour les nourrir (figure 10).

Afin de permettre la ponte des femelles, des substrats (nature présentée dans le tableau 4) sont régulièrement placés à l'intérieur de la cage.

Les techniques d'élevage ont dû être adaptées pour chacune des espèces de Tephritidae et diffèrent au niveau du type de substrat de ponte et du milieu de développement larvaire.

Le tableau 4 ci-dessous précise l'origine des souches de mouches collectées sur l'île de La Réunion, les générations utilisées lors des expériences, le substrat de ponte, ainsi que la fréquence et la durée d'exposition du substrat dans les cages.

Tableau 4 : Caractéristiques des souches de mouches utilisées

Espèce	Origine des souches	Génération des souches utilisées	Substrat de ponte (fréquence et durée d'exposition)
<i>Ceratitis catairii</i>	Zambrosades (<i>Syzygium jambos</i>) collectées en mars 1998 à Langevin, St Joseph	137-141	2 pondoirs orange vifs, creux et perforés de petits trous (1 mm de diamètre), abritant un morceau d'orange (<i>Citrus sinensis</i>) (2 fois par semaine pendant une journée)
<i>Bactrocera zonata</i>	Fruits de badamiers (<i>Terminalia catappa</i>) et mangues (<i>Mangifera indica</i>) collectés en janvier 2014 à St Denis et St Benoit	110-114	
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	Fruits de bringeliers (<i>Solanum mauritianum</i>) collectés en septembre 2014 à Dos d'Ane, La Possession	4-8	Pomme de terre (<i>Solanum tuberosum</i>) (2 fois par semaine pendant une journée)
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	Citrouilles (<i>Cucurbita maxima</i>) collectées en février 2011 à Piton Hyacinthe, Le Tampon et Le Guillaume	50-54	Courgette (<i>Cucurbita pepo</i>) (2 fois par semaine pendant une journée)

Pour *C. catairii* et *B. zonata*, les pondoirs sont relevés tous les 2 jours et les œufs sont déposés sur un milieu artificiel avec un pinceau fin. La composition du milieu varie légèrement selon l'espèce, elle est précisée dans le tableau 5. Les boîtes contenant le milieu et les larves sont placées dans des récipients plus grands tapissés de sable. Entre 10 et 15 jours après éclosion, les larves s'empupent et sautent dans le sable.

Tableau 5 : Composition des milieux pour le développement des larves de *C. catoirii* (Etienne, 1973) et *B. zonata* (Duyck *et al.*, 2004c)

	<i>Ceratitis catoirii</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
Poudre de carotte déshydratée	50g.	56g.
Levure de bière	25g.	52g.
Agar	10g.	-
Nipagine+Benzoate (2%)	500ml	450ml
HCl (16,5‰)	-	20ml
Pomme de terre déshydratée	-	90g

Pour les 2 autres espèces, les fruits piqués sont ensuite isolés dans des récipients tapissés de féculé de pomme de terre pour absorber l'excédent d'humidité.

Une fois les œufs éclos, les larves se nourrissent du fruit et de nouveaux morceaux sont ajoutés : pomme de terre (*S. tuberosum*) pour *N. cyanescens* et citrouille (*Cucurbita maxima*) pour *B. cucurbitae*. Lors du second stade larvaire, un peu de sable est placé autour des fruits infestés afin de réceptionner les larves sautant du milieu avant la pupaison.

Les pupes des différentes espèces sont isolées quotidiennement grâce à un tamisage du sable et placées dans un gobelet à l'intérieur d'une petite cage couverte d'une toile de polyester blanc (30 x 30 x 30cm, largeur de maille : 680 µm, MegaView Science Co. LTD, Taiwan). La cage contient un abreuvoir et un récipient contenant du sucre et de l'hydrolysate de protéine. Pour une espèce donnée, les pupes isolées le même jour ont donc le même âge et émergent toutes le même jour : l'âge des cohortes de mouches est donc connu pour les expérimentations.

Pour certaines espèces les élevages peuvent être difficiles à mettre en place. De plus, en raison de la compétition interspécifique sur le terrain, certaines espèces comme *C. catoirii* sont difficiles à retrouver. Ainsi, les travaux ont dû être menés avec des souches de générations différentes.

2. Les plantes hôtes étudiées

Les plantes hôtes utilisées pour les expérimentations sont présentes sur l'île de La Réunion et n'ont pas subi de traitements insecticides. Elles sont achetées au marché ou directement chez les producteurs. La variété et le stade de maturité choisis sont les mêmes que ceux utilisés dans les travaux de la thèse en cours d'Abir Hafsi sur les performances larvaires. Ceci nous permettra de comparer les résultats des préférences des femelles aux performances larvaires. Vingt espèces de plantes hôtes appartenant à 13 familles différentes ont été testées sur l'ensemble des 4 espèces de Tephritidae étudiées.

Les travaux ont porté sur les fruits suivants : le cœur bœuf (*Annona reticulata*), le grand corossolier (*Annona squamosa*), la papaye (*Carica papaya*), le pamplemousse (*Citrus paradisi*), le tangor (*Citrus reticulata* x *Citrus sinensis*), le café (*Coffea arabica* var. *laurina*), le melon (*Cucumis melo*), la courgette (*Cucurbita pepo*), la tomate arbuste (*Cyphomandra betacea*), la bibasse (*Eriobotrya japonica*), le pitaya rouge (*Hylocereus undatus*), la mangue (*Mangifera indica*), l'avocatier (*Persea americana*), le goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*), la goyave blanche (*Psidium guajava*), le chou chou (*Sechium edule*), la tomate (*Solanum lycopersicum*), l'aubergine (*Solanum melongena*), le badamier (*Terminalia catappa*) et la jujube (*Ziziphus mauritiana*).

Le stade phénologique des fruits hôtes étudiés a été choisi pour être proche du stade attaqué connu sur le terrain est renseigné dans la bibliographie (tableau 6).

Tableau 6 : Stade phénologique attaqués par les mouches des fruits (*Fruit jeune* : stade précoce juste après la nouaison ; *Fruit intermédiaire* : stade de maturation intermédiaire, en cours de croissance ; *Fruit mature* : stade de maturation avancé, commercialisation)

Nom scientifique	Nom commun	Stade phénologique le plus sensible	Référence bibliographique
<i>Annona reticulata</i>	Cœur bœuf	intermédiaire	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Annona squamosa</i>	Grand corossolier	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Carica papaya</i>	Papaye	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Citrus paradisi</i>	Pamplemousse	mature	BSV chambre d'agriculture de La Réunion, Mars 2014
<i>Citrus reticulata x Citrus sinensis</i>	Tangor	intermédiaire	BSV chambre d'agriculture de La Réunion, Mars 2014
<i>Coffea arabica var. laurina</i>	Café	intermédiaire	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Cucumis melo</i>	Melon	jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
<i>Cucurbita pepo</i>	Courgette	intermédiaire	(Atiama-Nurbel, 2014)
<i>Cyphomandra betacea</i>	Tomate arbuste	-	-
<i>Eriobotrya japonica</i>	Bibasse	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Hylocereus undatus</i>	Pitaya	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Mangifera indica</i>	Mangue	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Persea americana</i>	Avocat	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Psidium cattleianum</i>	Goyavier de Chine	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Psidium guajava</i>	Goyave blanche	mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Sechium edule</i>	Chouchou	jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
<i>Solanum lycopersicum</i>	Tomate	jeune	(Brévault, 1999)
<i>Solanum melongena</i>	Aubergine	intermédiaire	(Brévault, 1999)
<i>Terminalia catappa</i>	Badamier	intermédiaire / mature	(Quilici & Jeuffraut, 2001)
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Jujube	intermédiaire	(Quilici & Jeuffraut, 2001)

Les caractéristiques détaillées des fruits hôtes utilisés (variété, taille, stade phénologique, aspect visuel) dans les différentes études, sont décrits dans l'annexe II. Une étude bibliographique a permis de recenser les composés volatils majoritaires des fruits hôtes utilisés (annexe III).

3. Evaluation de l'attractivité des fruits à distance

3.1 Dispositif

L'olfactomètre est un outil qui permet d'évaluer le comportement d'orientation des femelles en présence d'un stimulus olfactif. Le déplacement de la femelle vers la source d'odeur est observé. Ainsi ce test a évalué l'attractivité relative du mélange de composés volatils émis par les fruits pour les femelles des différentes espèces de Tephritidae.

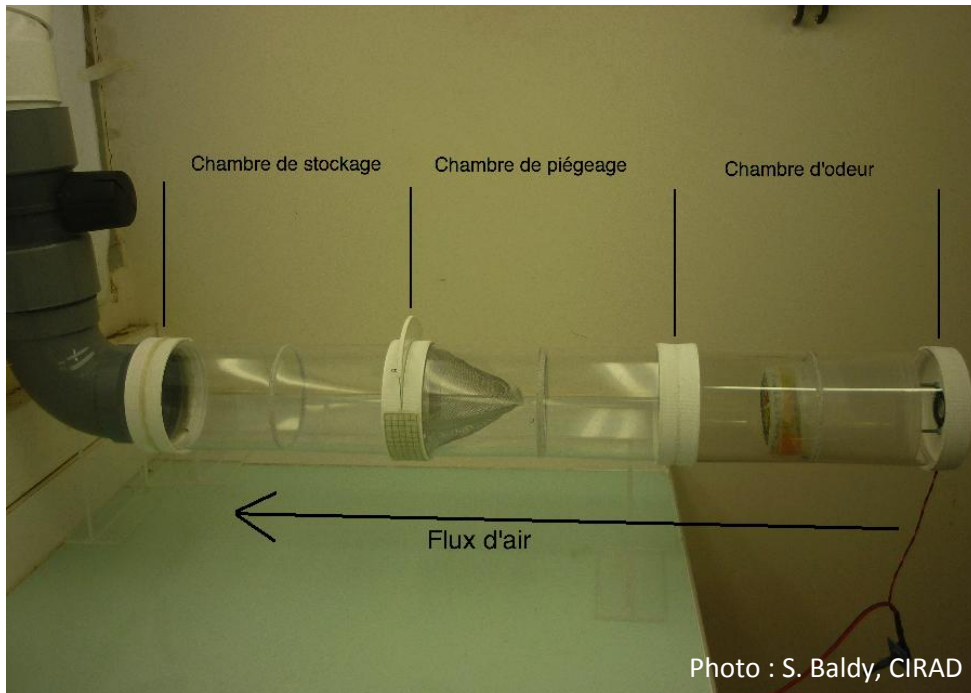


Figure 11: Olfactomètre à une voie



Figure 12: Disposition des 4 olfactomètres sur la paillasse

Les travaux ont été menés avec des olfactomètres de type « 1 voie ». Il s'agit d'une situation de non-choix qui permet d'étudier l'attractivité relative des différentes modalités à tester. Le modèle est inspiré de celui mis au point par Katsoyannos *et al*, (1980) et a été construit au laboratoire du CIRAD, Pole de Protection des Plantes. L'appareil se compose d'un tube cylindrique (84 cm de longueur et 11.5cm de largeur) de polycarbonate clair (Nalgene®, Thermo Scientific, New York) et se divise en 3 compartiments :

- la chambre de stockage : les insectes sont introduits en aval du dispositif
- la chambre de piégeage : un entonnoir relié à la chambre de stockage empêche les insectes de s'y déplacer à nouveau. Une languette amovible placée devant l'entonnoir empêche le déplacement des insectes vers la chambre de piégeage avant le début du test. Celle-ci est retirée au début du test.
- la chambre d'odeur : les morceaux de fruits sont placés entres 2 paniers grillagés qui sont insérés dans la chambre d'odeur. Une fermeture grillagée empêche le passage des insectes de la chambre de piégeage vers la chambre d'odeur.

Un flux d'air généré par un ventilateur (4 x 4 x 2 cm, 12V, Sunon, Chine) est insufflé en amont du dispositif (devant la chambre d'odeur) et permet le déplacement des composés odorants à une vitesse de 0,35 m/s. Ceci reproduit ainsi la diffusion des composés en milieu naturel. La figure 11 illustre le dispositif de l'olfactomètre utilisé.

L'appareil est relié en aval à un tuyau d'aspiration qui expulse les composés volatils hors de la pièce. Quatre olfactomètres à 1 voie placés sur une paillasse (3 m x 75 cm x 90 cm) côte à côte séparés par 0,5 mètre fonctionnent simultanément pour chaque série d'expérience. L'un d'entre eux est le témoin pour lequel aucun fruit n'est testé. Le dispositif est présenté en figure 12. Pour une série, le même fruit et la même espèce de mouches sont testés. Un purificateur d'air (Bio Lux Air, Habitat Confort Santé, France) est placé devant les olfactomètres. Un néon placé au-dessus des olfactomètres fournit une luminosité homogène de 2000 lux. Des draps blancs agencés autour des olfactomètres limitent les stimuli visuels. La climatisation dans la pièce règle la température à 25±2°C.

3.2 Les mouches des fruits

Cent vingt mouches du même lot d'émergence et de la même espèce (même cohorte) sont réparties dans les chambres de stockages des 4 olfactomètres (soit 30 mouches par chambre de stockage). Les mouches sont prélevées de la cage d'élevage vers la chambre de stockage grâce à un aspirateur à bouche. Celles-ci sont matures, gravides et naïves (elles n'ont eu aucun contact avec les plantes hôtes depuis leur émergence, donc aucune expérience de ponte).

Grâce à la bibliographie (voir partie Synthèse bibliographique, 2.2.1), l'âge des mouches choisi et l'heure des expériences ont été définis selon la période de fécondité maximale et le rythme circadien (heure de ponte préférentielle) pour *C. catovirii*, *B. cucurbitae* et *N. cyanescens*. Aucune information concernant le rythme circadien de *B. zonata* n'a été trouvée dans la littérature. Les premières expériences ont donc été réalisées à différentes heures de la journée, afin de définir l'heure optimale, où les taux de réponse maximum ont été observés à 11h. Ainsi, chaque espèce de mouche est utilisée à une heure de la journée et un âge fixe, quel que soit le fruit testé. Le tableau 7 ci-dessous résume les âges et heures choisis pour chaque espèce.

Tableau 7 : Age et heure d'expérience pour les différentes espèces de mouches

Espèce	Age des femelles (jours)	Heure du test
<i>Ceratitidis catovirii</i>	21-26	13h30
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	25-30	9h30
<i>Bactrocera zonata</i>	28-36	11h
<i>Neoceratitidis cyanescens</i>	10-15	15h

3.3 Les fruits hôtes

Les fruits hôtes sont stockés au réfrigérateur et sortis 30 minutes avant le test. Trente grammes de fruits hôtes sont découpés et placés dans la chambre d'odeur de l'olfactomètre.

La même espèce de plante hôte est utilisée pour les 3 olfactomètres test d'une série donnée.

3.4 Déroulement de l'expérience

Les mouches sont acclimatées dans la pièce des olfactomètres 1h avant l'expérience. Cette durée a été fixée lors des travaux de Toulassi Atiama-Nurbel (2014). Elles sont placées dans les 4 chambres de stockage refermées par des couvercles grillagées. La température (25°C) et la luminosité (2000 lux) sont contrôlées. Les olfactomètres sont ensuite montés : les chambres de piégeage et d'odeur sont fixées aux chambres de stockage. Les paniers contenant les morceaux de fruits sont ensuite insérés dans les chambres d'odeur des 3 olfactomètres test (un panier sans fruit est inséré dans la chambre d'odeur de l'olfactomètre témoin). Les languettes accolées aux chambres de stockage sont retirées et les flux d'air générés par les 4 ventilateurs en amont des dispositifs sont actionnés. Le test dure 1h. Ce temps a été défini suite à des travaux antérieurs sur *B. cucurbitae*. L'observation de l'attractivité de *B. cucurbitae* sur une durée de trois heures a permis de déterminer une durée optimale d'expérimentation d'une heure durant laquelle la majorité des mouches sensibles à l'odeur ont répondu (Ligonière, 2013). Durant les deux heures (acclimatation et test), les draps blancs autour des olfactomètres sont disposés pour ne pas perturber les mouches. Une fois l'expérience terminée, le nombre de mouches dans la chambre de piégeage est relevé et les olfactomètres sont rincés à l'eau chaude afin de tuer les mouches (celles-ci n'étant plus « naïves », elles ne peuvent pas être réutilisées pour un autre test). Le matériel est ensuite démonté est séché à l'air libre ou bien grâce à du papier essuie-tout pour pouvoir de nouveau être utilisé pour une nouvelle série. Lorsqu'une nouvelle espèce de plante hôte est testée, les olfactomètres sont trempés au préalable 1h dans une solution nettoyante (TFD4, Dominique Dutscher SAS, Brumath, France) à 2%, puis rincés à l'eau du robinet afin d'éliminer les odeurs du fruit précédent.

Une forte proportion de mouches dans la chambre de piégeage de l'olfactomètre témoin permet de signaler la présence de composés attractifs dans la salle ou une activité anormalement importante des mouches. Pour ne pas prendre en compte des séries biaisées, un seuil de mouches dans la chambre de piégeage de l'olfactomètre témoin a été établi : 6 mouches (20%) pour les tests avec *B. cucurbitae*, *B. zonata* et *C. catovirii*, et 9 mouches (30%) avec *N. cyanescens*, espèce pour laquelle un nombre important de femelles dans les témoins est observé systématiquement (voir annexe IV). Ce seuil dépassé, les données ne sont pas prises en compte dans l'analyse et l'expérience est répétée. Pour chaque modalité, le test est conduit au moins 2 fois (soit 2 répétitions témoins et 6 répétitions test).

3.5 Test du phénomène de recrutement

Pour une espèce donnée, certaines plantes hôtes qui sont peu attaquées sur le terrain ont présenté une bonne attractivité à distance en laboratoire (voir partie Résultats 1.1 et annexe I). Pour essayer de comprendre ces résultats, l'hypothèse du phénomène de recrutement (effet de groupe) a été testée. Nous souhaitons savoir si la présence de femelles dans la chambre de piégeage favorise l'entrée d'autres femelles.

Pour *B. cucurbitae*, cette hypothèse a été rejetée (Atiama-Nurbel, 2014). Pour *C. catovirii*, la gamme d'hôtes préférentielle du test étant cohérente avec celle observée sur le terrain, l'hypothèse du phénomène de recrutement a été testée en n'utilisant aucune plante hôte. Pour cette espèce, cinq femelles sont placées dans la chambre de stockage et 10 dans la chambre de piégeage. Après 1h d'acclimatation des femelles, le test est conduit pendant 1h et les femelles dans la chambre de stockage sont ensuite comptées. Trois séries de 4 répétitions sont mises en place. Pour les autres espèces, le même dispositif que le test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » a été mis en place. Les plantes hôtes choisies ont une bonne attractivité à distance en laboratoire et sont peu attaquées sur le terrain. L'hypothèse a été testée sur *N. cyanescens* avec du pamplemousse et le tangor a été utilisé pour *B. zonata*. Une seule mouche est testée par olfactomètre. Après une heure d'acclimatation et une heure de test, nous observons dans chaque olfactomètre si la mouche est entrée dans la chambre de piégeage. Pour chaque modalité, 12 répétitions sont réalisées.

3.6 Evaluation de l'activité des femelles dans les olfactomètres

Il est aussi possible que pour certaines espèces le déplacement des mouches vers la chambre de piégeage dans les témoins soit dû à certains aspects de la biologie des espèces (en particulier à leur état d'activité), et non à la présence de composés attractifs dans la salle. Pour tester cette hypothèse, un test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » est réalisé, en ne plaçant aucun fruit dans les chambres d'odeur des 4 olfactomètres fonctionnant simultanément. Quatre répétitions pour *B. cucurbitae* et *N. cyaneascens* et 8 répétitions pour *B. zonata* et *C. catoirii* sont réalisées. Les heures de manipulations de chaque espèce sont les mêmes que celles du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance ».

3.7 Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur la réponse des femelles

Comme nous sommes contraints de travailler avec des générations de mouches différentes (voir tableau 4), nous avons testé le même fruit hôte (le chou chou) avec des générations de femelles différentes pour observer si la génération influence la réponse des femelles aux stimuli olfactifs des fruits utilisés. Pour chaque espèce de mouches, le chou chou a été testé avec les « jeunes » générations (n) (*B. cucurbitae* : 50, *B. zonata* : 110, *C. catoirii* : 137 et *N. cyaneascens* : 4) et les générations plus âgées (n+4) (*B. cucurbitae* : 54, *B. zonata* : 114, *C. catoirii* : 141 et *N. cyaneascens* : 8).

4. **Préférence pour la ponte en situation de choix**

Nous souhaitons comparer les résultats pour une série de 4 fruits en situation de choix par rapport à la situation de non choix des tests « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance ». Nous souhaitons voir si l'attractivité relative entre les fruits est la même dans les 2 situations (choix/non choix).

Pour tester l'attractivité des fruits à distance en situation de choix, une petite cage couverte d'un grillage en polyester blanc (30 x 30 x 30cm, largeur de maille : 680 µm, MegaView Science Co. LTD, Taiwan) est disposée sur la paillasse où le test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » est réalisé. Elle contient quatre fruits: tangor, tomate, chou chou et goyavier de Chine. Le descriptif des fruits est présenté dans l'annexe II. Trente femelles matures, gravides et naïves de la même espèce sont introduites dans la cage et sont acclimatées durant 1h. Le comportement des mouches est observé en continu pendant 30 minutes. Le tableau 8 ci-dessous présente les espèces de mouches testées et l'heure d'observation.

Tableau 8 : Heure d'expérimentation pour chaque espèce

Espèce	Heure d'expérimentation
<i>Ceratitis catoirii</i>	13h15-13h45
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	9h15-9h45
<i>Bactrocera zonata</i>	10h45-11h15
<i>Neoceratitis cyaneascens</i>	14h45-15h15

Pour évaluer l'attractivité relative des 4 fruits, toutes les minutes le nombre de femelles posées sur chacun des fruits est relevé. Après les 30 minutes de test, les mouches sont tuées à l'eau chaude. Pour chaque espèce, l'expérience est répétée 5 fois.

5. **Evaluation de l'acceptation de l'hôte**

Nous souhaitons identifier les préférences des femelles dans l'acceptation de l'hôte en se basant uniquement sur les composés volatils, les paramètres visuels étant identiques. La fécondité est un moyen d'évaluer cela.

5.1 Dispositif

Les femelles sont placées dans des gobelets cylindriques en plastique (Hauteur=15cm, Rayon=5cm) retournés et fermés par un couvercle. Une ouverture grillagée sur le côté permet à l'air de circuler. Deux pondoires identiques sont disposés à l'intérieur de chaque gobelet.

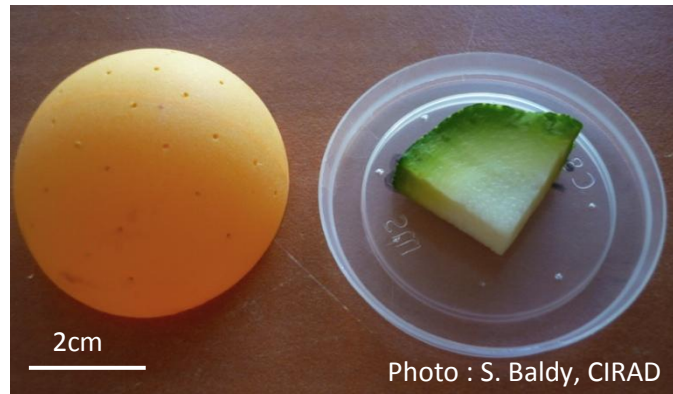


Figure 13: Pondeur test abritant un morceau de fruit (*Cucurbita pepo*)



Figure 14: Dispositif du test "Evaluation de l'acceptation de l'hôte"

Ils sont orange vifs, creux et perforés de petits trous (1 mm de diamètre) afin de permettre aux femelles d'insérer leur ovipositeur pour la ponte. Nous avons choisi une couleur identique (orange vif, 630 nm) qui est relativement attractive pour toutes les espèces. Toutefois cette couleur ne présente pas la même attractivité pour toutes les espèces : très attractive pour *N. cyanescens* (Brévault, 1999), moins attractive pour *B. cucurbitae* (Atiama-Nurbel, 2014). Bien que la couleur puisse influencer l'acceptation de l'hôte, l'objectif est de comparer la préférence des femelles pour cette acceptation uniquement par les odeurs.

Un des pondoires contient un petit morceau de la pulpe du fruit testé (figure 13), et l'autre est vide afin de jouer le rôle de témoin. Une éponge imbibée d'eau permet aux femelles de boire. Le dispositif complet est présenté figure 14. Six répétitions (6 gobelets) sont effectuées pour chaque espèce de plante hôte et chaque espèce de Tephritidae.

Une fois préparés, les gobelets sont placés en chambre climatique pendant 24h (température : $25\pm 3^{\circ}\text{C}$, humidité relative : $70\pm 15\%$, luminosité : 2000 lux, photopériode : 12h/12h). Cette période étant courte, il n'a pas été nécessaire d'ajouter de la nourriture. Après 24h, les pondoires sont ensuite relevés et les œufs comptés. Le matériel (gobelets, couvercles, pondoires) est ensuite trempé 1h dans une solution nettoyante de TFD4, puis rincé et mis à sécher à l'air libre.

5.2 Les mouches des fruits

Cinq femelles matures, gravides et naïves sont disposées dans chaque gobelet. L'âge des femelles est le même que celui défini pour chaque espèce lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » (voir partie Matériels et Méthodes, 3.2). A la fin de l'expérience, les mouches sont tuées à l'eau chaude.

5.3 Les fruits hôtes

Les mêmes fruits hôtes que ceux du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » sont testés. Ils sont sortis du réfrigérateur 30 minutes avant la manipulation et découpés en dés (environ 1 cm^3). Un morceau de fruit hôte composé de chair et d'exocarpe est placé sous chaque pondoire-test. Il n'y a pas de contact entre la paroi du pondoire et le morceau de fruit. De ce fait, le goût et le toucher ne sont pas sollicités.

5.4 Effet de l'humidité dans les pondoires sur la prise de décision de ponte

Pour une espèce donnée, il est apparu que des fruits peu attaqués sur le terrain ont été très bien acceptés par les femelles en laboratoire : de forts taux de ponte ont été observés (voir partie Résultats, 3). Pour comprendre ces résultats, l'hypothèse que seule l'humidité et non les composés volatils de la plante hôte stimule l'acceptation de l'hôte est testée.

Pour cela, un morceau d'éponge (1 cm^3) imbibé de nipagine-benzoate (2%) est placé sous le pondoire témoin. Ceci permet de libérer de l'humidité, sans odeur. Le second pondoire abrite des fruits de café pour *C. catovirii* et *B. zonata* de pamplemousse pour *N. cyanescens* et de tomate arbuste pour *B. cucurbitae*. Le dispositif est le même que pour le test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte ».

6. Analyse des données

6.1 Estimation de l'intensité de la spécialisation

L'indice PDI (Paired Difference Index) est un indicateur calculé pour chaque espèce de mouche. Sa valeur est comprise entre 0 (généraliste) et 1 (parfait spécialiste). Les propriétés de l'indice sont les mêmes que pour le coefficient de variation (CoV) : utilisables pour des données continues, approche par la variance. Cependant la robustesse et l'informativité sont meilleures avec l'indice PDI (Poisot *et al.*, 2012a).

6.2 Analyse statistique des données du test «Evaluation de l'attractivité des fruits à distance»

Premièrement pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé, le taux de femelles entrées a été analysé par un Modèle Linéaire Généralisé (GLM) avec erreur binomiale en fonction du traitement (fruit présent ou témoin). Lorsque pour une série donnée des entrées ont été observées dans l'olfactomètre témoin, les données de la série ont été ensuite modifiées par la correction d'Abbott (Abbott, 1925) :

$$n.PF = \frac{n.PO - n.PH}{1 - PH}$$

Avec PH : probabilité d'entrées dans l'olfactomètre à cause du hasard

n : nombre de mouches dans l'olfactomètre (30)

$n.PF$: nombre de mouches entrées dans l'olfactomètre à cause de l'odeur du fruit

$n.PH$: nombre de mouches entrées dans l'olfactomètre à cause du hasard

$n.PO$: nombre de mouches observées qui sont entrées

Deuxièmement, pour chaque espèce de Tephritidae, le taux de mouches entrées a été analysé par un Modèle Linéaire Généralisé (GLM) avec erreur binomiale en fonction de l'espèce de plante-hôte.

L'indice PDI a été calculé en prenant en compte la correction d'Abbott.

6.3 Analyse statistique des données du test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »

Premièrement pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé, le nombre d'œufs pondus a été analysé par un Modèle Linéaire Généralisé à Effet mixte (GLMM) avec erreur de Poisson en fonction du traitement (fruit présent ou témoin), et l'identifiant de la cage comme effet aléatoire.

Deuxièmement, pour chaque espèce de Tephritidae, le nombre d'œufs pondus a été analysé par un Modèle Linéaire Généralisé à Effet mixte (GLMM) avec erreur de Poisson en fonction de l'espèce de plante-hôte, et l'identifiant de la cage comme effet aléatoire.

L'indice PDI a aussi été calculé avec les données.

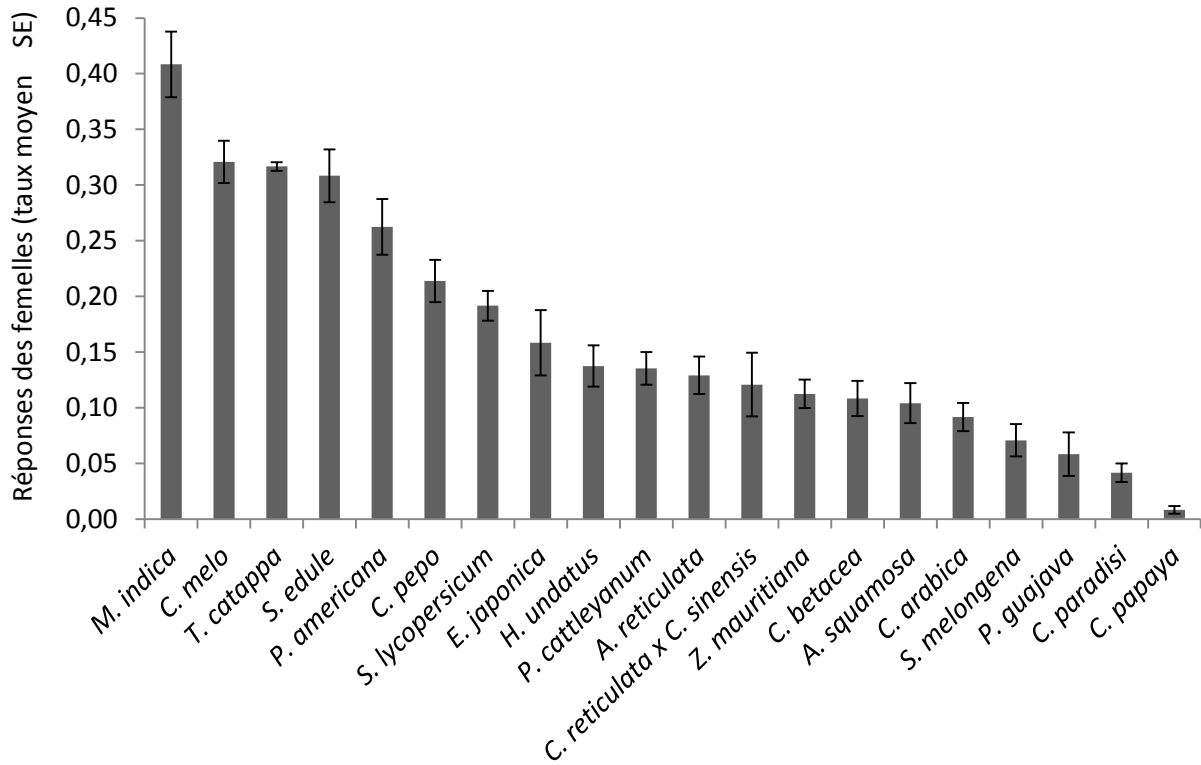


Figure 15: Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* à l'attraction de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Taux moyen d'entrées dans l'olfactomètre \pm erreur standard) pendant 1 heure ; 6 à 12 répétitions par modalité

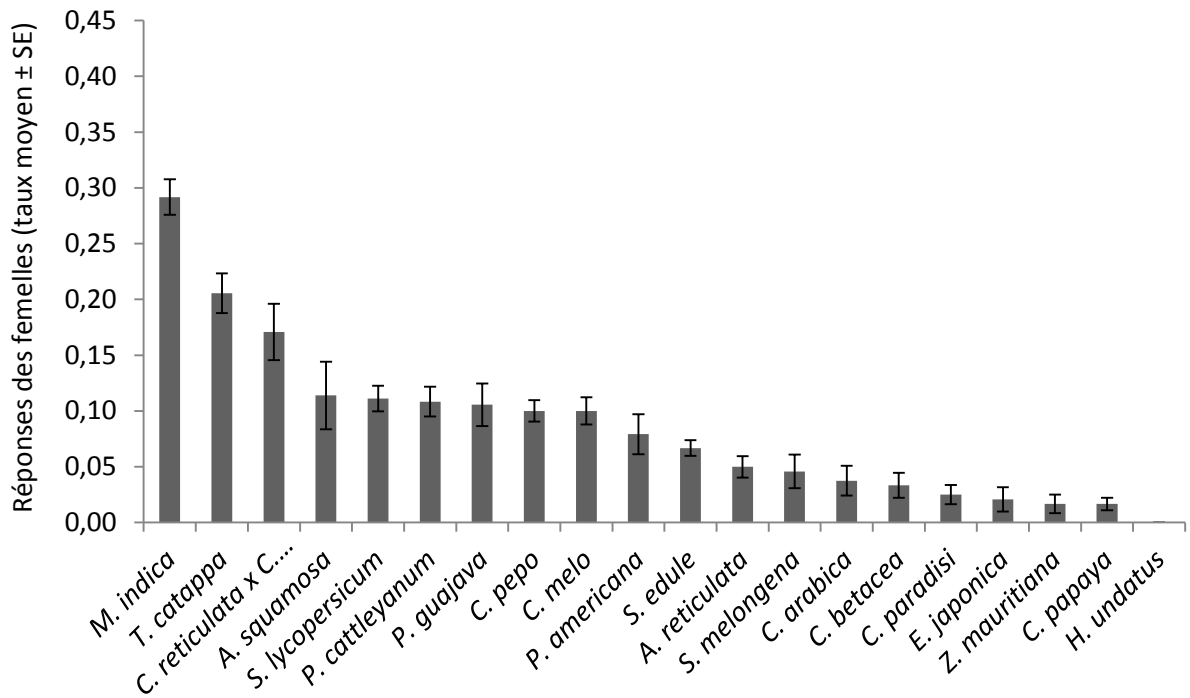


Figure 16: Réponse des femelles de *Bactrocera zonata* à l'attraction de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Taux moyen d'entrées dans l'olfactomètre \pm erreur standard) pendant 1 heure ; 6 à 12 répétitions par modalité

Troisième partie: Résultats

1. Evaluation de l'attractivité des fruits à distance

1.1 Attractivité relative des différents fruits-hôtes pour chaque espèce

Les données non corrigées par la formule d'Abbott sont présentées en annexe IV. La différence significative entre le fruit hôte et le témoin, pour chaque modalité est précisée dans l'annexe V. Les réponses des femelles ont été plus ou moins fortes selon les espèces. Cependant, une relative attractivité des fruits hôtes a pu être observée pour chaque espèce. Pour chaque espèce de Tephritidae, il y a un effet du fruit sur l'attractivité.

Pour *B. cucurbitae*, il y a un effet du fruit sur l'attraction de l'espèce (GLM, Δ Deviance = 309.0, $dll=19$; 118 ; $P < 0.0001$) et l'indice PDI est de 0,71. La mangue (*M. indica*) est le fruit le plus attractif (taux : 0,41) (voir figure 15). Le melon (*C. melo*), le badamier (*T. catappa*) et le choucho (*S. edule*) sont aussi bien attractifs (0,32 et 0,31). Le quatrième fruit le plus attractif est l'avocat (*P. americana*), qui présente environ la moitié de l'attraction de la mangue (0,26). La courgette (*C. pepo*), la tomate (*S. lycopersicum*), la bibasse (*E. japonica*), le pitaya rouge (*H. undatus*), le goyavier de Chine (*P. cattleyanum*), le cœur bœuf (*A. reticulata*), le tangor (*C. reticulata* x *C. sinensis*), la jujube (*Z. mauritiana*), la tomate arbuste (*C. betacea*) et le grand corrossolier (*A. squamosa*) présentent une attractivité moyenne (entre 0,21 et 0,10) avec une différence significative avec le témoin ($P < 0.05$, voir annexe V). L'aubergine (*S. melongena*) a une attractivité faible (taux : 0.07), mais la différence avec le témoin est significative ($P < 0.05$, voir annexe V). Les 4 autres fruits ont une attractivité faible. De plus la différence avec le témoin n'est pas significative ($P > 0.05$ voir annexe V).

Pour *B. zonata*, il y a un effet du fruit sur l'attraction de l'espèce (GLM, Δ Deviance = 256.1, $dll=19$; 112 ; $P < 0.0001$) et l'indice PDI est de 0,78. Trois fruits se démarquent avec une attractivité élevée : la mangue (taux 0,29), le badamier (taux 0,21) et le tangor (taux : 0,17) (voir figure 16). Le grand corrossolier, la tomate, le goyavier de Chine et la goyave (*P. guajava*), le melon et la courgette ont une attractivité moyenne comprise entre 0,11 et 0,10. Cependant pour le melon il n'y a pas de différence significative avec le témoin ($P > 0.05$ voir annexe V). L'avocat et le choucho présentent un taux de 0,07, cependant pour l'avocat, la différence avec le témoin n'est pas significative ($P > 0.05$ voir annexe V). Les 9 autres fruits sont peu ou non attractifs, et la différence avec le témoin n'est pas significative ($P > 0.05$ voir annexe V).

Pour *C. catairii*, il y a un effet du fruit sur l'attraction de l'espèce (GLM, Δ Deviance = 282.4, $dll=19$; 112 ; $P < 0.0001$) et l'indice PDI est de 0,74. D'après la figure 17, le goyavier de Chine est le fruit-hôte le plus attractif (taux : 0,28), suivi du badamier (0,18) et de la goyave (0,15). La goyave apparaît en troisième place avec un taux divisé de moitié par rapport au goyavier de Chine. Le pitaya rouge et l'avocat présentent une attractivité légèrement plus faible (0,13). La mangue, la bibasse, le grand corrossolier et la tomate ont un taux d'attraction compris entre 0,11 et 0,09. Les 11 autres fruits ont une attractivité faible ou nulle ($<0,08$), et ne présentent pas de différence significative avec le témoin ($P > 0.05$ voir annexe V).

Pour *N. cyanescens*, il y a un effet du fruit sur l'attraction de l'espèce (GLM, Δ Deviance = 324.8, $dll=19$; 109 ; $P < 0.0001$) et l'indice PDI est de 0,57. Les femelles de *N. cyanescens* sont attirées par de nombreux fruits (voir figure 18). Les agrumes (pamplemousse et tangor) sont les plus attractifs (taux : 0,41 et 0,38). Les Solanacées (aubergine, tomate, tomate arbuste), sont très attractifs avec un taux de 0,29 ; 0,26 et 0,24. Le grand corrossolier, le cœur bœuf, la goyave et la mangue ont aussi une bonne attractivité avec un taux compris entre 0,35 et 0,21. Le goyavier de Chine, placé en dixième position présente une attractivité divisée de moitié par rapport au pamplemousse (*C. paradisi*). Les fruits les moins attractifs : jujube, melon, bibasse, courgette, café (*C. arabica*), papaye (*C. papaya*) ont une attractivité faible et une différence avec le témoin non significative ($P > 0.05$ voir annexe V).

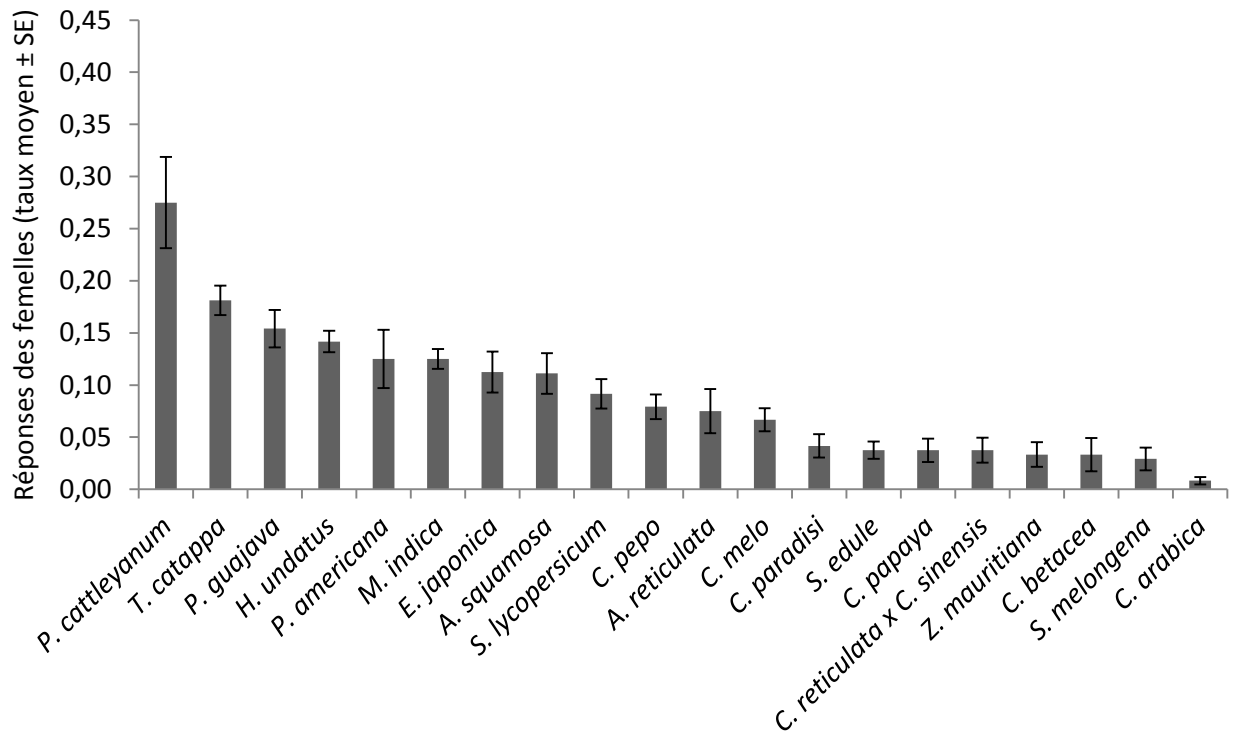


Figure 17: Réponse des femelles de *Ceratitidis catovirii* à l'attraction de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Taux moyen d'entrées dans l'olfactomètre \pm erreur standard) pendant 1 heure ; 6 à 12 répétitions par modalité

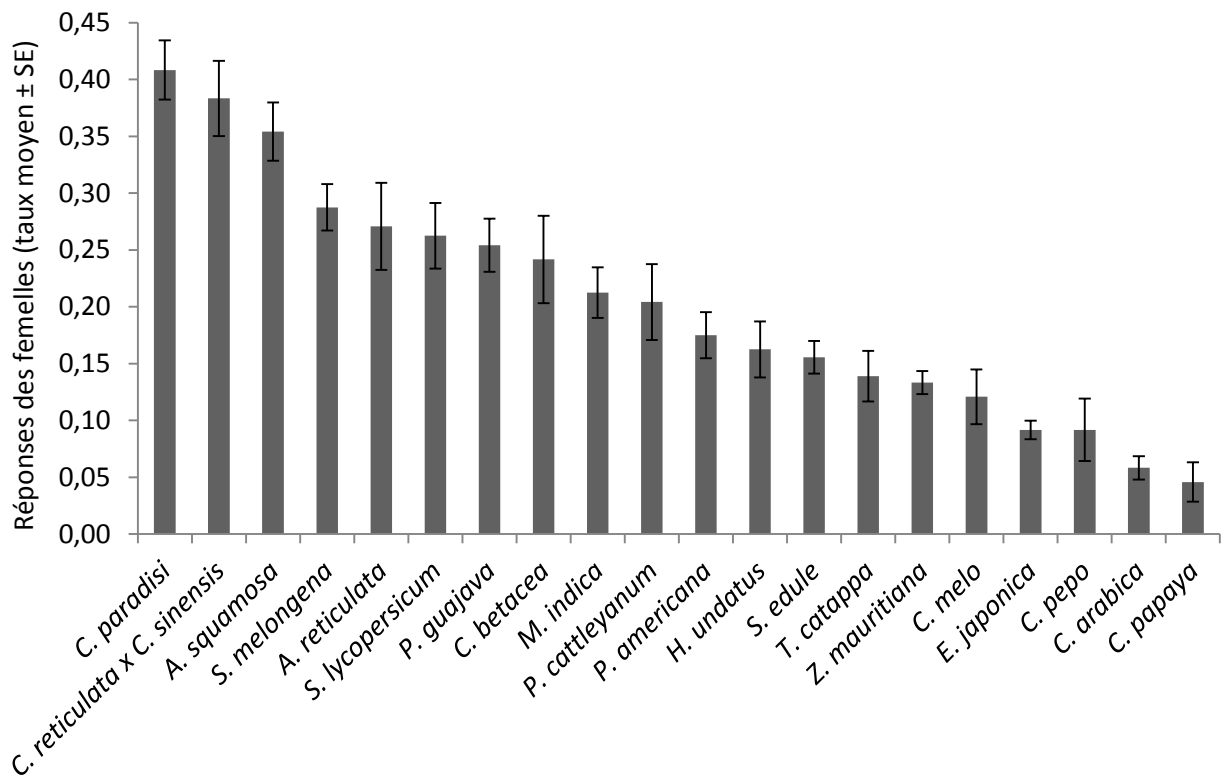


Figure 18: Réponse des femelles de *Neoceratitis cyanesces* à l'attraction de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Taux moyen d'entrées dans l'olfactomètre \pm erreur standard) pendant 1 heure ; 6 à 12 répétitions par modalité

1.2 Test du phénomène de recrutement

Pour *C. catoirii*, aucune des mouches présentes dans les chambres de stockage n'est entrée en présence d'autres individus dans la chambre de piégeage et sans présence de fruit hôte (12 répétitions avec 5 femelles par olfactomètre).

Concernant *B. zonata*, la proportion de mouches entrées individuellement a été comparée aux résultats du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance ». En présence de fruit hôte, le taux d'attractivité est de $0,42 \pm 0,01$ (taux \pm SE) lors du test du phénomène de recrutement (12 répétitions de femelles testées individuellement dans les olfactomètres), et le taux est de $0,36 \pm 0,02$ lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » (6 répétitions de femelles testées par cohorte de 30 individus dans les olfactomètres). La différence entre les 2 tests n'est pas significative (GLM, Δ Deviance = 23.388, dll=1 ; 16 ; $P = 0.67$).

Pour *N. cyanescens*, en présence de fruit hôte, le taux d'attractivité est de $0,58 \pm 0,01$ lors du test du phénomène de recrutement (12 répétitions de femelles testées individuellement dans les olfactomètres), et de $0,68 \pm 0,02$ lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » (6 répétitions de femelles testées par cohortes de 30 individus dans les olfactomètres). La différence entre les 2 tests n'est pas significative (GLM, Δ Deviance = 21.311, dll=1 ; 16 ; $P = 0.51$).

1.3 Evaluation de l'activité des femelles dans les olfactomètres

Nous avons comparé la réponse des femelles des 4 espèces de mouches en absence de fruit dans l'olfactomètre dans 2 situations :

- les témoins en présence de fruits hôte dans la salle lors de l'évaluation de l'attractivité des fruits à distance (entre 43 et 47 répétitions tout fruits confondus par espèce)
- en absence totale de fruits dans la salle (4 répétitions pour *B. cucurbitae* et *N. cyanescens*, 8 répétitions pour *B. zonata* et *C. catoirii*)

Pour *B. cucurbitae*, les taux d'entrées sont de 0,1 et 0,09, respectivement, en absence de fruit hôte dans la salle et en présence de fruit hôte (figure 19). Pour *N. cyanescens*, les taux sont de 0,29 et 0,28, respectivement, en absence de fruit hôte dans la salle et en présence de fruit hôte. Pour *B. zonata*, les taux sont de 0,16 et 0,15, respectivement, en absence de fruit hôte dans la salle et en présence de fruit hôte. Pour *C. catoirii*, les taux sont de 0,16 et 0,13, respectivement, en absence de fruit hôte dans la salle et en présence de fruit hôte. Pour les 4 espèces, les différences entre les deux tests ne sont pas significatives (tableau 9).

Tableau 9 : Résultat du GLM en fonction du type de test (présence/absence de fruit hôte dans la salle

Espèce	Δ Deviance	dll, dll résiduel	P
<i>B. cucurbitae</i>	56.033	1, 48	0.52
<i>B. zonata</i>	71.953	1, 50	0.33
<i>C. catoirii</i>	57.264	1, 50	0.11
<i>N. cyanescens</i>	27.062	1, 48	0.28

1.4 Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur les réponses des femelles

Pour *B. cucurbitae*, le taux d'attractivité des femelles pour le chou est de 0,31 pour les générations 50 et 54 (cf annexe VI). Pour *B. zonata*, ce taux est de 0,07 et 0,09, respectivement, pour les générations 110 et 114. *C. catoirii* présente des taux de 0,04 et 0,06, respectivement, pour les générations 137 et 141. Pour *N. cyanescens*, les taux sont de 0,16 et 0,18, respectivement, pour les générations 4 et 8. Pour toutes les espèces, la différence entre les générations 'n' et 'n+4' n'est pas significative (tableau 10).

Tableau 10: Résultat du GLM en fonction de l'âge de la génération

Espèce	Δ Deviance	dll, dll résiduel	P
<i>B. cucurbitae</i>	42.606	1, 16	0.36
<i>B. zonata</i>	25.902	1, 10	0.16
<i>C. catoirii</i>	14.348	1, 10	0.06
<i>N. cyanescens</i>	22.296	1, 13	0.08

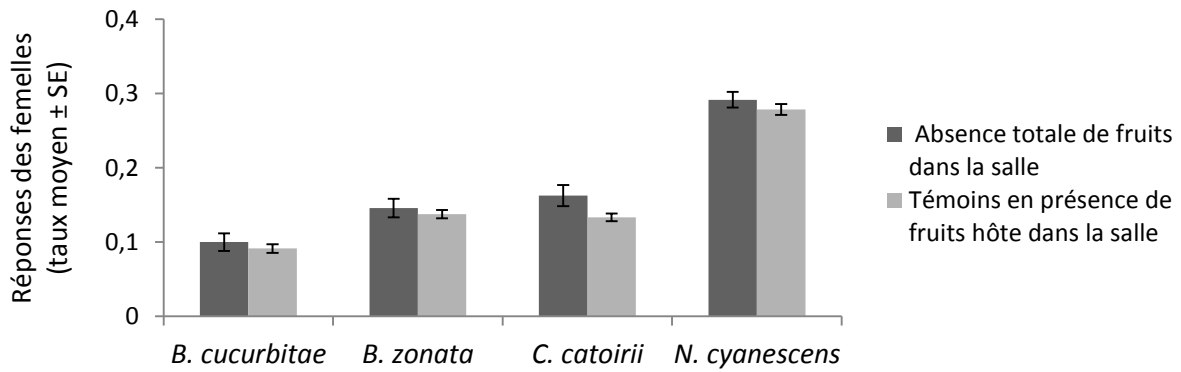


Figure 19 : Réponse des femelles des quatre espèces (moyenne \pm SE) en absence de fruits dans l'olfactomètre pour (i) les témoins en présence de fruits hôte dans la salle lors de l'évaluation de l'attractivité des fruits à distance ou (ii) en absence totale de fruits dans la salle.

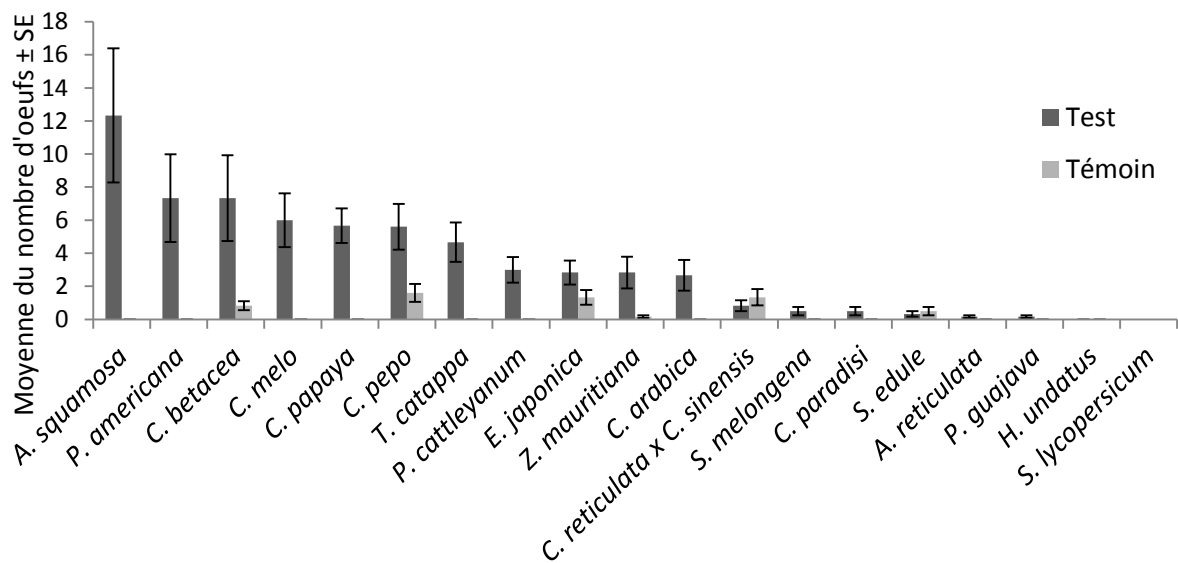


Figure 20 : Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* à l'acceptation de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Moyenne du nombre d'œufs pondus \pm erreur standard) pendant 24 heures ; 6 répétitions par modalité

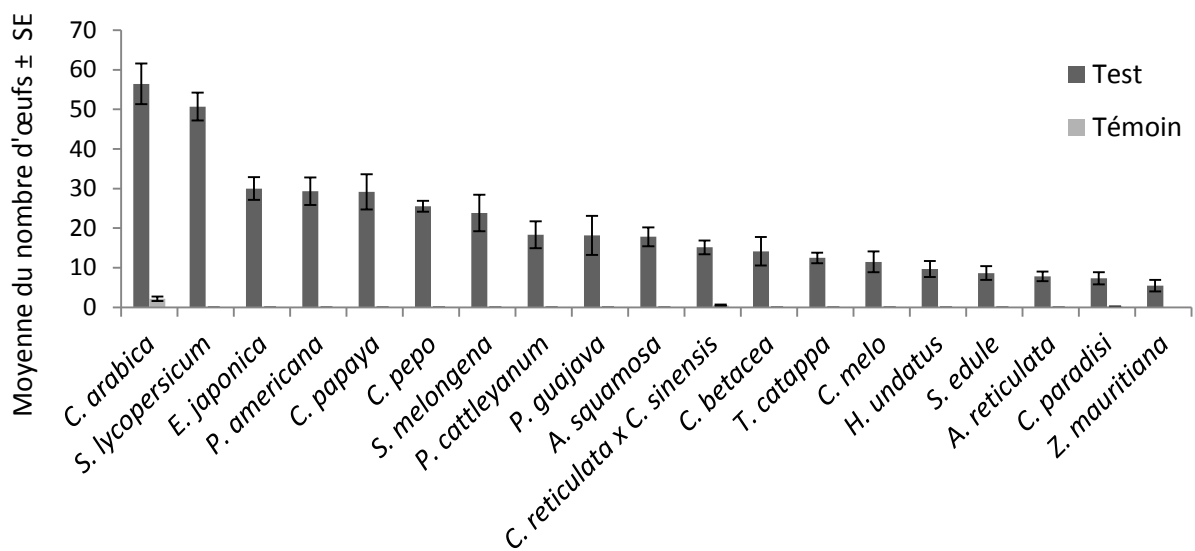


Figure 21 : Réponse des femelles de *Bactrocera zonata* à l'acceptation de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Moyenne du nombre d'œufs pondus \pm erreur standard) pendant 24 heures ; 6 répétitions par modalité

2. Préférence pour la ponte en situation de choix

Les résultats sont présentés en annexe VII et comparés aux résultats du test en situation de non choix « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » pour les 4 fruits concernés.

Pour *B. cucurbitae*, en situation de choix, le chou chou est très attractif (155 ± 30 observations de femelles cumulées se sont posées) (moyenne \pm SE). La tomate est le deuxième fruit le plus attractif avec 53 ± 7 observations de femelles cumulées, suivi du tangor et du goyavier de Chine. Cet ordre de préférence est le même qu'en situation de non choix (résultats du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance »), cependant les écarts de réponses sont plus faibles. Par exemple, le taux d'attractivité du chou chou est de $0,31 \pm 0,02$ (taux \pm SE), et celui de la tomate est de $0,19 \pm 0,01$. De plus, le goyavier de Chine, qui a une attraction quasi-nulle en situation de choix, a tout de même un taux d'attractivité de $0,14 \pm 0,01$ en situation de non choix.

Pour *B. zonata*, le tangor est dans les 2 cas très attractif : 74 ± 7 observations de femelles cumulées en situation de choix et son attractivité en situation de non choix est de $0,17 \pm 0,02$. La tomate qui apparaît comme le second fruit le plus attractif en situation de non choix, a été le moins « visité » en situation de choix (seulement 19 ± 5 observations de mouches cumulées). Par contre, le chou chou a été légèrement moins attractif en situation de non choix qu'en situation de choix.

Pour *C. catovirii*, dans les 2 cas, le goyavier de Chine se démarque fortement de par sa bonne attractivité relative : 195 ± 15 observations de femelles cumulées en situation de choix, et taux d'attractivité de $0,28 \pm 0,04$ en situation de non choix. Le chou chou, le tangor et la tomate sont plutôt peu attractifs en situation de choix, en présence de goyavier de Chine (65 ± 26 , 52 ± 14 et 38 ± 13 observations de femelles cumulées). En situation de non choix, la tomate a une assez bonne attractivité (taux : $0,09 \pm 0,01$) comparée au chou chou et au tangor (taux : $0,03 \pm 0,01$).

Pour *N. cyanescens*, l'attractivité relative de la tomate, du goyavier de Chine et du chou chou est la même dans les 2 cas. Par contre, le tangor qui avait le plus fort taux d'attractivité en situation de non choix (taux : $0,38 \pm 0,03$) a été le fruit le moins attractif en situation de choix (seulement 21 ± 5 observations de femelles cumulées). La tomate, en situation de choix se démarque fortement par sa bonne attractivité relative (92 ± 9 observations de femelles cumulées). En situation de non choix, l'écart de l'attractivité entre la tomate ($0,26 \pm 0,03$) et le chou chou ($0,20 \pm 0,03$) ou le goyavier de Chine ($0,15 \pm 0,01$) est plus faible.

3. Evaluation de l'acceptation de l'hôte

3.1 Acceptation relative des différents fruits-hôtes pour chaque espèce

Pour *B. cucurbitae*, il y a un effet du fruit sur l'acceptation de l'hôte (GLM, Δ Deviance = 1421.5, $dll=18$; 225 ; $P < 0.001$) De manière générale, les pontes sont très faibles (voir figure 20). Le grand corossolier, le badamier, la tomate arbuste, le melon et la papaye présentent les plus fortes moyennes d'œufs pondus. La courgette présente un bon taux de ponte, la différence avec le témoin est significative ($P < 0.05$, voir annexe VIII). *B. cucurbitae* a peu pondu avec le badamier, le goyavier de Chine, la jujube et le café, mais la différence avec le témoin est significative ($P < 0.05$ voir annexe VIII). Les autres fruits ont reçu peu ou pas de pontes, et les résultats ne sont pas significatifs ($P > 0.05$, voir annexe VIII). L'indice PDI pour *B. cucurbitae* est de 0.8156156.

Pour *B. zonata*, il y a un effet du fruit sur l'acceptation de l'hôte (GLM, Δ Deviance = 2751.1, $dll=18$; 237 ; $P < 0.001$) et pour tous les fruits, il y a une différence significative entre le pondoir contenant le fruit et le témoin ($P < 0.05$, voir annexe VIII). Le café et la tomate se démarquent des autres fruits (voir figure 21), ils sont très bien acceptés par *B. zonata*, les pontes sont fortes : moyenne de 56 et 51 œufs. Pour les autres fruits, les pontes sont assez équilibrées bien que *B. zonata* ait plus pondu dans la bibasse, l'avocat, la papaye, la courgette et l'aubergine que dans le chou chou, le cœur bœuf, le pamplemousse et la jujube. L'indice PDI pour *B. zonata* est 0.7253895.

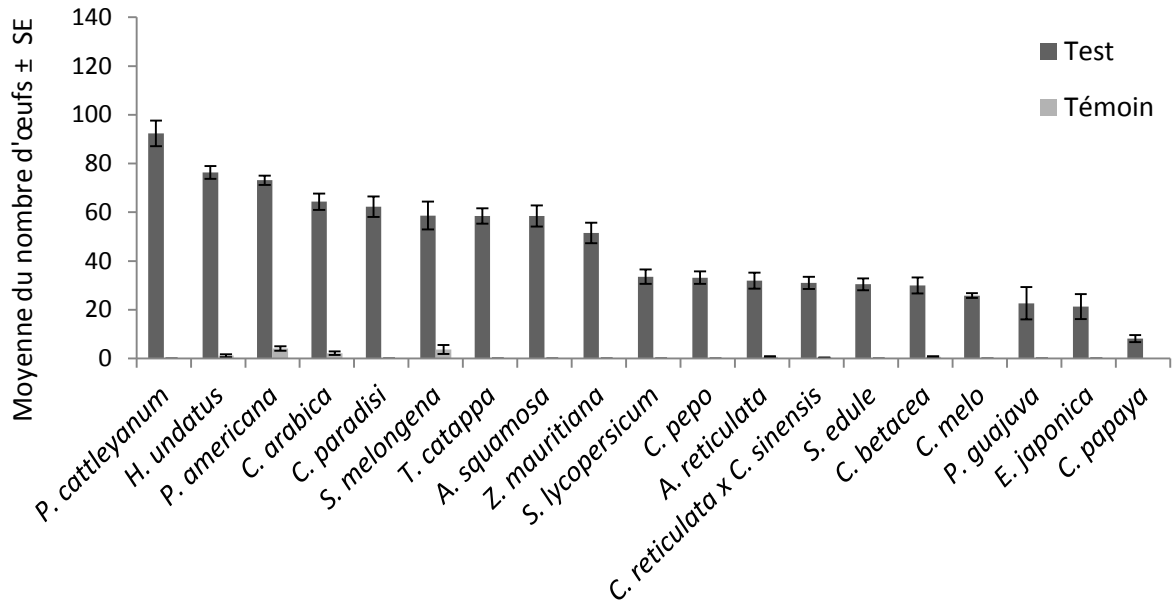


Figure 22 : Réponse des femelles de *Ceratitis catovirii* à l'acceptation de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Moyenne du nombre d'œufs pondus \pm erreur standard) pendant 24 heure ; 6 répétitions par modalité

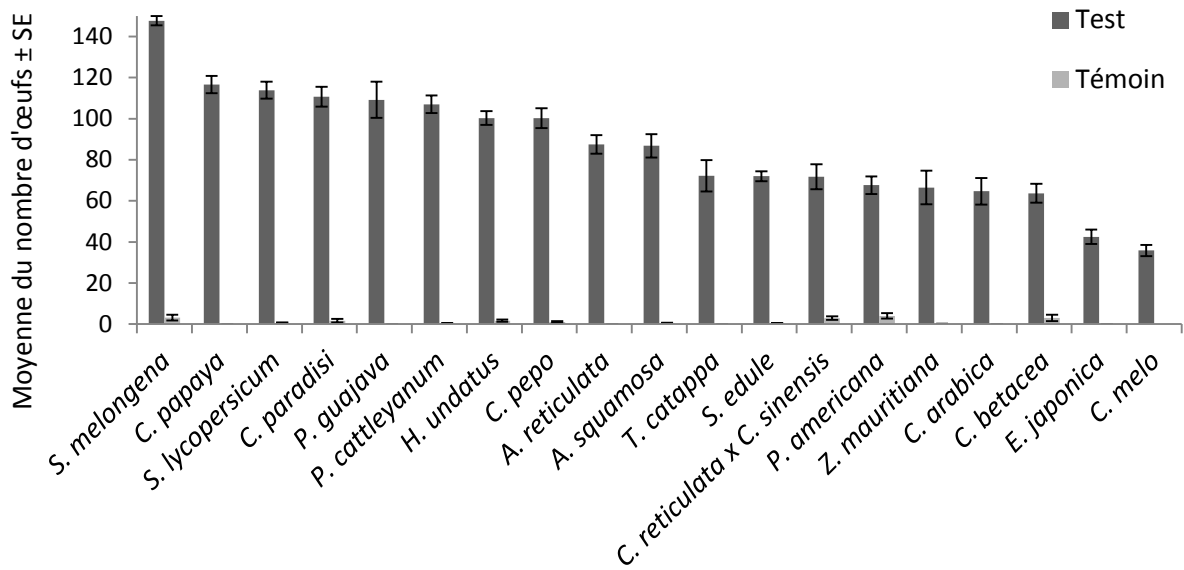


Figure 23 : Réponse des femelles de *Neoceratitis cyanescens* à l'acceptation de différents fruits provenant de 20 espèces de plantes (Moyenne du nombre d'œufs pondus \pm erreur standard) pendant 24 heure ; 6 répétitions par modalité

Concernant *C. catoirii*, il y a un effet du fruit sur l'acceptation de l'hôte (GLM, Δ Deviance = 2031.6, $dll=18$; 225 ; $P < 0.001$) et pour tous les fruits, il y a une différence significative entre le pondoir contenant le fruit et le témoin ($P < 0.05$, voir annexe VIII). Le goyavier de Chine se démarque des autres fruits, les pontes sont fortes (voir figure 22) : moyenne de 92 œufs. Les autres fruits peuvent se diviser en 2 groupes : *C. catoirii* pond d'avantage dans le pitaya rouge, l'avocat, le café, le pamplemousse, l'aubergine, le badamier, le grand corossolier et la jujube que dans la tomate, la courgette, le cœur bœuf, le tangor, le choucho, la tomate arbuste, le melon, la goyave, la bibasse et la papaye. L'indice PDI pour *C. catoirii* est 0.5574809.

Pour *N. cyanescens*, il y a un effet du fruit sur l'acceptation de l'hôte (GLM, Δ Deviance = 2327.0, $dll=18$; 237 ; $P < 0.001$) et pour tous les fruits, il y a une différence significative entre le pondoir contenant le fruit et le témoin ($P < 0.05$, voir annexe VIII). De manière générale, les pontes sont élevées (voir figure 23). En effet, la moyenne d'œufs pondus la plus faible a été observée avec la bibasse, et celle-ci s'élève tout de même à 43 œufs. Les Solanaceae, sont très bien acceptées par *N. cyanescens* et présentent de forts taux de ponte : moyenne de 148 œufs pour l'aubergine, et 114 pour la tomate. Les pontes sont moins nombreuses pour la tomate arbuste (moyenne de 64 œufs). La papaye, le pamplemousse, la goyave blanche, le goyavier de Chine, le pitaya rouge et la courgette sont aussi bien acceptés par *N. cyanescens*, où de fortes pontes ont été observées (entre 100 et 117 œufs). L'indice PDI pour *N. cyanescens* est 0.4476740.

3.2 Effet de l'humidité dans les pondoirs sur la prise de décision de ponte

Les résultats pour les 4 espèces sont présentés en annexe IX.

Pour *B. cucurbitae*, dans les pondoirs tests (pondoirs abritant la tomate arbuste), 3 ± 1 œufs ont été pondus en présence d'un morceau d'éponge humide dans le pondoir témoin, alors que $7 \pm 0,4$ œufs ont été pondus en absence de source humide dans le témoin. Dans le pondoir témoin, $1 \pm 0,4$ œufs sont pondus en présence d'éponge humide dans le pondoir témoin et $1 \pm 0,3$ œufs sont pondus en absence de source humide.

Pour *B. zonata*, les pontes dans les pondoirs tests (pondoirs abritant du café) sont plus importantes en absence d'une éponge humide dans le pondoir témoin : 56 ± 5 œufs alors que 31 ± 5 sont comptés lorsqu'une source d'humidité est ajoutée dans le pondoir témoin. Dans les deux cas, dans les pondoirs témoin, seulement 2 ± 1 œufs ont été pondus.

Pour *C. catoirii*, avec ou sans ajout d'une source d'humidité dans le pondoir témoin, les pontes sont importantes dans le pondoir test (pondoir contenant du café) : 73 ± 5 œufs (sans éponge humide dans le pondoir témoin) et 64 ± 3 œufs (avec éponge humide dans le pondoir témoin). Dans le pondoir témoin, 4 ± 2 (éponge humide dans les pondoirs témoin) et 2 ± 1 œufs (absence d'éponge humide dans le pondoir témoin) ont été comptés.

Pour *N. cyanescens*, les pontes dans les pondoirs tests (pondoirs contenant du pamplemousse) sont plus importantes en absence de source humide dans le pondoir témoin : 110 ± 5 œufs alors que 68 ± 7 œufs sont comptés en présence d'une éponge humide dans le pondoir témoin. Concernant les témoins, c'est l'inverse, 22 ± 3 œufs en moyenne ont été pondus en présence d'une éponge humide dans le pondoir témoin, et 2 ± 1 œufs sans éponge humide.

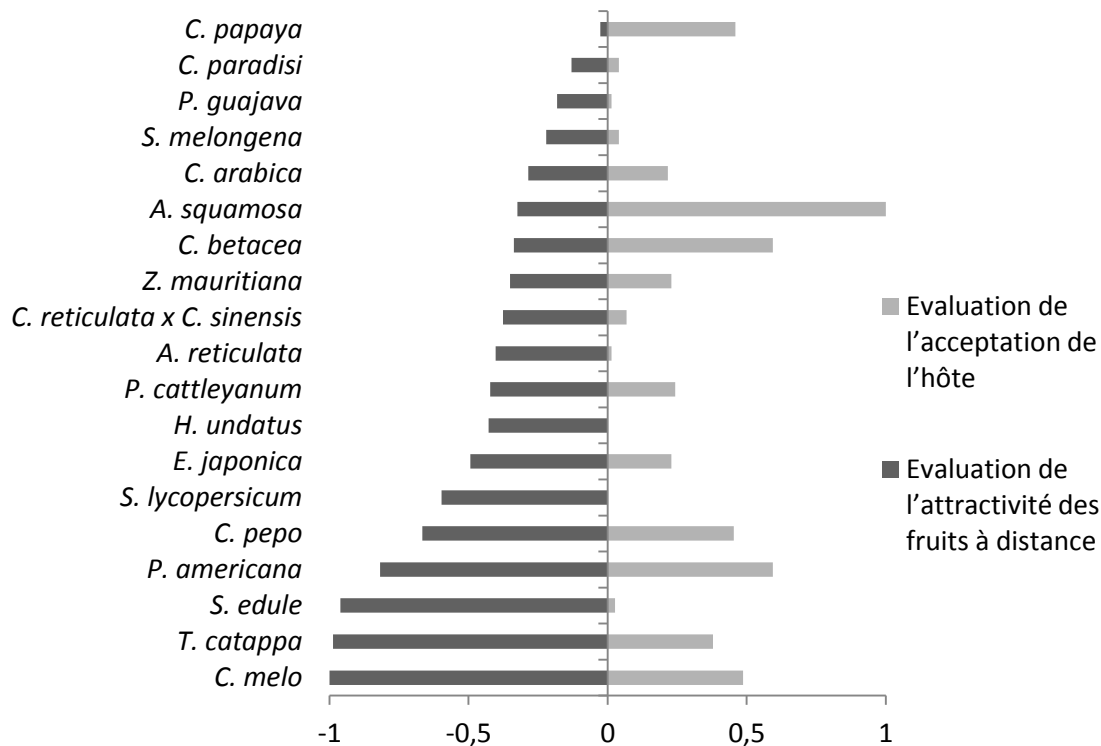


Figure 24: Comparaison des résultats de l'attractivité des fruits à distance (après correction d'Abbott) et de l'acceptation de l'hôte, pour *Bactrocera cucurbitae*. Les valeurs sont ramenées dans un intervalle [0 ; 1]

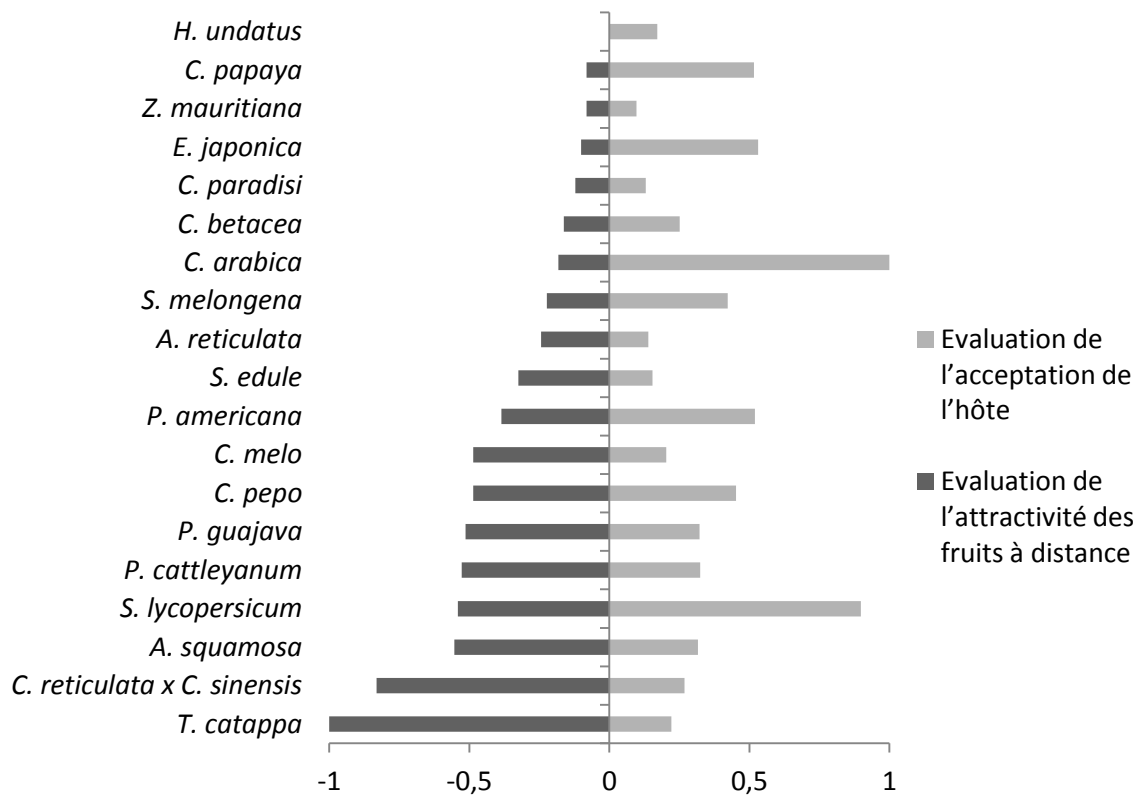


Figure 25: Comparaison des résultats de l'attractivité des fruits à distance (après correction d'Abbott) et de l'acceptation de l'hôte, pour *Bactroceta zonata*. Les valeurs sont ramenées dans un intervalle [0 ; 1]

4. Comparaison des résultats « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » et « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »

Comme l'acceptation de la mangue n'a pas pu être évaluée, ces données sont manquantes.

Les femelles de *B. cucurbitae* ont montré à la fois une attractivité à distance pour le melon, le badamier, l'avocat et la courgette et une préférence de l'acceptation de l'hôte pour ces fruits (voir figure 24). La bibasse, le goyavier de Chine et la jujube attirent moyennement les femelles à distance, de même, l'acceptation de ces fruits est moyenne. Les femelles sont peu attirées par le café, l'aubergine, la goyave et le pamplemousse et y pondent très peu d'œufs. Bien que le chou chou et la tomate attirent les femelles à distance, peu de pontes ont été observées pour ces fruits-là. Au contraire, le grand corossolier, la tomate arbuste et la papaye qui attirent très peu les femelles à distance ont cependant des taux de ponte importants. Le pitaya, le cœur bœuf et le tangor présentent une attractivité des fruits à distance moyenne et l'acceptation de ces hôtes est faible.

Les femelles de *B. zonata* ont montré une bonne attractivité à distance du goyavier de Chine, de la goyave, de la tomate, de la courgette et du grand corossolier et une préférence d'acceptation de ces hôtes (voir figure 25). Par contre les femelles sont peu attirées à distance par le chou chou, le cœur bœuf, la tomate arbuste, le pamplemousse et la jujube et acceptent peu ces hôtes pour la ponte. Le badamier et le tangor présentent une très bonne attractivité pour les femelles, mais ces hôtes ont été peu acceptés pour la ponte. L'attractivité à distance pour l'avocat est moyenne, mais les femelles ont pondu fortement dans cet hôte. Le café, la bibasse, la papaye, l'aubergine et la pitaya sont très peu attractifs à distance, par contre, les femelles ont montré une préférence d'acceptation pour la ponte (excellent taux de ponte observé avec le café)

Pour *C. catoirii*, le goyavier de Chine présente à la fois une excellente attractivité à distance et une préférence d'acceptation de l'hôte pour ce fruit (voir figure 26). Les femelles sont attirées par le badamier, le pitaya rouge, l'avocat et le grand corossolier et acceptent bien ces hôtes pour la ponte. L'attractivité et l'acceptation de la tomate, de la courgette, du cœur bœuf et du melon sont moyennes. La papaye n'a été ni attractive, ni acceptée par *C. catoirii*. La goyave et la bibasse attirent les femelles mais les taux de ponte sont plutôt faibles. Le chou chou, le tangor et la tomate arbuste sont peu attractifs, et l'acceptation pour ces fruits hôtes est moyenne. L'attractivité de l'aubergine, du pamplemousse, de la jujube et du café est faible, voire nulle, par contre les femelles acceptent cet hôte pour la ponte.

Les femelles de *N. cyanescens* sont à la fois très attirées par l'aubergine et la tomate et acceptent ces hôtes pour la ponte (figure 27). L'attractivité et l'acceptation du cœur bœuf, de la goyave et de la tomate arbuste sont moyennes. L'avocat, le chou chou, le badamier, la jujube, la bibasse et le melon ne sont ni attractifs ni acceptés par les femelles pour la ponte. Le pamplemousse, le tangor et le grand corossolier sont très attractifs et l'acceptation de ces hôtes est moyenne. Bien que le café soit peu attractif, il est assez bien accepté lors de la ponte. L'attractivité du goyavier de Chine et du pitaya rouge est moyenne, par contre ces hôtes sont acceptés pour la ponte. La courgette et la papaye présentent une faible attractivité des femelles à distance, mais une acceptation de ponte plutôt bonne.

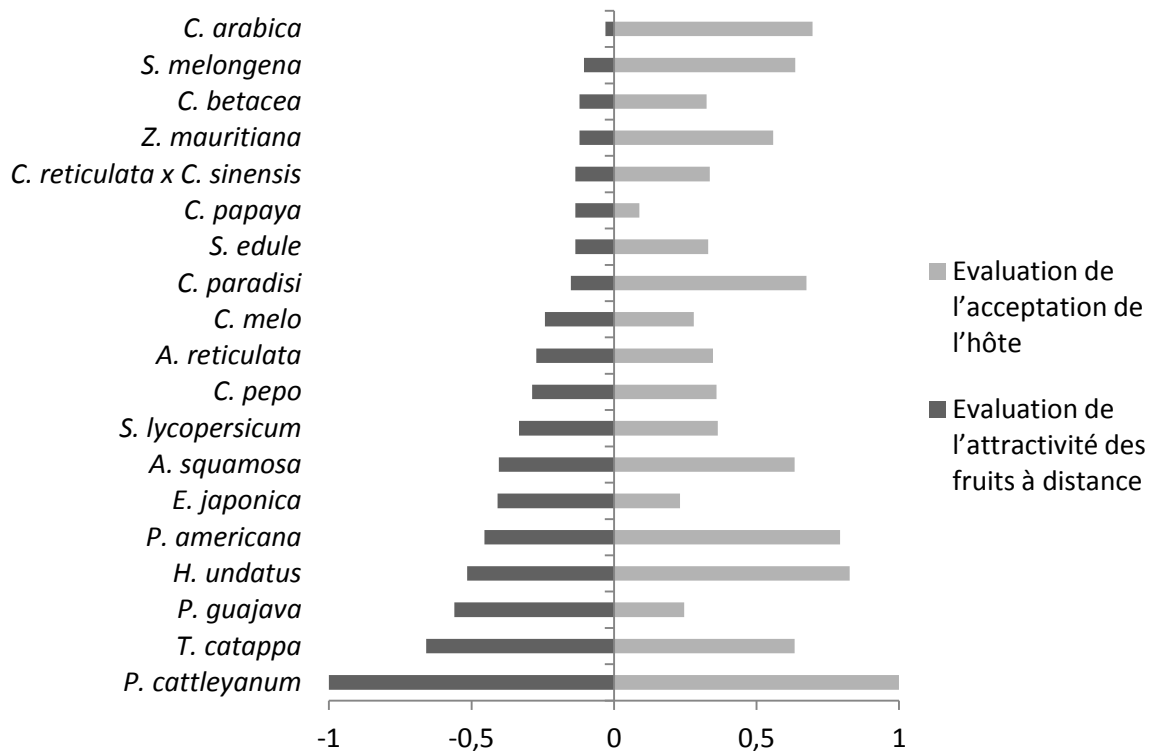


Figure 26: Comparaison des résultats de l'attractivité des fruits à distance (après correction d'Abbott) et de l'acceptation de l'hôte, pour *Ceratitis catovirii*. Les valeurs sont ramenées dans un intervalle [0 ; 1]

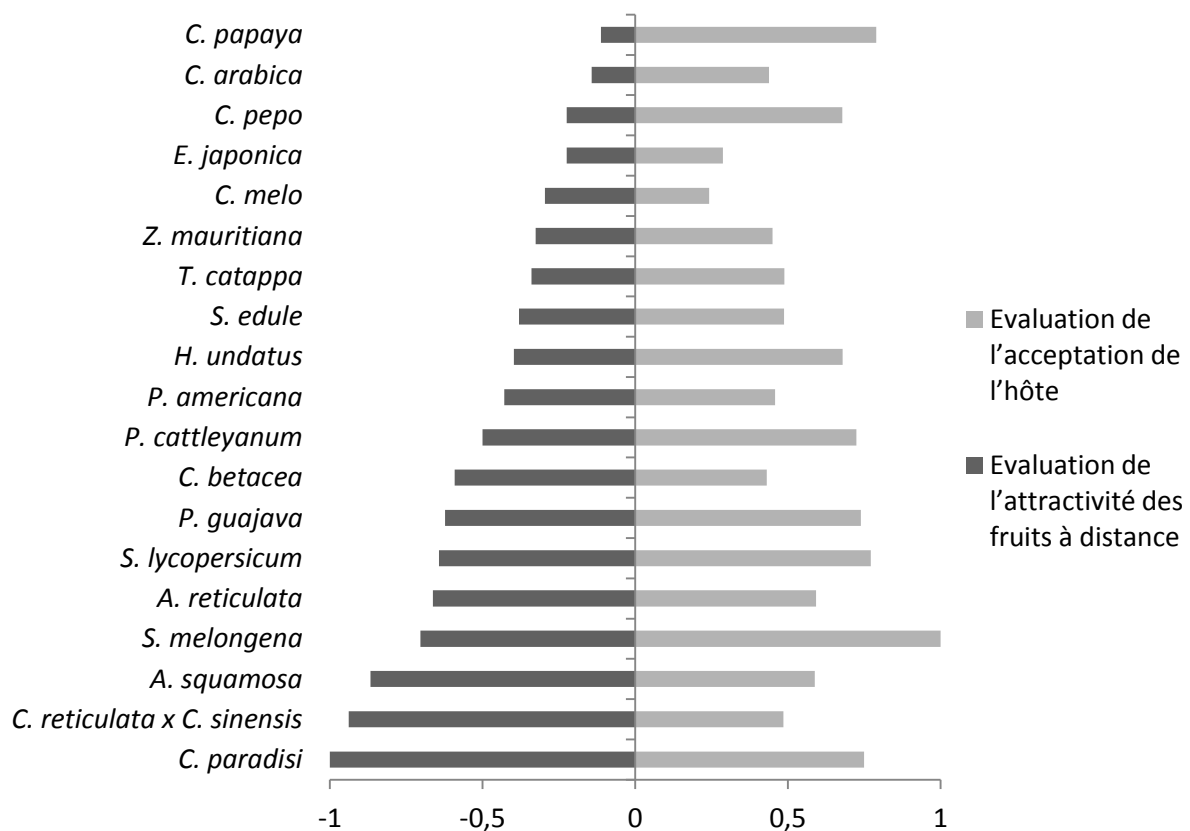


Figure 27: Comparaison des résultats de l'attractivité des fruits à distance (après correction d'Abbott) et de l'acceptation de l'hôte, pour *Neoceratitis cyanescens*. Les valeurs sont ramenées dans un intervalle [0 ; 1]

Quatrième partie : Discussion

Pour chaque espèce de Tephritidae étudiée, la gamme d'hôtes peut être limitée par différents facteurs intrinsèques comme (i) la préférence des femelles qui peut être décomposée en l'attractivité des fruits hôtes à distance et l'acceptation de l'hôte pour la ponte, et (ii) la performance larvaire pouvant être évaluée par la survie, le temps de développement et le poids pupal.

De plus sur le terrain la gamme de plantes hôtes peut être modulée par (iii) la tolérance aux conditions abiotiques, la température et l'humidité conditionnant souvent la distribution des Tephritidae : une espèce donnée ne pourra se développer sur un plante hôte donnée que si celle-ci est présente dans son aire de répartition.

Enfin la gamme de plantes hôtes observée sur le terrain (niche réalisée) peut être modulée par (iv) la compétition interspécifique avec des espèces partageant la même ressource.

Ces différents facteurs à l'origine de la gamme d'hôtes observée sur le terrain seront discutés et comparés pour chacune des espèces de Tephritidae étudiées.

Bactrocera cucurbitae

La courgette et le melon (Cucurbitaceae) ont présenté une forte attractivité pour les femelles et des taux de survie larvaire importants (voir annexe X). Ces résultats sont attendus car *B. cucurbitae* s'attaque fortement sur le terrain à cette famille de fruits hôtes à La Réunion (Atiama-Nurbel, 2014). Le badamier et l'avocat sont très attractifs mais les larves ne s'y développent pas. Comme ces espèces ne sont pas attaquées sur le terrain, il est possible que la spécialisation soit plus influencée par les performances larvaires que les préférences des femelles. La tomate est aussi très attractive mais les données sur les performances larvaires sont manquantes.

Des résultats surprenants ont été observés sur la mangue (Anacardiaceae). En laboratoire, ce fruit est très attractif et accepté par les femelles, de plus les larves s'y développent bien (voir annexe X). Or sur le terrain elle ne fait pas partie de la gamme hôte (Quilici & Jeuffraut, 2001). *B. cucurbitae*, qui est inféodée aux Cucurbitacées à La Réunion, a pourtant eu un comportement généraliste. L'indice PDI du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » est relativement faible par rapport aux autres espèces étudiées et renseigne bien sur l'aspect généraliste observé lors de ce test.

B. cucurbitae est présente sur toute l'île entre 0 et 1100 mètres d'altitude (Jacquard *et al.*, 2012). Les conditions climatiques ne limitent donc pas son choix d'hôtes. Il est possible que la spécialisation observée à La Réunion soit causée en partie par la pression de compétition interspécifique, notamment avec *C. capitata* et *C. rosa* pour la mangue. Les Cucurbitaceae sont abondantes sur l'île, *B. cucurbitae* serait donc limitée à des fruits-hôtes plus disponibles, pour lesquels son pouvoir de compétition vis-à-vis d'autres espèces est meilleur. Cette hypothèse pourrait expliquer le cas du choucho. Ce fruit est peu accepté par les femelles, et les larves s'y développent difficilement. Pourtant, c'est un fruit attaqué sur le terrain. La forte disponibilité de cette ressource sur l'île (présente à l'état sauvage et cultivé) augmente les chances de ponte.

Bactrocera cucurbitae a déjà montré certaines aptitudes à la polyphagie ailleurs dans le monde. Les données d'un inventaire en Afrique de l'ouest en 2007 (Vayssières *et al.*, 2007) indiquent que *B. cucurbitae* s'attaque aussi à la mangue, au tangor et au grand corossolier au Bénin. De plus, la tomate fait partie de la gamme de plante hôte de *B. cucurbitae* en Tanzanie (Mwatawala *et al.*, 2010). Selon Fox et Morraw (1981), le degré de spécialisation pour la ressource observée sur le terrain correspond davantage à un attribut flexible d'une population en réponse aux conditions particulières rencontrées au sein de sa communauté, qu'à un attribut de l'espèce sur toute son aire de répartition.

Une récente étude (Jacquard *et al.*, 2012) sur le génome de *B. cucurbitae* suggère grâce à l'analyse des séquences microsatellites que la population réunionnaise serait originaire d'Afrique. La spécialisation apparue à La Réunion pourrait aussi être due à une modification de la perception olfactive suite à la limitation des ressources (Atiama-Nurbel, 2014). Les femelles de cette espèce restent cependant attirées par une large gamme de fruits-hôtes.

Bactrocera zonata

Bactrocera zonata a été introduite en 1991 sur l'île et a depuis élargi sa gamme de fruits-hôtes depuis les années 2000. Elle est décrite comme très invasive, abondante dans les basses altitudes de l'île, et généraliste (Duyck, 2004a). Le goyavier de Chine et la goyave (Myrtaceae), la mangue (Anacardiaceae), le pamplemousse (Rutaceae), la tomate (Solanaceae) et le badamier (Combretaceae) ont été attractifs et acceptés par les femelles en laboratoire. De plus *B. zonata* a montré de bonnes performances larvaires en laboratoire pour une large gamme de plantes hôtes (voir annexe X). Ces résultats sont en accord avec les observations du terrain pour la plupart des espèces de plantes hôtes (Quilici & Jeuffrault, 2001). Cependant pour certaines espèces, nous avons observé des différences entre les observations de terrain et de laboratoire. Par exemple, la tomate, bien qu'attaquée sur le terrain principalement par *N. cyanescens*, a été attractive pour *B. zonata* au laboratoire. A l'opposé, certains fruits attaqués sur le terrain, comme les agrumes ou le cœur bœuf, ont montré une attractivité plutôt faible, alors que les larves s'y développent bien. Pour ces fruits les performances larvaires semblent davantage conditionner la spécialisation sur le terrain.

Ceratitis catoirii

En laboratoire, les femelles de *C. catoirii* se sont montrées attirées par une large gamme de fruits hôtes, notamment le goyavier de Chine, le badamier et la goyave. De plus, les larves ont aussi montré la capacité à se développer dans ces hôtes. Ces fruits font partie de sa gamme d'hôtes observée sur le terrain. Pour l'attractivité de l'hôte à distance, la gamme de réponse a été assez large, sur des familles de fruits hôtes variés (Myrtaceae, Combretaceae, Annonaceae...). D'ailleurs, l'indice PDI est légèrement inférieur à celui de *B. zonata*, ce qui la décrit comme plus généraliste. Elle a donc les capacités intrinsèques pour attaquer une gamme d'hôtes variée. Les données de performances larvaires confortent ces observations.

Par contre, les observations du terrain indiquent que *C. catoirii* est aujourd'hui rarement observée (elle subsiste sur les bas reliefs Est et Sud de l'île). C'est l'espèce de Tephritidae nuisible la moins abondante sur l'île (Duyck *et al.*, 2008). Celle-ci a quasiment disparue de l'île en conséquence de la compétition interspécifique avec *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata* (Duyck, 2004a).

Neoceratitis cyanescens

Les femelles de *N. cyanescens* ont montré une préférence pour la tomate et l'aubergine (Solanaceae), ces fruits sont très attractifs. Ces résultats sont cohérents avec les observations sur le terrain. *Neoceratitis cyanescens* est l'espèce ayant la gamme de fruit hôte la plus restreinte. En effet, elle ne fait de dégâts que sur les Solanaceae.

Cependant, l'évaluation de l'attractivité des fruits à distance et l'évaluation de l'acceptation de l'hôte ont montré qu'elle était attirée par un grand nombre de fruits en situation de non-choix, et les indices PDI la décrivent comme généraliste. Les évaluations de performance larvaire n'ont fonctionné que sur la courgette (voir annexe X), nous ne pouvons donc pas comparer les préférences des femelles aux performances larvaires. La répartition géographique de *N. cyanescens* sur l'île est assez large : du littoral jusqu'à 1500 mètres. Les conditions climatiques ne semblent donc pas un obstacle pour la disponibilité des plantes hôtes.

Certains résultats sont inattendus : le pamplemousse et le tanger ont été très attractifs en laboratoire, or ils ne font pourtant pas partie de la gamme hôte observée sur le terrain. Cependant, en situation de choix, les femelles ont un comportement différent et ne sont pas intéressées par le tanger, mais principalement par la tomate. *N. cyanescens* préfère donc les tomates, mais est capable d'être attirée et de pondre dans les agrumes en situation de non choix. Il est possible que les femelles se « trompent » dans l'olfactomètre en ayant un stimulus visuel par la couleur orange de la chair du fruit, placée dans la chambre d'odeur.

Le déplacement vers la chambre d'odeur pourrait aussi être dû à l'activité globale des mouches. Ce point sera discuté dans la partie « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance ».

Cette plasticité comportementale en situation de non choix a aussi été observée (Brévault, 1999) avec des stimuli visuels : les femelles naïves atterrissent aussi bien sur une sphère jaune que sur une sphère orange, largement préférée en situation de choix. Durant le test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte », la sphère orange vif (630 nm) utilisée est le leurre le plus attractif de par la forme et la couleur (Brévault, 1999). Cette interaction forme/couleur avait déjà été mise en évidence chez *Rhagoletis pomonella* (Tephritidae présente en Amérique du Nord) (Prokopy, 1968). Ce signal est un « super-stimuli » car mis en compétition, il se montre plus attractif pour les femelles naïves que des fruits-hôtes naturels (Brévault, 1999). Cependant, les œufs pondus dans les pondoires témoins, sont toujours peu nombreux comparés aux pondoires tests. Les femelles sont bien capables d'utiliser l'information olfactive pour discriminer le pondoire sans odeur. Concernant les forts taux de ponte dans des pondoires de fruits non-hôtes, des tests en situation de choix de 2 dômes contenant des fruits hôtes (bringellier) et non-hôtes (courgette) ont été menés par Brévault (1999). Cet auteur a montré une nette préférence de ponte pour le dôme présentant l'odeur de fruit-hôte. Cependant, il n'était pas rare que les femelles déposent des œufs dans les dômes contenant les fruits non-hôtes. La courgette ne présente donc probablement pas de substances volatiles d'inhibition de la ponte.

Test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance »

L'olfactomètre utilisé pour évaluer l'attractivité des fruits à distance est un test en situation de non choix. Ainsi, l'interprétation des résultats doit intégrer le fait que la proportion des femelles qui ont répondu par un déplacement orienté vers la source d'odeur pourrait refléter partiellement le niveau d'activité globale des femelles plutôt que représenter le degré d'attraction. D'ailleurs, le test « Evaluation de l'activité des femelles dans les olfactomètres » a montré que les problèmes de témoins rencontrés lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » peuvent être expliqués par l'activité globale des mouches, et non pas par la contamination d'odeur de fruits hôtes. En effet, *N. cyanescens* est très active et souvent en vol, alors que *B. zonata* est immobile quand aucune source d'odeur n'est présentée. La probabilité d'entrer par hasard dans la chambre de piégeage est donc plus importante pour *N. cyanescens*. Ainsi ce que nous avons nommé « Témoin » dans notre étude, correspond finalement plus à un « correcteur ». En effet, l'olfactomètre « Témoin » a eu pour rôle de « refléter » l'état d'activité quotidienne des mouches, et ces données ont permis de corriger nos résultats d'attractivité relative des fruits hôtes grâce à la correction de Abbott (Abbott, 1925).

Dans cette situation de non-choix, les femelles peuvent être contraintes d'accepter un hôte de moindre qualité, mais proposé dans la chambre d'odeur. Ce phénomène a été observé sur le terrain (Courtney, 1984) : les insectes peuvent être contraints d'accepter un hôte de moindre qualité mais abondant, pour optimiser leur temps de recherche. Par exemple, les noctuelles du genre *Heliothis* deviennent souvent de sérieux ravageurs des cultures de coton, bien que cette plante ne soit pas leur hôte préféré (Courtney, 1984). L'avantage de l'expérience menée permet donc de révéler les hôtes potentiels, susceptibles d'être attaqués en situation de non-choix et sans compétition interspécifique.

Concernant le test du phénomène de recrutement, *C. catoirii* ne semble pas être sensible à la présence d'autres femelles dans la chambre de piégeage. Aucune des 5 mouches présentes dans la chambre de stockage de chaque olfactomètre n'est entrée dans la chambre de piégeage. Pour *B. zonata* et *N. cyanescens*, la présence de plusieurs femelles semble aussi avoir un effet neutre sur l'attraction d'autres femelles, comme cela avait été montré chez *B. cucurbitae* (Atiama-Nurbel, 2014).

L'âge des générations ne semble pas non plus influencer les préférences des femelles de *B. cucurbitae*, *B. zonata*, *C. catoirii* et *N. cyanescens*.

Test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte »

Dans le test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte », quel que soit l'espèce de mouches, le nombre d'œufs dans le pondoir témoin est nul ou très faible. Les mouches sont donc capables d'utiliser l'information olfactive pour discriminer une sphère émettrice d'odeur de fruit-hôte d'une deuxième sphère sans odeur. Malgré l'importance des stimuli visuels dans la localisation de l'hôte à faible distance, les femelles utilisent l'information olfactive disponible, même à faible distance, pour détecter l'hôte approprié. Le test des pondoirs témoins imbibés a montré que la perception de l'humidité n'influence pas le choix du pondoir.

Pendant Brévault (1999) a démontré chez *N. cyanescens* qu'en situation statique (sans vent) les femelles se basent sur des critères essentiellement visuels pour détecter l'hôte, et sont alors incapables de distinguer la sphère émettrice d'odeur d'une sphère témoin. C'est après que la femelle se soit posée sur la sphère témoin qu'elle « redécouvre ». Ce comportement suggère que la femelle est capable de « mémoriser » l'odeur qu'elle a perçue à distance et de procéder à un deuxième choix si l'hôte sur lequel elle a atterri la première fois ne correspond pas à cette image olfactive. Pour *N. cyanescens*, la bonne intégration des signaux olfactifs augmente l'efficacité et la rapidité de recherche à courte distance (Brévault, 1999). Il y a donc une synergie des stimuli olfactifs et visuels.

Concernant l'évaluation de l'acceptation de l'hôte par *B. cucurbitae*, quel que soit le fruit, très peu d'œufs ont été pondus. Ceci pourrait être dû à la couleur orange du dôme qui n'est pas le meilleur stimulus visuel pour cette espèce. En effet, le meilleur leurre est le vert chartreuse à 540 nm (Xue & Wu, 2013). Il serait intéressant de refaire le test en utilisant des dômes de différentes couleurs. Quoiqu'il en soit, les résultats de ce test ont été suffisamment répétables, pour hiérarchiser l'acceptation de l'hôte basée sur les stimuli olfactifs.

Hypothèse de Préférence des femelles/Performance des larves

Pour de nombreux fruits, les performances larvaires sont en adéquation avec les préférences des femelles. Par exemple les femelles sont attirées par des fruits où les larves se développent bien. C'est le cas avec le melon et la courgette pour *B. cucurbitae* ; le goyavier de Chine, la mangue, le badamier et la goyave pour *C. catovirii* et *B. zonata*. Parfois les femelles ne sont pas attirées par un fruit, et les larves ne s'y développent également pas : pour *C. catovirii*, la papaye et le melon ne sont ni attractifs pour les femelles, ni favorables au développement larvaire.

Cependant, dans certains cas, les femelles sont attirées par des fruits où les larves se développent peu ou pas. C'est notamment le cas pour *B. cucurbitae* avec l'avocat, le badamier, le choucho, la jujube, le goyavier de Chine et la bibasse ; pour *C. catovirii* avec le pitaya rouge et l'avocat, pour *B. zonata* avec le choucho et le melon. Il est possible que cette non-coïncidence soit due à une disponibilité d'hôtes restreinte conditionnant ainsi le choix des femelles. Par exemple, le choucho est très présent sur l'île (cultivé et à l'état sauvage), et *B. cucurbitae* peut donc y pondre facilement. Ce phénomène peut également s'expliquer par des critères propres au fruit ne permettant pas un bon développement larvaire (Thompson, 1988). Il est aussi possible que les fruits hôtes présentent des bouquets d'odeurs proches, les femelles seraient alors attirées par erreur.

A l'inverse, certains fruits sont peu attractifs pour les femelles mais les larves s'y développent bien. C'est notamment le cas pour *B. cucurbitae* avec le café, l'aubergine et la goyave ; pour *C. catovirii* avec le café ; pour *B. zonata* avec le café, le cœur bœuf et la bibasse. Or *B. zonata* s'attaque à ces fruits. Notre étude suggère que son abondance sur ces fruits hôtes est plus influencée par la spécialisation larvaire que par le choix des femelles.

Compétition interspécifique

La compétition interspécifique chez les Tephritidae est influencée par des facteurs biotiques (les plantes-hôtes, les ennemis naturels) (Duyck *et al.*, 2008) et abiotiques (la température, l'humidité) (Duyck *et al.*, 2006). A La Réunion, avec les forts reliefs, de nombreux micro-climats sont représentés, les différentes espèces de mouches ont des potentiels biotiques différents, et donc des capacités variables pour s'adapter à l'altitude. Par exemple, *C. capitata* est plus abondante en basse altitude grâce aux températures plus clémentes (elle est très abondante en dessous de 100m d'altitude, et se fait rare au-dessus de 600m d'altitude). Ainsi, les espèces fructifères plus abondantes en moyenne altitude, comme le goyavier de Chine et l'avocat, sont plus attaqués par *C. rosa* qui domine dans les hauts reliefs.

Lors de notre évaluation de l'attractivité des fruits à distance et de l'acceptation de l'hôte, *B. cucurbitae* et *N. cyanescens* ont montré des profils de généralistes, alors que sur le terrain, elles ont été observées comme des spécialistes oligophages. La mangue s'est montrée très attractive pour *B. cucurbitae* et les larves s'y développent également bien. De plus l'aire de répartition des manguiers correspond aussi à celle de *B. cucurbitae*. Ainsi toutes les composantes pour que la mangue soit un bon hôte sont regroupées. Cependant sur le terrain, la mangue n'est pas attaquée par *B. cucurbitae*. Nous pouvons émettre l'hypothèse d'une compétition exercée par les autres espèces, notamment par *C. rosa* et *C. capitata* que l'on retrouve abondamment en vergers de manguiers. *B. cucurbitae* n'ait déjà pas présente sur mangue avant l'arrivée de *B. zonata* sur l'île (Vayssières, 1999).

Les données des performances larvaires ne sont pas encore disponibles pour *N. cyanescens*, cependant les données sur les préférences des femelles montrent qu'elle est très attirée par une large gamme de fruits qu'elle n'attaque pas sur le terrain : par exemple, les Rutaceae (pamplemousse, tangor), les Annonaceae (grand corossolier, cœur bœuf). Ces espèces de plantes sont pourtant situées sur son aire géographique. A Madagascar, malgré la compétition avec d'autres espèces, *N. cyanescens* reste seulement inféodée aux Solanaceae (Serge Quilici, communication personnelle). Nous pouvons émettre l'hypothèse que le développement larvaire n'est possible que chez Solanaceae pour cette espèce. Ceci sera testé dans les expériences futures.

Les données sur les préférences des femelles et les performances larvaires de *C. catoirii* la décrivent comme une espèce généraliste. Elle a montré une préférence pour le goyavier de Chine, le badamier et la goyave. Les larves ont aussi la capacité de bien se développer sur ces fruits. Sur le terrain, elle attaquait ces espèces de fruits, cependant sa population décroît depuis une vingtaine d'années et elle est aujourd'hui très rarement observée. Pourtant, toutes les composantes intrinsèques à l'espèce (préférences des femelles, performances larvaires, conditions climatiques) permettent à *C. catoirii* d'être une bonne espèce généraliste. Sa gamme d'hôtes limitée sur le terrain serait donc surtout due à la compétition interspécifique avec *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata* (Duyck *et al.*, 2008).

Dans le cas des Tephritidae de La Réunion, la compétition interspécifique sur le terrain est suspectée de jouer un rôle dans la spécialisation pour la ressource.

Concernant les mécanismes de compétition interspécifique, en plus de la compétition par exploitation pour la ressource consommée par les larves, des dérangements des femelles par d'autres femelles de Tephritidae pendant la ponte ont déjà être observés (Duyck, 2004a ; Duyck *et al.*, 2006). Cependant, la période entre l'arrivée de la femelle sur le fruit et la ponte est assez courte, ce qui rend plus difficile les interactions entre femelles. Des marquages par phéromones lors de la ponte ont déjà été démontrés. Par exemple, il existe chez le genre *Rhagoletis* des reconnaissances croisées pour des espèces d'un même groupe (Prokopy *et al.*, 1976).

Conclusion et perspectives

Cette étude nous a permis d'analyser les préférences des femelles de 4 espèces de mouches en situation de non choix. Travailler à plusieurs étapes du choix de l'hôte : reconnaissance de la plante hôte et acceptation pour la ponte (expérimentations réalisées lors de ce mémoire) ainsi que sur le développement larvaire (données issues de la thèse en cours d'Abir Hafsi) permet de mieux comprendre la gamme de plantes hôtes observée sur le terrain.

En comparant ces données, nous avons observé dans de nombreux cas des symétries entre les résultats, et une cohérence avec les données du terrain. Par exemple, les Cucurbitaceae avec *B. cucurbitae* et les Solanaceae pour *N. cyanescens* ont présenté une bonne attractivité et acceptation, et les larves s'y développent bien. Ce sont des plantes hôtes sur le terrain.

Cependant les résultats de préférence des femelles sont parfois inattendus. Par exemple, *N. cyanescens*, espèce très spécialiste sur le terrain, a montré une attraction vers les odeurs et une acceptation de ponte vers de nombreux fruits. Ainsi la gamme de fruits hôtes observée sur le terrain ne dépend pas que des préférences des femelles. Il se peut que les performances larvaires limitent beaucoup plus la gamme hôte.

Pour mieux comprendre les préférences des femelles, un axe d'étude à approfondir serait le choix par les femelles du lieu de ponte, selon leur origine larvaire. Une étude a montré (Brévault & Quilici, 2009) que sur un pondoir abritant un morceau de tomate, 15% des femelles originaires d'une tomate y pondaient leurs œufs, contre 3% de femelles ayant réalisé leur stade larvaire dans du bringellier. Ainsi, l'origine larvaire pourrait influencer les préférences des femelles, et serait donc une composante de la spécialisation.

D'une façon générale, il semble que la performance larvaire soit plus importante que la préférence des femelles dans la spécialisation pour les ressources des espèces étudiées : les observations de terrain correspondent plus souvent aux résultats de performance larvaires que les résultats des préférences des femelles.

Finalement, il est possible que la compétition interspécifique avec *C. capitata* et *C. rosa* puisse également limiter la gamme hôte de *B. cucurbitae* et *C. catairii*. Ainsi malgré une gamme d'hôtes limitée sur le terrain, l'espèce endémique *C. catairii* a été attirée par une gamme d'hôtes assez large et ses performances larvaires sont bonnes pour de nombreux fruits. Pour mieux comprendre les interactions entre toutes les espèces de Tephritidae nuisibles à La Réunion, il serait intéressant de travailler aussi sur *C. rosa*, *C. capitata*, *D. ciliatus* et *D. demmerezi*.

Des résultats intéressants ont été observés avec *B. cucurbitae* qui a bien répondu à des plantes hôtes ne faisant pas partie de la famille des Cucurbitaceae, comme la mangue et la tomate. Or, ce sont des hôtes attaqués dans d'autres parties du monde (Bénin). Ainsi, bien que ces plantes ne soient pas attaquées à La Réunion, il s'agit d'hôtes potentiels pour cette espèce envahissante. *B. cucurbitae* a montré une certaine plasticité et serait capable d'étendre sa gamme d'hôtes dans d'autres conditions écologiques.

Ces résultats ont des implications pratiques en participant à une meilleure prédiction du potentiel invasif des espèces étudiées pour une région donnée. Faire des prédictions sur les interactions entre des insectes phytophages envahissants et leurs plantes-hôtes potentielles est notamment utile pour prévenir les invasions dans le cadre des analyses de risque phytosanitaire (ARP) et les procédures de quarantaine associées.

Bibliographie

Abbott W.S. (1925) A method of computing the effectiveness of an insecticide. *Journal of Economic Entomology*, 18: 265-267.

Aluja M., Mangan R.L. (2008) Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Host status determination: critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annual Review of Entomology*, 53: 473-502

Atiama-Nurbel T. (2014) Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* (Diptera, Tephritidae) aux composés volatils de fruits-hôtes. Université de La Réunion. Thèse de doctorat: 234 p.

Baliraine F.N., Bonizzoni M., Guglielmino C.R., Osir E.O., Lux S.A., Mulaa F.J., Gomulski L.M., Zheng L., Quilici S., Gasperi G., Malacrida A.R. (2004) Population genetics of the potentially invasive African fruit fly species, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera: Tephritidae). *Molecular Ecology*, 13: 683-695.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1996) Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, London, U.K.

Bell W.J. (1990) Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology*, 35: 447-467.

Bernays E.A., Chapman R.F. (1994) *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York, 312 p.

Bonizzoni M., Malacrida A.R., Guglielmino C.R., Gomulski L.M., Gasperi G., Zheng L. (2000) Microsatellite polymorphism in the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Insect Molecular Biology*, 9: 251-261.

Brévault T., Quilici S. (2009) Oviposition preference in the oligophagous tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 133: 165-173.

Brévault T., Duyck P.F., Quilici S. (2008) Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology*, 33: 529-536.

Brévault T. (1999) Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). Thèse de doctorat, Université de Montpellier, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier: 139 pages.

Bruce T.J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (2005) Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10: 269-274.

Courtney S.P. (1984) Habitat vs. foodplant selection. In R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds.) *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London: 89-90.

Delvare G., Aberlenc H.P. (1989) *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale; clé pour la reconnaissance des familles*. Montpellier. CIRAD/PRIFAS, 302p.

Desneux N., Blahnik R., Delebecque C.J., Heimpel G.E. (2012) Host phylogeny and specialisation in parasitoids. *Ecology Letters*, 15: 453-460.

- Dethier V.** (1982) Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 49-56.
- Dhillon M.K., Singh R., Naresh J.S., Sharma H.C.** (2005) The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: A review of its biology and management. *Journal of Insect Science*, 5, 40.
- Dicke M., Sabelis M.W., Takabayashi J., Bruin J., Posthumus M.A.** (1990) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3091-3118.
- Duyck P.F., Quilici S.** (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitidis* spp. (Diptera : Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92(6): 461-469.
- Duyck P.F.** (2004a) Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion. Université de La Réunion. Thèse de doctorat: 93 p.
- Duyck P.F.** (2004b) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera:Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29: 511-520.
- Duyck P.F., Sterlin J.F., Quilici S.** (2004c) Survival and development of different life stages 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., David P., Quilici S.** (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Reunion. *Journal of Animal Ecology*, 75(2): 518-526.
- Duyck P.F., David P., Quilici S.** (2007) Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 13: 535-543.
- Duyck P.F., David P., Pavoine S. & Quilici S.** (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera : Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, 33: 439-452.
- Etienne J.** (1982) Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. Thèse de l'école Pratique des Hautes Etudes, Paris, 100 p.
- Etienne J.** (1973) Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitidis rosa* (Diptera: Trypetidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16: 380–388.
- Etienne J.** (1972) Les principales Tephritides de l'île de La Réunion. *Annales de la Société Entomologique de France*, 8 (2): 485-491.
- Fox L.R., Morrow P.A.** (1981) Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211: 887-893.
- Godfray H.C.J.** (1994) *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Chichester.
- Gontier J.B.** (2004) Bulletin de Santé du Végétal culture fruitière, Mars 2014, Chambre d'agriculture La Réunion.

- Gorez M.** (2007) Electro-antennographie de reines vierges de *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) vaporisées par des sécrétions céphaliques mâles. Mémoire de maîtrise, Université de Mons-Hainaut, Mons, 70 pp.
- Hosni M.E., El-Husseini M.M., El-Heneidy A.H., Atallah F.A.** (2011) Biological aspects of the peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saund.) (Diptera: Tephritidae) and its parasitoid species, *Aganaspis daci* Weld. (Hymenoptera: Eucoilidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 21(2): 137-142.
- Hurtrel B., Quilici S., Jeuffrault E., Manikom R., Georger S., Gourdon F.** (2000) Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata* : Bilan des opérations de deux années de lutte menées à La Réunion. *Phytoma*, 551: 18-21.
- Jacquard C., Virgilio M., David P., Quilici S., De Meyer M., Delatte H.** (2012) Population structure of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, in Reunion Island. *Biological Invasions*, 15 (4): 759-773.
- Kapoor V.C.** (1993) *Indian fruit flies (Insecta: Diptera: Tephritidae)*. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India.
- Katsoyannos B.I., Boller E.F., Remund U.** (1980) A simple olfactometer for the investigation of sex pheromones and other olfactory attractants in fruit flies and moths. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 90: 105-112.
- Knudsen J.T., Eriksson R., Gershenzon J., Stahl B.** (2006) Diversity and distribution of floral scent. *Botanical Review*, 72: 1-120.
- Light D.M., Jang E.B.** (1996) *Plant volatiles evoke and modulate tephritid behavior. In Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management*, ed. BA McPherson, GJ Steck, pp. 123–33. Delray Beach, FL: St. Lucie Press
- Ligonière A.** (2013) Attractivité de composés volatils de Cucurbitaceae pour *Bactrocera cucurbitae* femelle (Diptera : Tephritidae). La Réunion. Laboratoire d'Entomologie du CIRAD-FLHOR Réunion. Mémoire de maîtrise : 34 p.
- Maher A.A.**, (1957) On the bionomics on *Dacus ciliatus* Loew (Diptera : Trypanaeidae). *Bulletin de la Société d'Entomologie d'Egypte*, 41: 527-533.
- Miller J.R., Strickler K.L.** (1984) *Finding and accepting host plants*. In W.J. Bell & R.T. Cardé (eds.), *Chemical Ecology of Insects*, Chapman & Hall, London: 127-157.
- Mwatawala M., Maerere A., Makundi R., De Meyer M.** (2010) Incidence and host range of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) in Central Tanzania. *International Journal of Pest Management*, 56: 265-273.
- Nguyen Ngoc T.** (2000) Etude de la réponse des femelles de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) à différents types de stimuli olfactifs en tunnel de vol. La Réunion. Laboratoire d'Entomologie du CIRAD-FLHOR Réunion. Université de La Réunion. Mémoire de maîtrise: 25 p.
- ODEADOM** (2011) Modification du programme sectoriel Fruits légumes et horticole 2011-2013. FILIERE DIVERSIFICATION VEGETALE – Conseil d'administration du 23 au 27 mai 2011. 124pp.

- Orian A.J.E., Moutia I.A.** (1960) Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, 39: 142-150.
- Pichersky E., Gershenzon J.** (2002) The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 5: 237-243.
- Pointel J.G.**, (1964) Lutte contre les mouches des fruits. Rapport annuel I.R.A.T-Réunion: 76
- Poisot T., Canard E., Mouquet N., Hochberg M.E.** (2012a) A comparative study of ecological specialization estimators. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 537-544.
- Poisot T.** (2012b) L'ABC de la spécialisation: apparition, biodiversité, conservation. *Le Prisme à Idées* 4, 49-52
- Poisot T., Bever J.D., Nemri A., Thrall P.H., Hochberg M.E.** (2011) A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters*, 14: 841-851.
- Price P.W., Bouton C.E., Gross P., McPherson B.A., Thompson J.N., Weis A.E.** (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41-65.
- Prokopy R., Reissig W., Moericke V.** (1976) Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 20: 170-178.
- Prokopy R.** (1968) Sticky spheres for estimating apple maggot adult abundance. *Journal of Economic Entomology*, 61: 1082-1085.
- Quilici S., Franck A., Peppuy A., Dos Reis Correia E., Mouniama C., Blard F.** (2002) Comparative studies of courtship behavior of *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) in Reunion Island. *Florida Entomologist*, 85(1): 138-142.
- Quilici S., Jeuffrault E.** (2001) *Plantes-hôtes des mouches des fruits : Maurice, Réunion, Seychelles*. St André, La Réunion, France, PRMF/COI, Imp. Graphica, 227p.
- Robert P.C.** (1986) Les relations plantes-insectes phytophages chez les femelles pondueuses : le rôle des stimulus chimiques et physiques. Une mise au point bibliographique. *Agronomie* 6 (2): 127-142.
- Rousse P.** (2007) Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae. Université de La Réunion. Thèse de doctorat: 166 p.
- Ryckewaert P., Deguine J.P., Brévault T., Vayssières J.F.** (2010) Fruit flies (Diptera: Tephritidae) on vegetable crops in Reunion Island (Indian Ocean): state of knowledge, control, methods and prospects for management. *Fruits*, 65 (2): 113-130.
- Thompson J.N.** (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47: 3-14.
- Vayssières J.F.** (1999) Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera-Tephritidae) ravageurs des Cucurbitaceae à La Réunion, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Thèse de doctorat: 205 p.

Vayssières J.F., Rey J.Y., Traoré L. (2007), Distribution and host plants of *Bactrocera cucurbitae* in West and Central Africa. *Fruits*, 62: 391-396.

Vet L.E., Dicke M. (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37: 141-172.

Visser J.H. (1986) Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121-144.

White I.M., Elson-Harris M.M. (1992) *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB International, Wallingford, U-K.

Xue H.W., Wu W.J. (2013) Preferences of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) to different colors: a quantitative investigation using virtual wavelength. *Acta Entomologica Sinica*, 56: 161-166.

Yu S.J. (1984) Interactions of allelochemicals with detoxication enzymes of insecticidesusceptible and resistant fall armyworms. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 22: 60-68.

SITOGRAFIE

Chambre d'agriculture de La Réunion. <http://www.reunion.chambagri.fr/> (page visitée le 05/05/2014)

Annexe I : Gamme de fruits hôtes des mouches des fruits nuisibles à La Réunion

(Source : Quilici S. et Jeuffrault E. (2001) *Plantes-hôtes des mouches des fruits : Maurice, Réunion, Seychelles*. PRMF/COI, Imp. Graphica, St André ; Duyck et al., 2008))







Nom botanique	Nom commun	<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitis rosa</i>	<i>Ceratitis capitata</i>	<i>Ceratitis catoirii</i>	<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezi</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
<i>Anacardium occidentale</i>	Anacardier		*						
<i>Mangifera indica</i>	Manguier		***	**					***
<i>Spondias cytherea</i>	Evi, Fruit de Cythère								
<i>Annona cherimola</i>	Cherimolia			***					
<i>Annona muricata</i>	Corossol		**						
<i>Annona reticulata</i>	Coeur de boeuf		***						***
<i>Annona squamosa</i>	Grand Corossolier		**						
<i>Cananga odorata</i>	Ylang-Ylang		***	***					
<i>Carissa carandas</i>	Mahakaranda		*	***					
<i>Carissa macrocarpa</i>	Prunier du Natal			**					
<i>Thevetia peruviana</i>	Thevetia			***					
<i>Ehretia cymosa</i>	Bois malgache		***	***					
<i>Cereus peruvianus</i>	Cierge du Pérou		*						
<i>Hylocereus undatus</i>	Pitahaya		*						
<i>Opuntia ficus-indica</i>	Figuier de Barbarie		*						
<i>Carica cauliflora</i>	Papaye de montagne		*						
<i>Carica papaya</i>	Papayer		**						
<i>Chrysobalanus icaco</i>	Icaquier, Icaquo								
<i>Terminalia catappa</i>	Badamier		***	***	**				***
<i>Citrullus colocynthis</i>	Coloquinte					***		*	
<i>Citrullus lanatus</i>	Pastèque					**	*	***	
<i>Coccinia grandis</i>	Calebasse-lierre					*	*	***	
<i>Cucumis anguria</i>	Concombre sauvage					*	*	***	

Nom botanique	Nom commun	<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitis rosa</i>	<i>Ceratitis capitata</i>	<i>Ceratitis catoirii</i>	<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezi</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
<i>Cucumis melo</i>	Melon					***	**	***	
<i>Cucumis sativus</i>	Concombre	(*)				***	**	***	
<i>Cucurbita maxima</i>	Potiron					**	**	***	
<i>Cucurbita pedata</i>	Margose lisse					***	**	***	
<i>Cucurbita pepo</i>	Citrouille, Courgette					***	**	***	
<i>Lagenaria leucaritha</i>	Calebasse					***	***	**	
<i>Lagenaria sphaerica</i>	Calebasse sauvage					*	*	***	
<i>Luffa acutangula</i>	Pipangaille						**	***	
<i>Luffa cylindrica</i>	Pipangaille lisse							***	
<i>Momordica charantia</i>	Margose					*	*	***	
<i>Sechium edule</i>	Chouchou, chayotte					***	**	***	
<i>Trichosanthes cucumerina</i>	Patole					**		***	
<i>Diospyros kaki</i>	Kaki		**						
<i>Phyllanthus acidus</i>	Bilimbelle		*						
<i>Dovyalis hebecarpa</i>	Salicace		**	**					
<i>Flacourtia indica</i>	Prunier malgache		***	***					
<i>Scaevola taccada</i>	Veloutier vert			**					
<i>Calophyllum tacamahaca</i>	Takamaka		**	**					
<i>Garcinia mangostama.</i>	Mangoustan		(*)						
<i>Cinnamomum verum</i>	Cannelier								
<i>Persea americana</i>	Avocatier		*						***
<i>Sandoricum koetjape</i>	Santol			**					
<i>Inga laurina</i>	Arbre à Miel		***						
<i>Pithecelobium dulce</i>	Tamarin de l'Inde		***	***					
<i>Ficus carica</i>	Figuier		**						
<i>Musa spp Colla</i>	Bananier		*						
<i>Eugenia brasiliensis</i>	Cerise du Brésil								







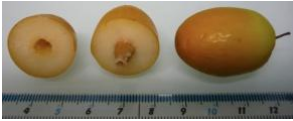
Nom botanique	Nom commun	<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitidis rosa</i>	<i>Ceratitidis capitata</i>	<i>Ceratitidis catoirii</i>	<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezi</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
<i>Eugenia uniflora</i>	Cerisier de Cayenne	***	***						
<i>Feijoa sellowiana</i>	Feijoa	***	*						
<i>Psidium araca.</i>	Goyave	***							
<i>Psidium cattleianum</i>	Goyavier fraise, Goyavier de Chine	***	*		*				***
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	Coronille	***	***						
<i>Psidium guajava</i>	Goyavier	***	**		*				***
<i>Syzygium cumini</i>	Jamblong	*	*						
<i>Syzygium jambos</i>	Jamrosat	***			*				***
<i>Syzygium malaccense</i>	Jambos	**	*						
<i>Syzygium samarangense</i>	Jamalac	***	***						*
<i>Averrhoa bilimbi</i>	Bilimbi, Bilimbi long	*	*						
<i>Averrhoa carambola</i>	Carambolier	*	**						
<i>Passiflora edulis</i>	Fruit de la passion			**				(*)	
<i>Passiflora molissima</i>	Curuba								
<i>Passiflora suberosa</i>	Grain d'encre			***					
<i>Coccoloba uvifera</i>	Raisin de mer	*	**						
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Jujubier								***
<i>Cydonia vulgaris</i>	Cognassier	*							
<i>Eriobotrya japonica</i>	Néflier du Japon	***	**						*
<i>Malus communis.</i>	Pommier	**							*
<i>Prunus armeniaca</i>	Abricotier	***							
<i>Prunus domestica</i>	Prunier	***							
<i>Prunus persica</i>	Pêcher, Nectarinier	***	**						*
<i>Pyrus communis</i>	Poirier	***							
<i>Coffea arabica</i>	Caféier	***	***						
<i>Citrus aurantium</i>	Bigaradier			**					

Nom botanique	Nom commun	<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitidis rosa</i>	<i>Ceratitidis capitata</i>	<i>Ceratitidis catoirii</i>	<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezi</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
<i>Citrus limon</i>	Citronnier			(*)					
<i>Citrus reticulata</i>	Mandarinier		**	***					***
<i>Citrus sinensis</i>	Oranger		**	**					
<i>Citrus x paradisi</i>	Pamplemousse		**						
<i>Murraya paniculata</i>	Rameaux, Buis		*	***					
<i>Dimocarpus longan.</i>	Longani		*						
<i>Litchi chinensis</i>	Litchi, Letchi		*						
<i>Chrysophyllum cainito</i>	Caïmitier		***	***					
<i>Chrysophyllum carpussum</i>	Chrysophyllum		***	***					
<i>Manilkara zapota</i>	Sapotillier		***	***					
<i>Mimusops elengi</i>	Elengi, Coing de Chine		*	***					*
<i>Richardella campechiana</i>	Canistel		**	***					
<i>Synsepalum dulcificum</i>	Syncepalum		*	***					
<i>Capsicum annuum</i>	Poivron	***		**					
<i>Capsicum frutescens</i>	Piment	**		***					
<i>Cyphomandra betacea</i>	Tomate arbuste	**							
<i>Lycopersicum esculentum</i>	Tomate	***						(*)	
<i>Solanum macranthum</i>	Bringellier mange tout	(*)							
<i>Solanum macrocarpon</i>	Bringellier marron			*					
<i>Solanum mauritianum.</i>	Bringellier, Morelle auriculée	***	***	*					
<i>Solanum melongena</i>	Aubergine	**							
<i>Solanum nigrum</i>	Morelle, Morelle noire	**							
<i>Solanum torvum</i>	Anguive	*							
<i>Theobroma cacao</i>	Cacaoyer, Cacao		**						
<i>Vitis vinifera</i>	Vigne, Raisin			**					

Annexe II : Caractéristiques des fruits utilisés en test « Attractivité de l'hôte à distance » et test « Acceptation de l'hôte »

Nom botanique	Famille	Nom commun	Stade phénologique	Description	Variété	Photographie
<i>Annona reticulata</i>	Annonaceae	Cœur boeuf	Mature	Peau rouge clair. Chair blanche. Forme de cœur. L=12cm, l=8cm		
<i>Annona squamosa</i>	Annonaceae	Grand corossolier	Mature	Peau verte/marron écailleuse. Fruit mou, plutôt sphérique. Chair blanche. Rayon=3cm		
<i>Carica papaya</i>	Caricaceae	Papaye	mature	Forme cylindrique, peau lisse verte/orangée. Chair orange L=25cm, l=6cm	Columbo	
<i>Citrus paradisi</i>	Rutaceae	Pamplemousse	mature	Peau grumeleuse verte/jaune. Exocarpe très épais (2cm). Chair rouge. Forme arrondie. Rayon=12,5cm		
<i>Citrus reticulata x Citrus sinensis</i>	Rutaceae	Tangor	mature	Peau orange grumeleuse. Forme sphérique, aplatie. Chair orange. L=6cm, l=4cm		
<i>Coffea arabica</i> var. <i>laurina</i>	Rubiaceae	Café	mature	Peau rouge et lisse. Forme ovale. Chair rouge. L=2cm, l=1cm	Bourbon pointu	

Nom botanique	Famille	Nom commun	Stade phénologique	Description	Variété	Photographie
<i>Cucumis melo</i>	Cucurbitaceae	Melon	jeune	Peau et chair vert clair. Forme sphérique. R = 5cm	Melon d'Espagne	
<i>Cucurbiata pepo</i>	Cucurbitaceae	Courgette	intermédiaire	Peau verte foncée, lisse, chair verte claire L=15cm, l=4cm		
<i>Cyphomandra betacea</i>	Solanaceae	Tomate arbuste	mature	Peau rouge/violette. Forme ovale. Chair orange. L=6cm, l=3,5cm		
<i>Eriobotrya japonica</i>	Rosaceae	Bibasse	mature	Peau et chair orange, forme « poire ». L=5cm, l=4cm		
<i>Hylocereus undatus</i>	Cactaceae	Pitaya rouge	mature	Fruit rond. Peau fushia lisse, recouverte de "languettes". Chair violette. L=8cm, l=8cm		
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	Mangue	mature	Peau à fond jaune, lisse, tachetée de brun, chair jaune orangée fruit ovale L=10cm, l=8cm	José	
<i>Persea americana</i>	Lauraceae	Avocat	mature	Peau violette/marron. Forme ovale. Chair verte. L=10cm, l=8cm		

Nom botanique	Famille	Nom commun	Stade phénologique	Description	Variété	Photographie
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae	Goyavier de Chine	mature	Forme circulaire, peau rouge et lisse. Chair blanc rosé L=2cm, l=2cm		
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	Goyave blanche	mature	Peau jaune et lisse. Forme ronde. Chair blanche. Rayon=3,5cm		
<i>Sechium edule</i>	Cucurbitaceae	Chouchou	jeune	Peau et chair verte claire. Peau lisse L=5cm, l=3,5cm		
<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae	Tomate	jeune	Forme ovale, peau et chair vert claire. Peau lisse L=6cm, l=4cm	SD7003	
<i>Solanum melongena</i>	Solanaceae	Aubergine	intermédiaire	peau lisse et violette. Chair vert clair/jaune. L=15cm, l=5cm		
<i>Terminalia catappa</i>	Combretaceae	Badamier	mature	Peau jaune et râpeuse, chair blanc rosé L=5cm, l=4cm		
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	Jujube	mature	Peau marron/jaune lisse. Forme ovale. Chair blanche. L=2,5cm, l=1,5cm		

Annexe III : Composés volatils des fruits utilisés

Espèce	Famille	Organe étudié	Composés majoritaires	Références
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	Fruit	δ -3-carene limonene terpinolene α -phellandrene	(Pino <i>et al.</i> , 2005)
<i>Sechium edule</i>	Cucurbitaceae	Fruit	octadeca-9,12-dienoic acid (16.4%), docosane (10.9%), oct-1-en-3-ol (10.4%) and (Z)-hex-3-en-1-ol (10.1%)	(MacLeod, 1990)
<i>Cucurbiata pepo</i>	Cucurbitaceae	Fleur	1,4-diméthoxybenzène	(Granero <i>et al.</i> , 2004)
		Pulpe	hexanal 2-hexanal <i>cis</i> -hex-3-én-1-ol	(Parliment <i>et al.</i> , 1981)
<i>Terminalia catappa</i>	Combretaceae	Feuille	ethyl acetate, 6,10,14-trimethyl-2-pentadecanone and phytol	(Maua <i>et al.</i> , 2003)
<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae	-	-	-
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae		ethanol, α -pinene, (Z)-3-hexenol, (E)- β -caryophyllene, and hexadecanoic acid	(Pino <i>et al.</i> , 2001)
<i>Carica papaya</i>	Caricaceae	Fruit	methyl butanoate, ethyl butanoate, 3-methyl-1-butanol and 1-butanol	(Pino <i>et al.</i> , 2003b)
<i>Hylocereus megalanthus</i>	Cactaceae	Fruit	hexanal (5.1 %) and d-cadinene (4.7 %)	(Célis <i>et al.</i> , 2012)
<i>Solanum melongena</i>	Solanaceae	-	-	-

<i>Citrus paradisi</i>	Rutaceae	Ecorce	limonene (91.1%), α -terpinene (1.3%), and α -pinene (0.5%)	(Njoroge <i>et al.</i> , 2005)
		Jus	ethyl butanoate, p-1-menthene-8-thiol, (Z)-3-hexenal, 4,5-epoxy-(E)-2-decenal, 4-mercapto-4-methylpentane-2-one, 1-heptene-3-one, and wine lactone	(Buettner & Schieberle, 1999)
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	Fruit	Z-3-hexenyl acetate, E-3-hexenyl acetate, sesquiterpenes caryophyllene, α -humulene, β -bisabolene	(Soaresa <i>et al.</i> , 2005)
<i>Annona reticulata</i>	Annonaceae	Fruit	α -pinene, β -pinene, myrcene, limonene, terpinen-4-ol, and germacrene D	(Pino <i>et al.</i> , 2003a)
<i>Annona squamosa</i>	Annonaceae	Fruit	α -pinene (25.3%), sabinene (22.7%) and limonene (10.1%)	(Andradea <i>et al.</i> , 2001)
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	-	-	-
<i>Citrus reticulata</i> x <i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae	-	-	-
<i>Coffea arabica</i> var. <i>laurina</i>	Rubiaceae	-	-	-
<i>Persea americana</i>	Lauraceae	Fruit (variété Hass)	(E)-nerolidol, β -caryophyllene, β -pinene, trans- α -bergamotene and β -bisabolene	(Pino <i>et al.</i> , 2000)

<i>Cyphomandra betacea</i>	Solanaceae	Fruit	methyl hexanoate, (E)-hex-2-enal, (Z)-hex-3-en-1-ol, eugenol and 4-allyl-2,6-dimethoxyphenol	(Torrado <i>et al.</i> , 2006)
<i>Eriobotrya japonica</i>	Rosaceae	Fruit	phenyl ethyl alcohol, 3-hydroxy-2-butanone, phenylacetaldehyde et hexen-1-ols	(Shaw & Wilson, 1982)

Andrade E., Zoghbi M., Maia J., Fabricius H., Marx, F. (2001) Chemical characterization of the fruit of *Annona squamosa* L. occurring in the Amazon. *Journal of Food Composition and Analysis*, 14 (2): 227-232.

Buettner A., Schieberle P. (1999) Characterization of the most odor-active volatiles in fresh, hand-squeezed juice of grapefruit (*Citrus paradisi* Macfayden). *Journal of Agricultural Food Chemistry*, 47 (12): 5189-5193.

Célis C.Q., Gil D.E., Pino J.A. (2012) Characterization of odor-active compounds in yellow pitaya (*Hylocereus megalanthus* (Haw.) Britton et Rose). *Revista CENIC Ciencias Químicas*, Vol. 43-1.

MacLeod G. (1990) Volatile components of chayote. *Phytochemistry*, 29: 1197-1200.

Maua J.L., Koa P.T., Chyaub C.C. (2003) Aroma characterization and antioxidant activity of supercritical carbon dioxide extracts from *Terminalia catappa* leaves. *Food Research International*, 36: 97-104.

Granero M., González A., Frenich G, Sanz G., Vidal M. (2004) Single step determination of fragrances in Cucurbita flowers by coupling headspace solid-phase microextraction low-pressure gas chromatography-tandem mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 1045: 173-179.

Njoroge S.M., Koaze H., Karanja P.N., Sawamura M. (2005) Volatile constituents of redblush grapefruit (*Citrus paradisi*) and pummelo (*Citrus grandis*) peel essential oils from Kenya. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (25): 9790-9794.

Parliment T.H., Kolor M.G., Rizzo D.J., Herzing-Giordano D. (1981) Volatile constituents of pumpkins. Quality of selected fruits and vegetables of North America: based on a symposium sponsored by the Division of Agricultural and Food Chemistry at the second Chemical Congress of the North American Continent (180th ACS National Meeting), Las Vegas, Nevada.

Pino J.A., Rosado A., Agüero J. (2000) Volatile components of avocado (*Persea americana* Mill.) fruits. *Journal of Essential Oil Research*, 12: 377-378.

Pino J.A., Marbot R., Vázquez C. (2001) Characterization of volatiles in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49 (12): 5883-5887.

Pino J.A., Marbot R., Fuentes R. (2003a) Characterization of volatiles in bullock's heart (*Annona reticulata* L.) fruit cultivars from Cuba. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51 (13): 3836-3839.

Pino J.A., Almora K., Marbot R. (2003b) Volatile components of papaya (*Carica papaya* L., Maradol variety) fruit. *Flavour and Fragrance Journal*, 18 (6): 492-496.

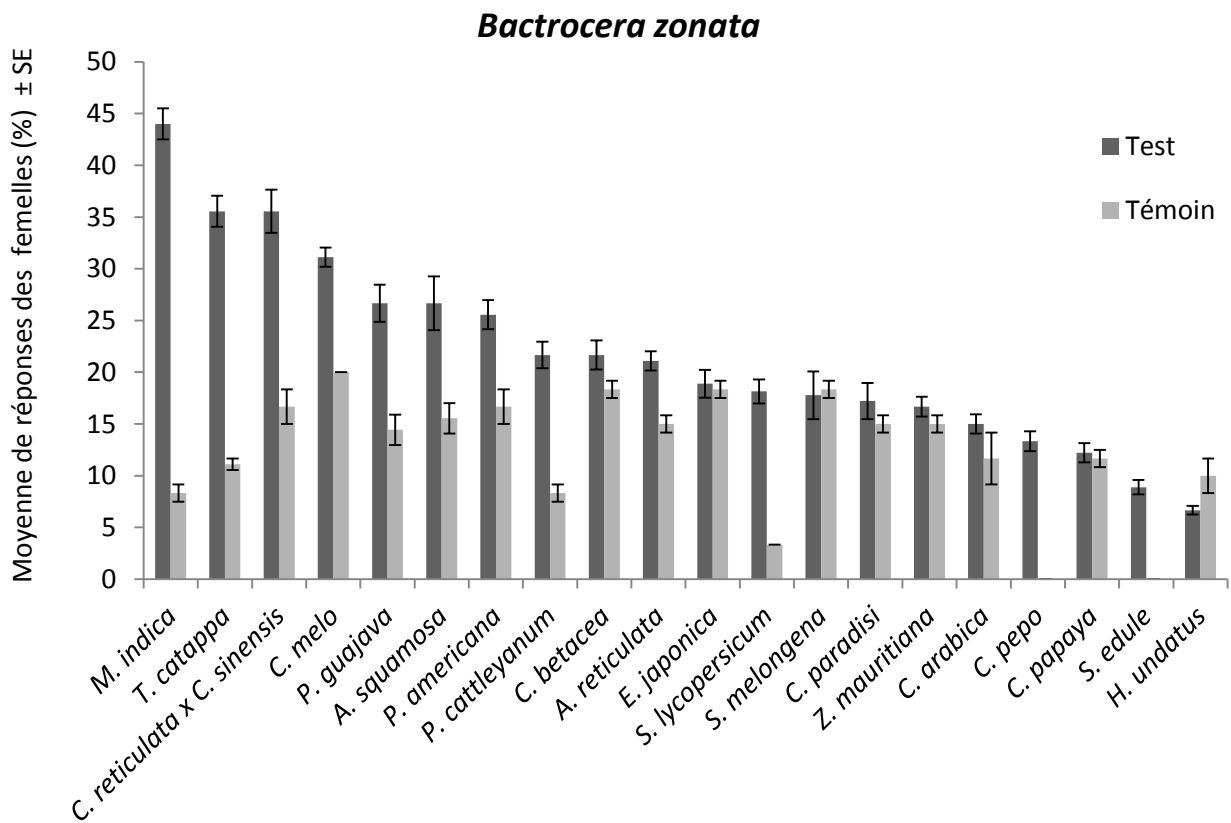
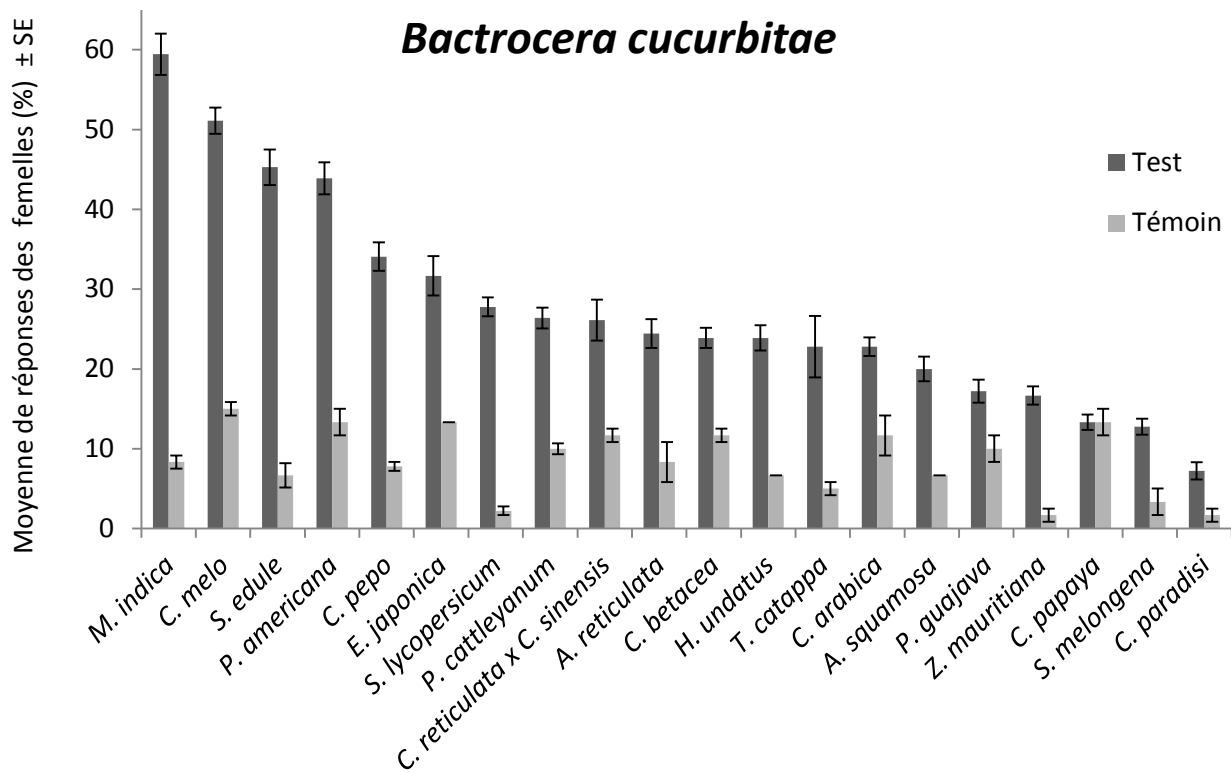
Pino J.A., Mesa J., Muñoz Y., Martí M.P., Marbot R. (2005) Volatile components from mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (6): 2213-2223.

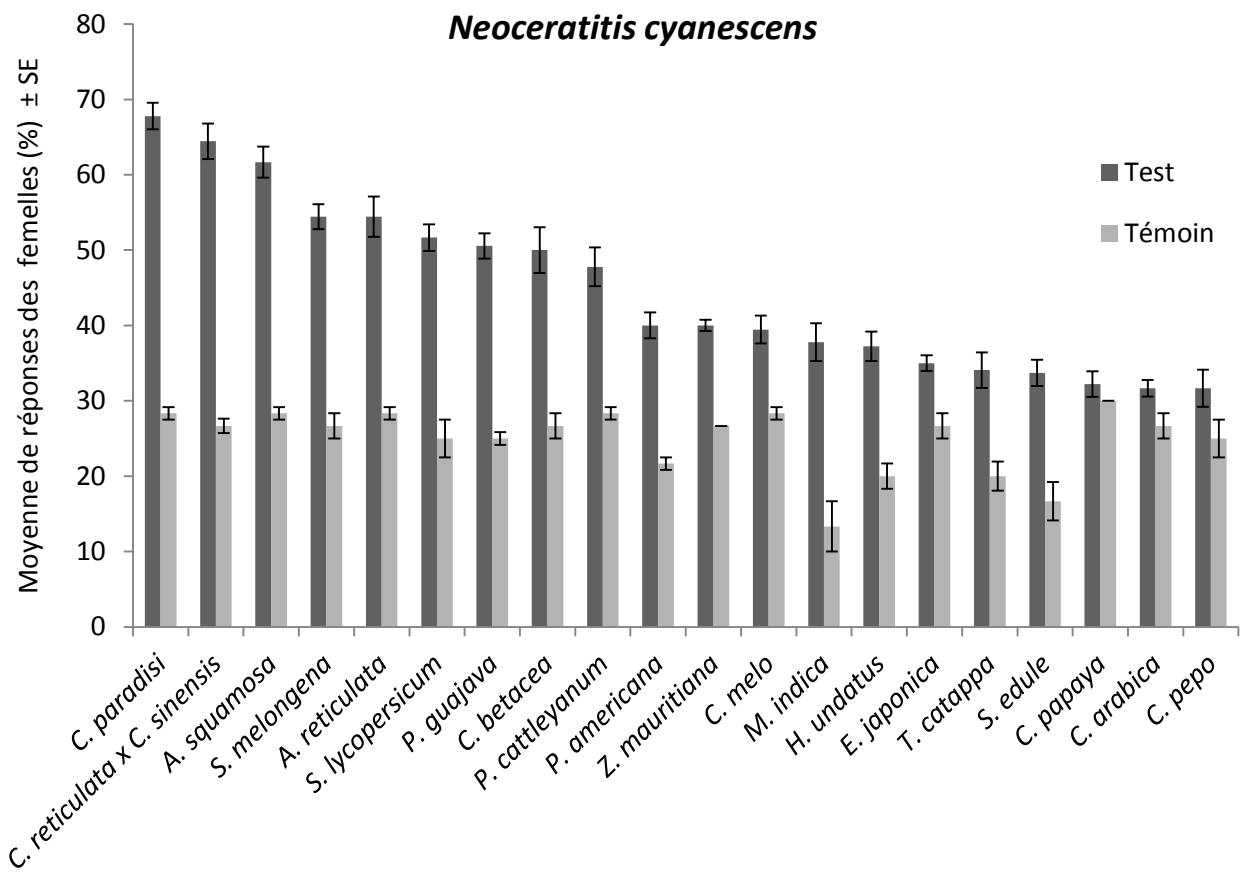
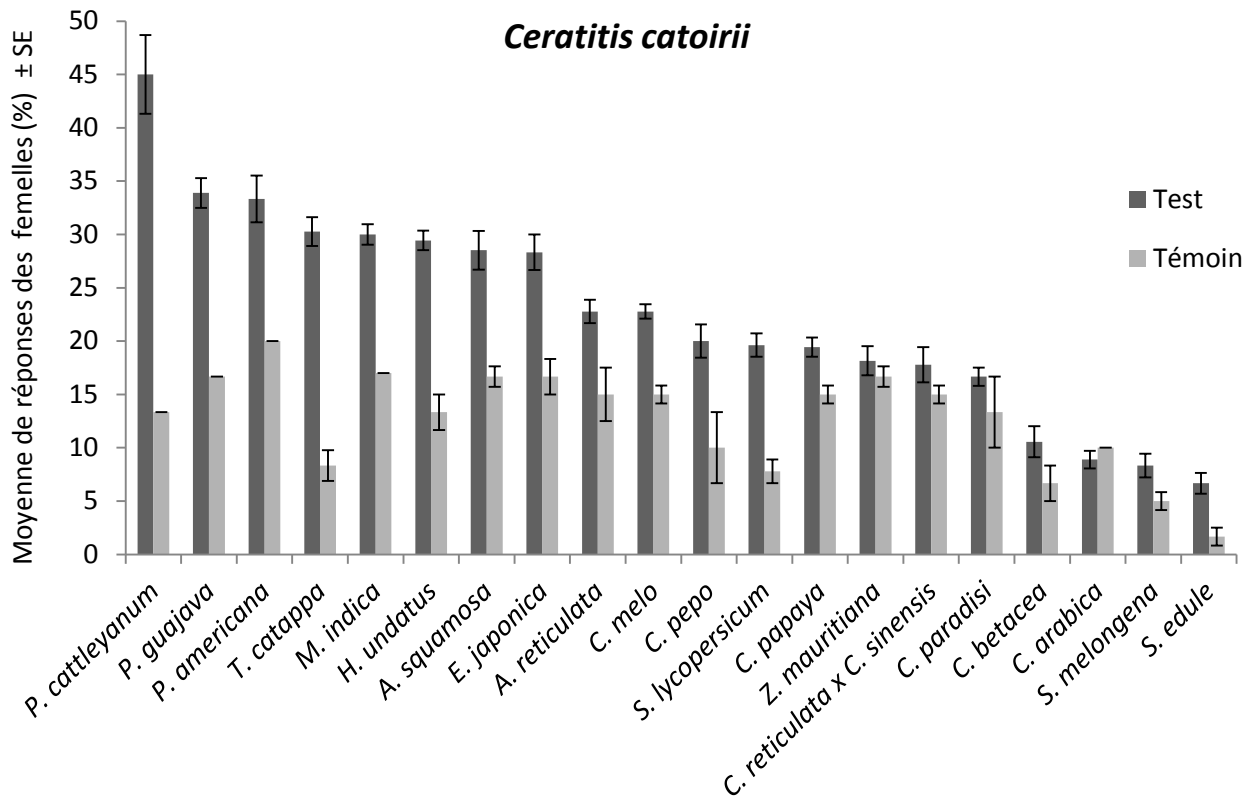
Shaw P.E., Wilson C.W. (1982) Volatile constituents of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruit. *Journal of Food Science*, 47: 1743–1744.

Soares F.D., Pereira T., Marques M., Monteiro A.R. (2005) Volatile and non-volatile chemical composition of the white guava fruit (*Psidium guajava*) at different stages of maturity. *Food chemistry*, 100: 15-21.

Torrado A., Suárez M., Duque C., Krajewski D., Neugebauer W., Schreier P. (2006) Volatile constituents from tamarillo (*Cyphomandra betacea* Sendtn.) fruit. *Flavour and Fragrance Journal*, 10 (6) : 349-354.

Annexe IV : Moyenne des réponses au test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance »

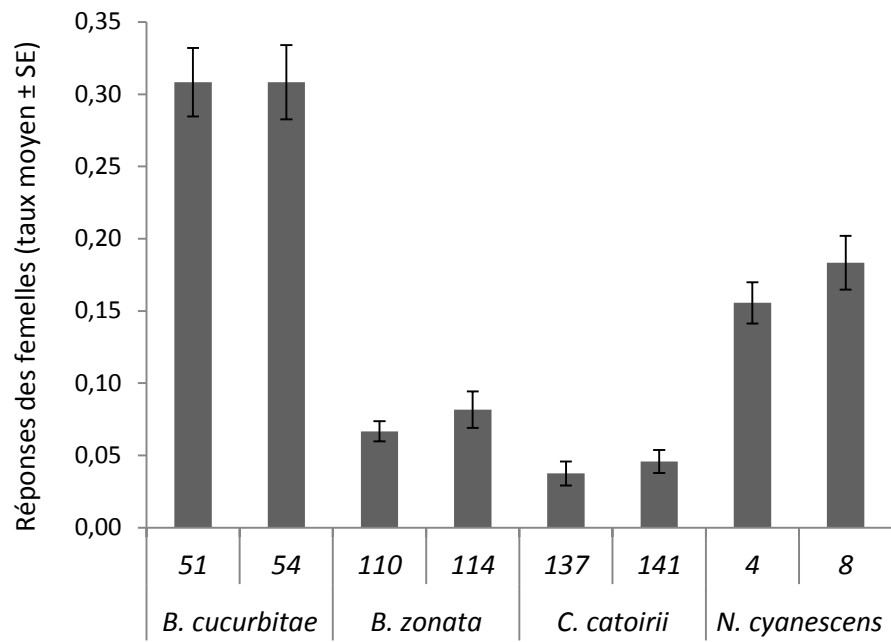




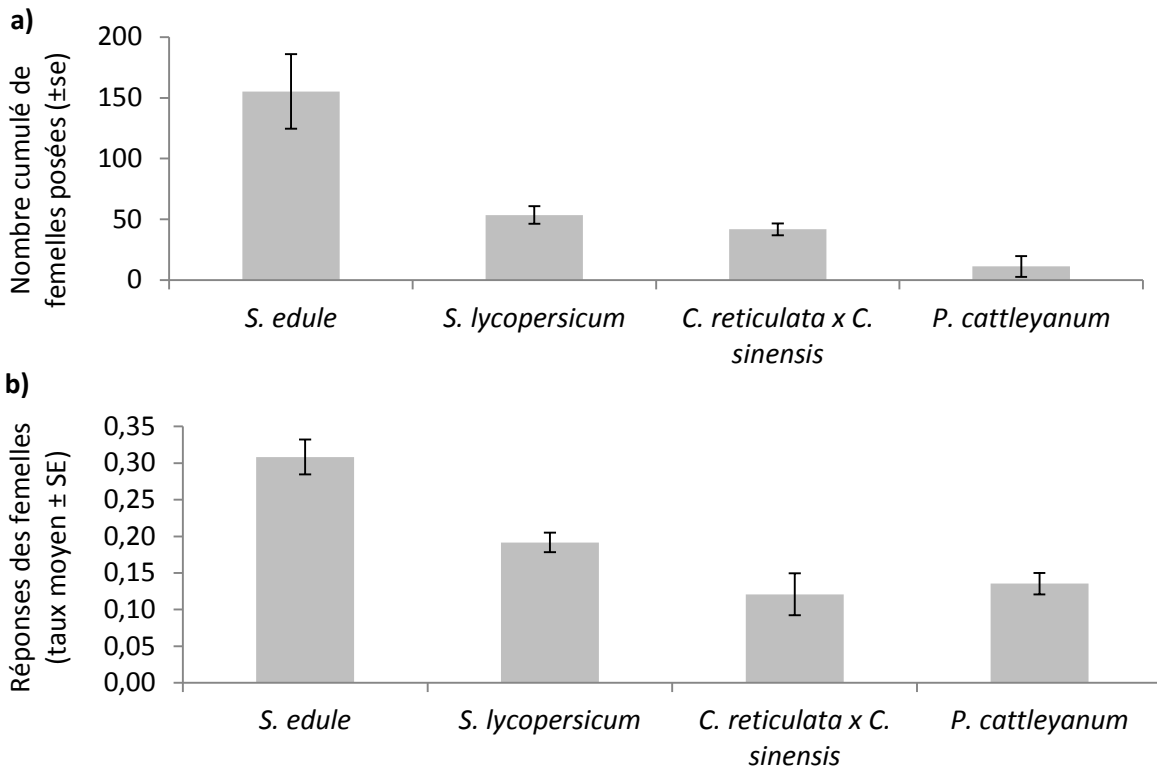
Annexe V: Résultat du test GLM pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé avec erreur binomiale en fonction du traitement (fruit présent ou témoin) pour analyser le taux de femelles entrées lors du test « Evaluation de l'attractivité des fruits à distance » ($P < 0.05$: test significatif ('***' '**' '*'), $P > 0.05$: test non significatif ('.', '''))

Espèce de fruit	<i>B. cucurbitae</i>	<i>B. zonata</i>	<i>C. catoirii</i>	<i>N. cyanescens</i>
<i>A. reticulata</i>	**			***
<i>A. squamosa</i>	**	*	*	***
<i>C. arabica</i>	.			
<i>C. betacea</i>	*			**
<i>C. melo</i>	***	.		
<i>C. papaya</i>				
<i>C. paradisi</i>	.			***
<i>C. pepo</i>	***	***	.	
<i>C. reticulata x C. sinensis</i>	*	**		***
<i>E. japonica</i>	**		.	
<i>H. undatus</i>	**		**	*
<i>M. indica</i>	***	***	*	***
<i>P. americana</i>	***		*	**
<i>P. cattleyanum</i>	***	*	***	**
<i>P. guajava</i>		*	**	***
<i>S. edule</i>	***	**	.	**
<i>S. lycopersicum</i>	***	***	**	***
<i>S. melongena</i>	*			***
<i>T. catappa</i>	***	***	***	**
<i>Z. mauritiana</i>	***			.

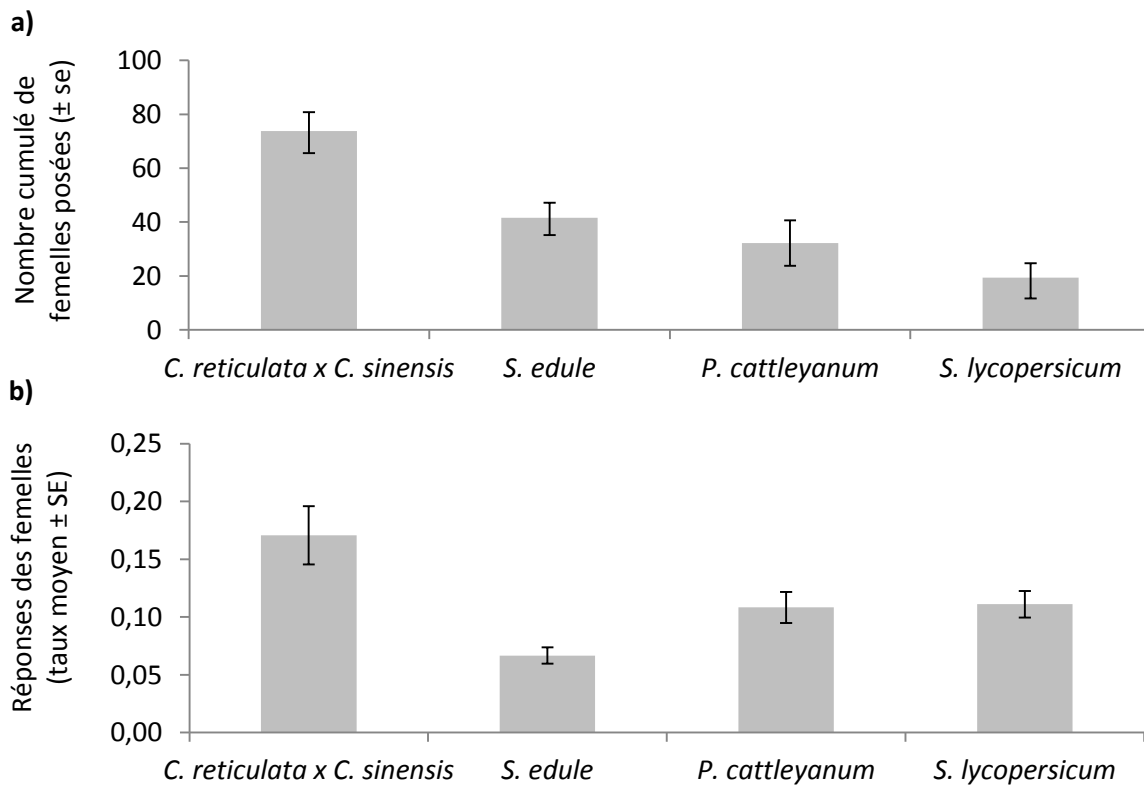
Annexe VI : Influence de la génération des souches de mouches utilisées sur la réponse à l'attractivité au chou chou



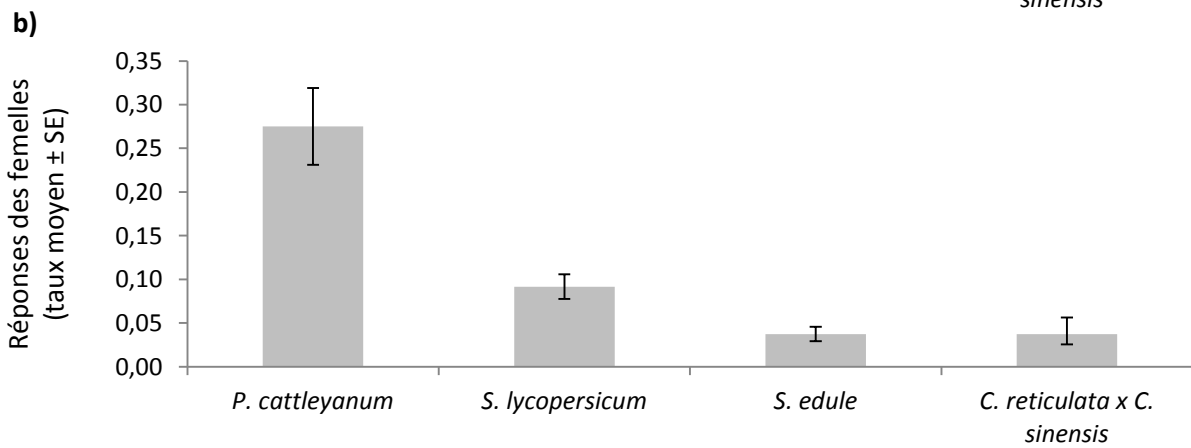
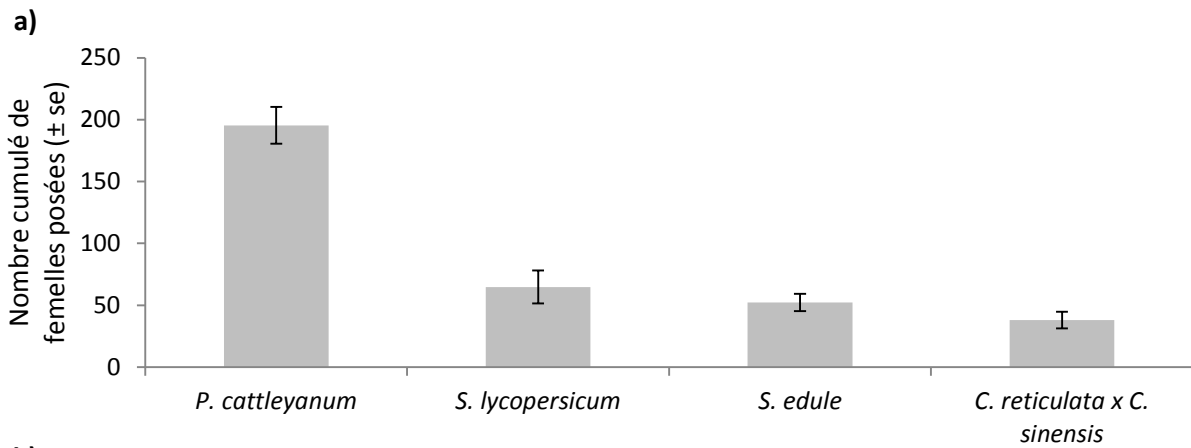
Annexe VII: Comparaison de l'attractivité de 4 fruits hôtes en situation de choix et de non choix



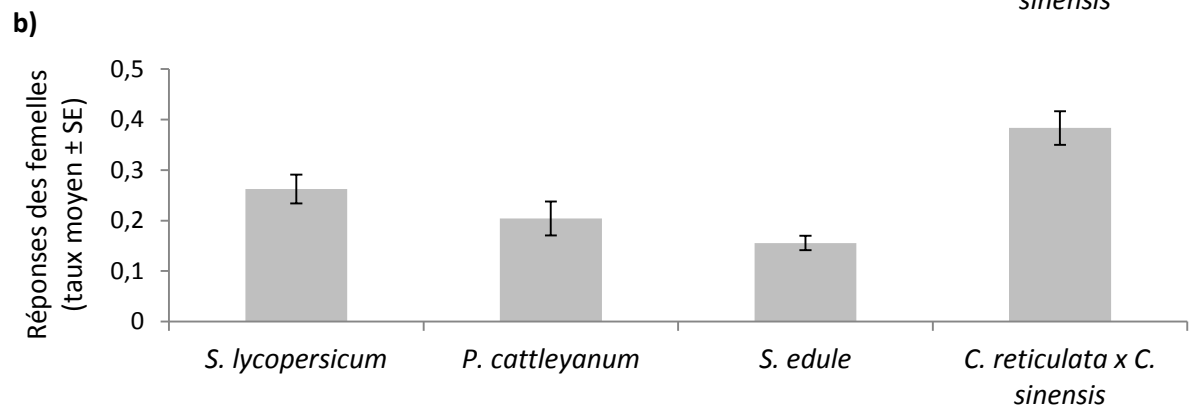
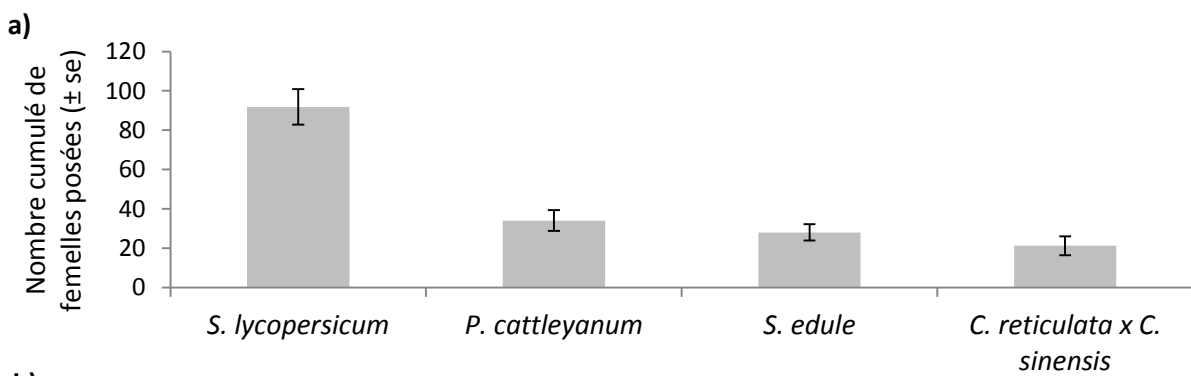
Attractivité relative de *B. cucurbitae* pour 4 fruits en situation de choix (a) et de non-choix (b)



Attractivité relative de *B. zonata* pour 4 fruits en situation de choix (a) et de non-choix (b)



Attractivité relative de *C. catovirii* pour 4 fruits en situation de choix (a) et de non-choix (b)

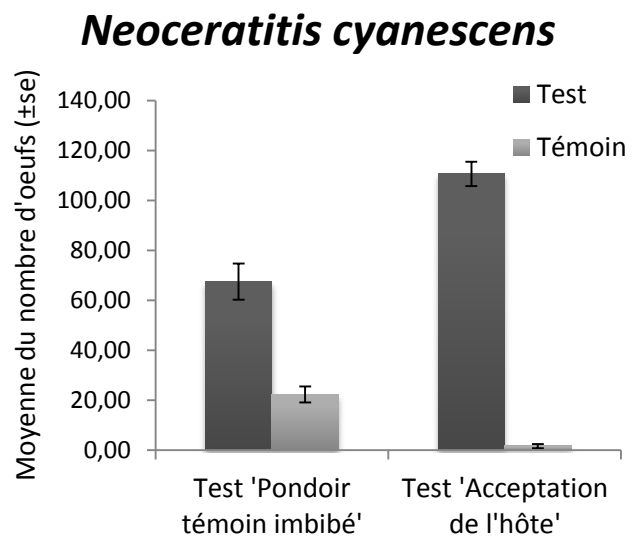
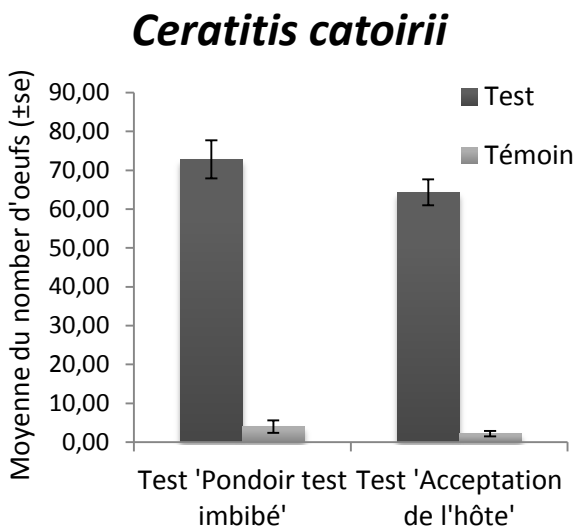
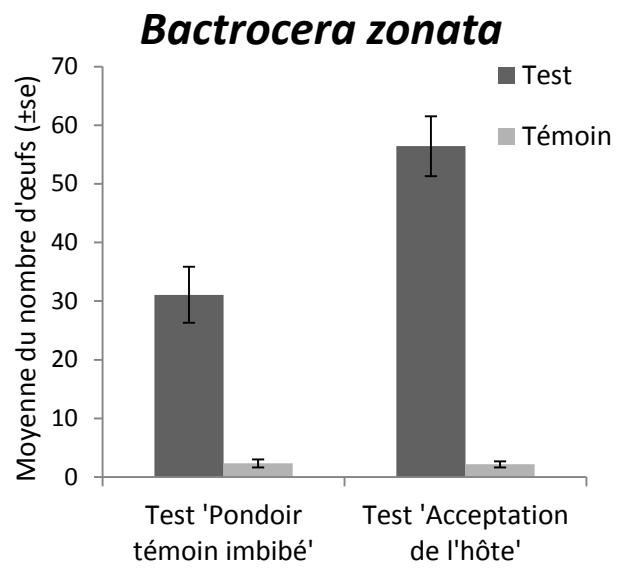
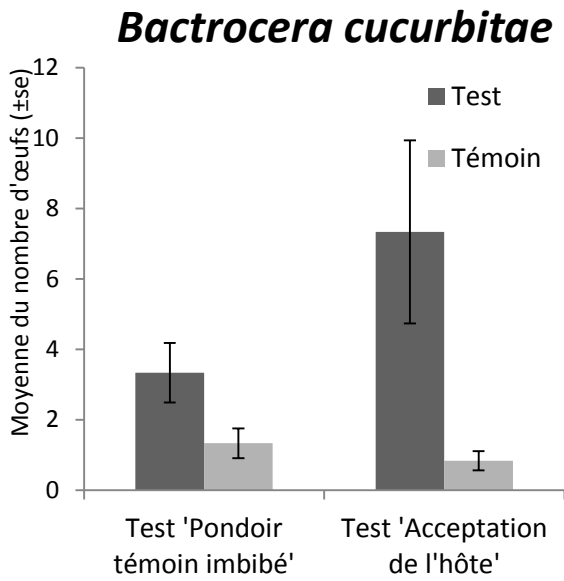


Attractivité relative de *N. cyanescens* pour 4 fruits en situation de choix (a) et de non-choix (b)

Annexe VIII : Résultat du test GLM pour chaque espèce de Tephritidae, et chaque fruit testé avec erreur binomiale en fonction du traitement (fruit présent ou témoin) pour analyser le taux d'œufs pondus du test « Evaluation de l'acceptation de l'hôte » (P<0.05 : test significatif ('***' '**' '*'), P>0.05 : test non significatif ('.', ''))

Espèce de fruit	<i>B. cucurbitae</i>	<i>B. zonata</i>	<i>C. catoirii</i>	<i>N. cyanescens</i>
<i>A. reticulata</i>		***	***	***
<i>A. squamosa</i>	***	***	***	***
<i>C. arabica</i>	***	***	***	***
<i>C. betacea</i>	***	***	***	***
<i>C. melo</i>		***	***	***
<i>C. papaya</i>	***	***	***	***
<i>C. paradisi</i>	*	***	***	***
<i>C. pepo</i>	***	***	***	***
<i>C. reticulata x C. sinensis</i>		***	***	***
<i>E. japonica</i>	.	***	***	***
<i>H. undatus</i>		***	***	***
<i>P. americana</i>	***	***	***	***
<i>P. cattleianum</i>	***	***	***	***
<i>P. guajava</i>		***	***	***
<i>S. edule</i>		***	***	***
<i>S. lycopersicum</i>		***	***	***
<i>S. melongena</i>	*	***	***	***
<i>T. catappa</i>	***	***	***	***
<i>Z. mauritiana</i>	***	***	***	***

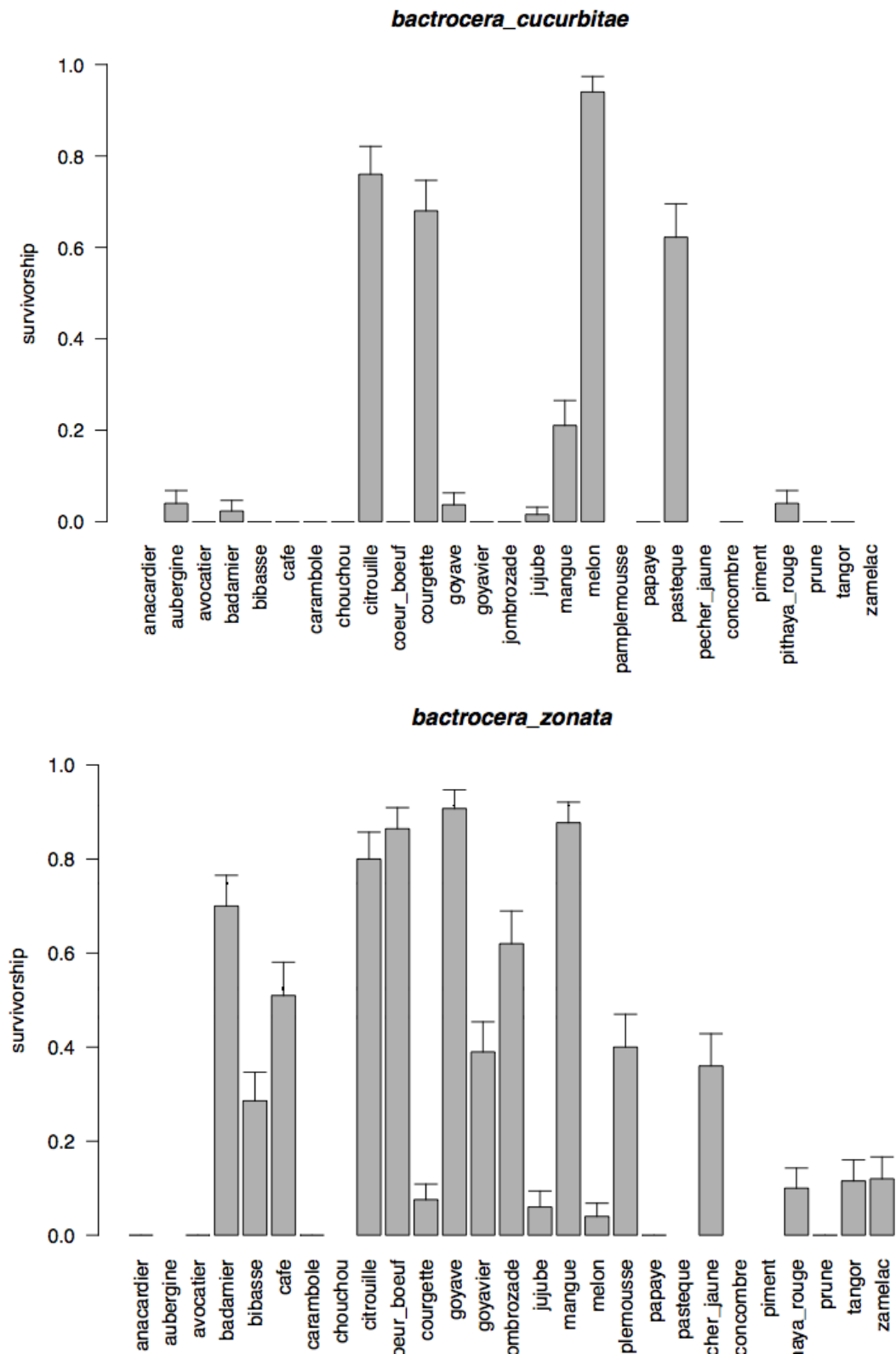
Annexe IX: Effet de l'humidité dans les pondoirs sur la prise de décision de ponte

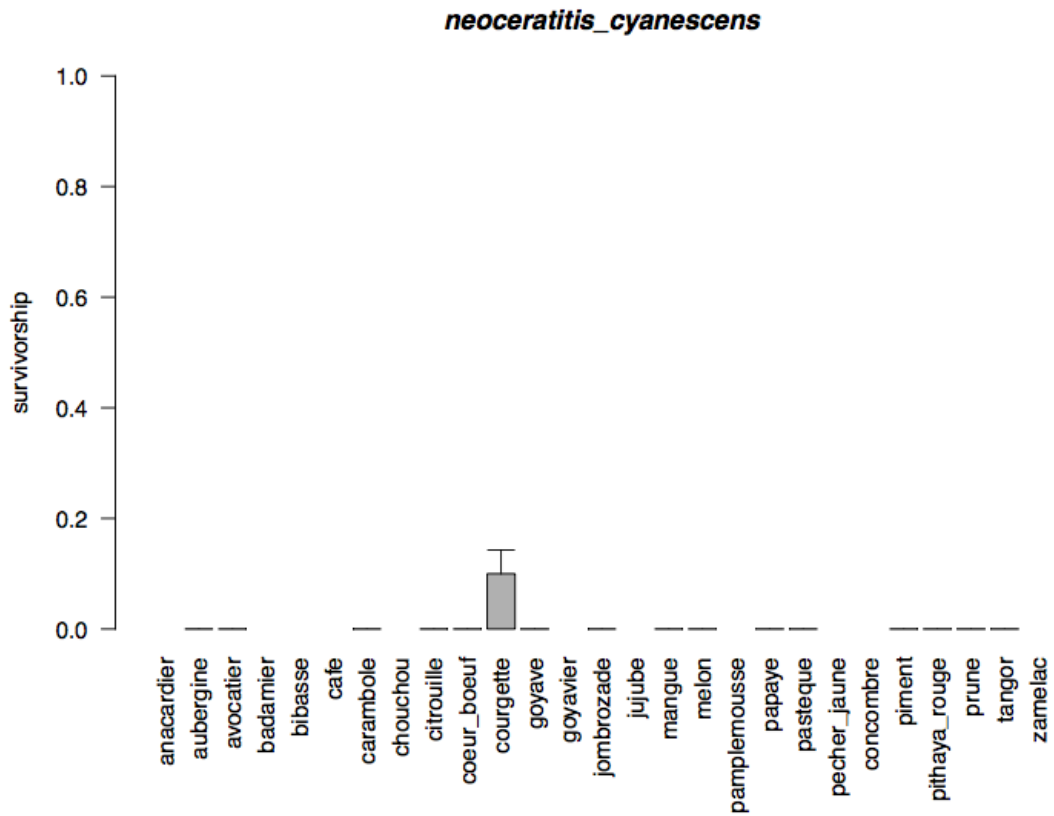
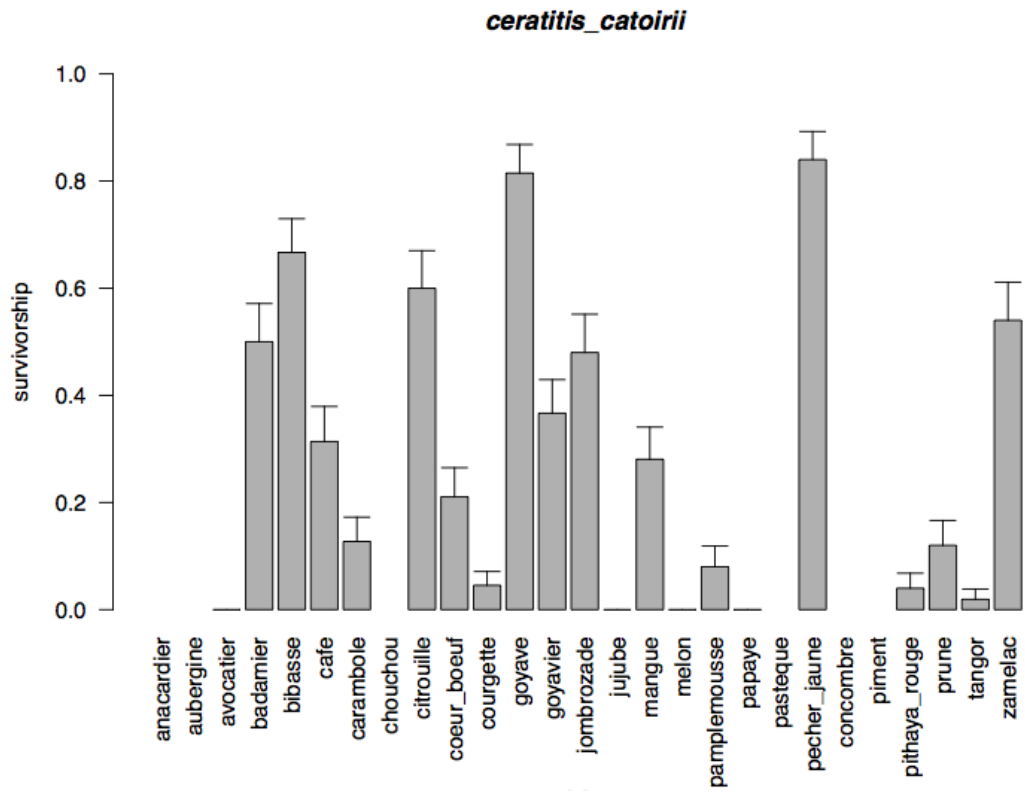


Annexe X: Données sur les performances larvaires (survie, poids pupal et temps de développement sur une large gamme de fruits hôtes)

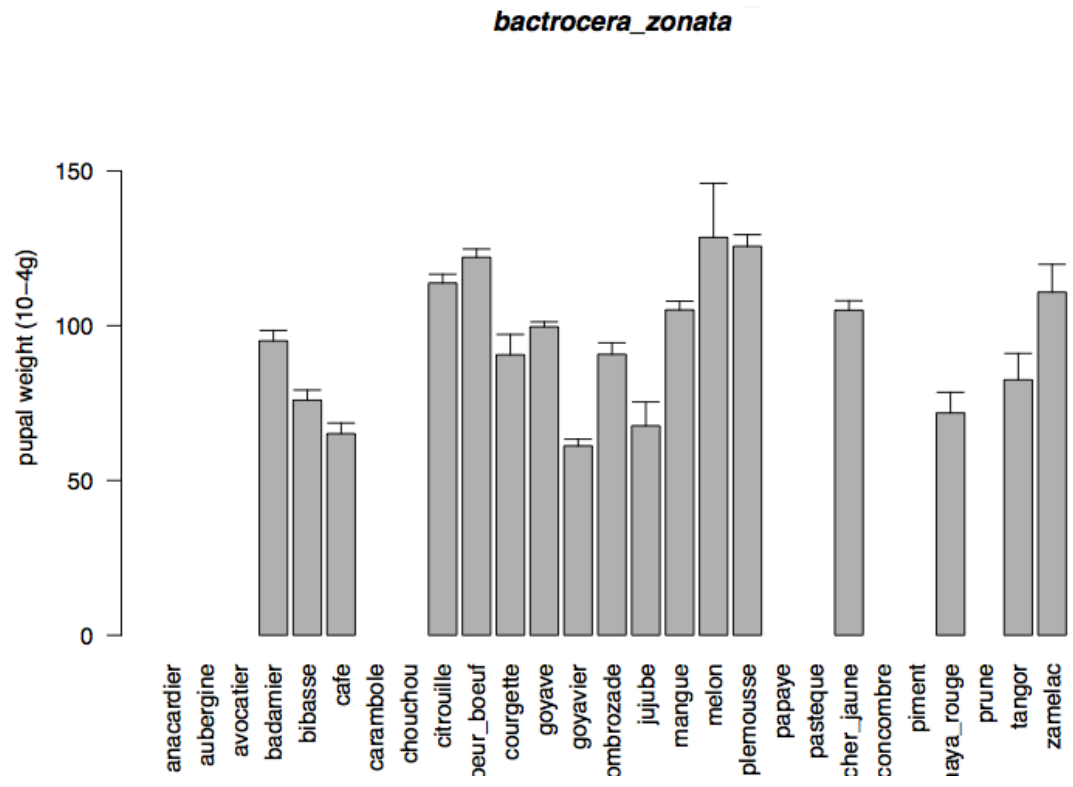
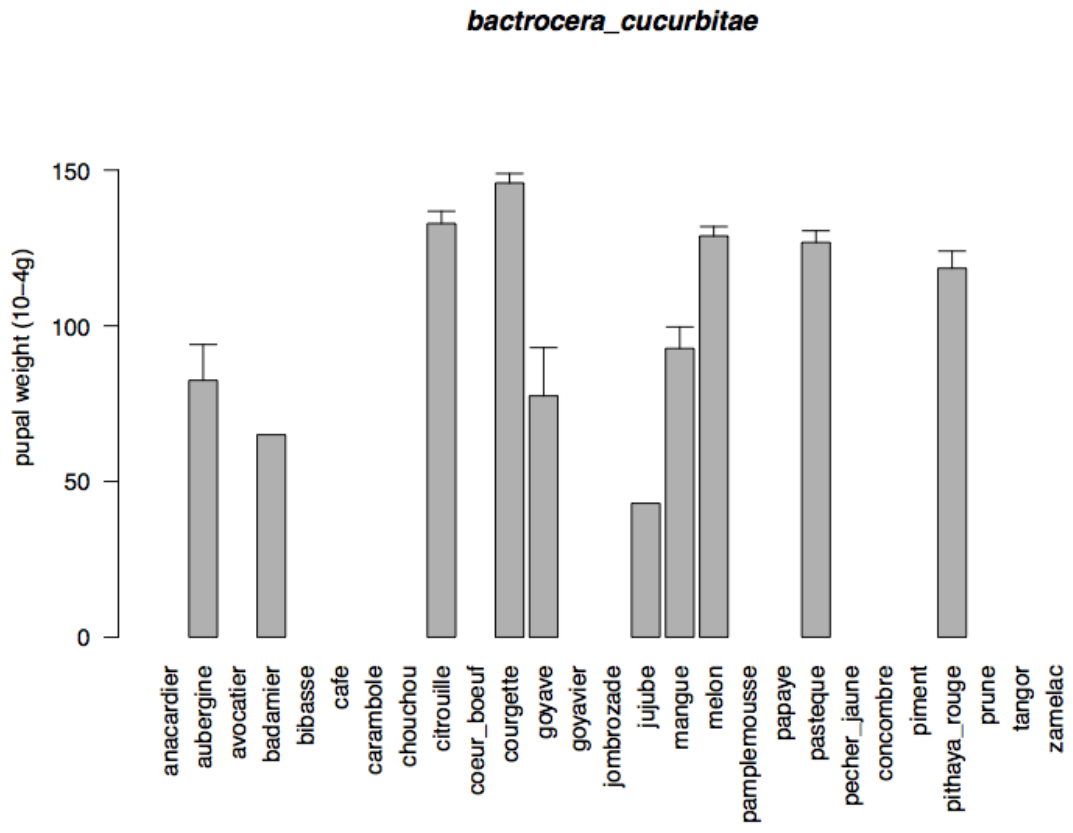
(source: thèse d'Abir Hafsi en cours)

- Taux de "Survie"

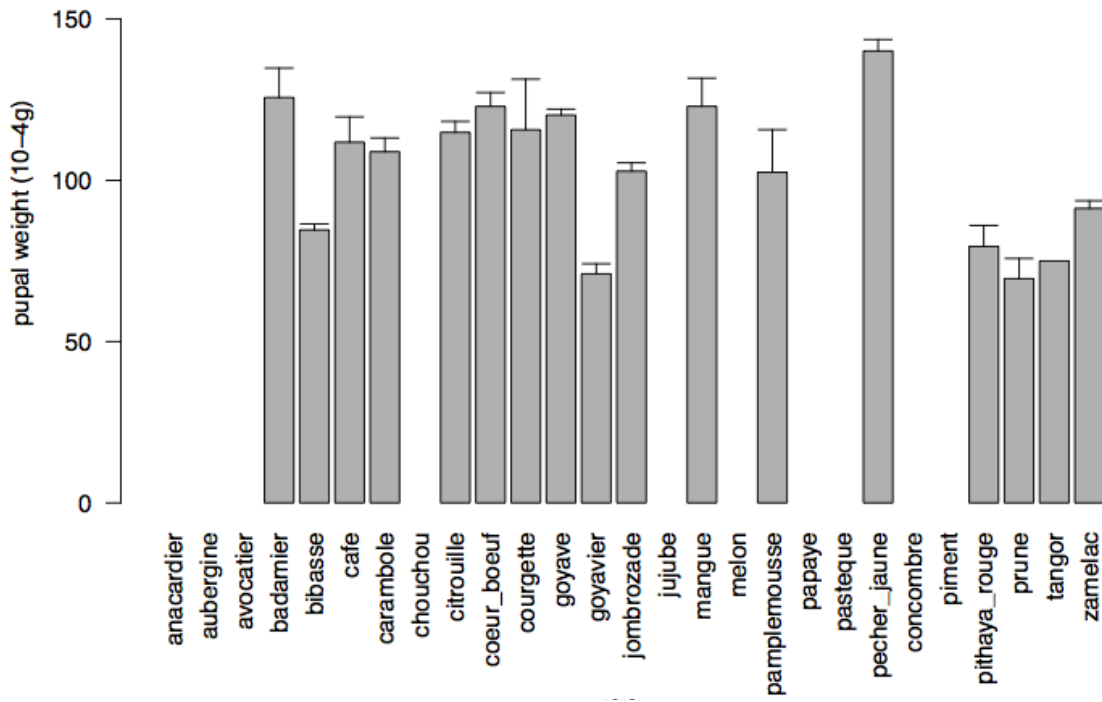




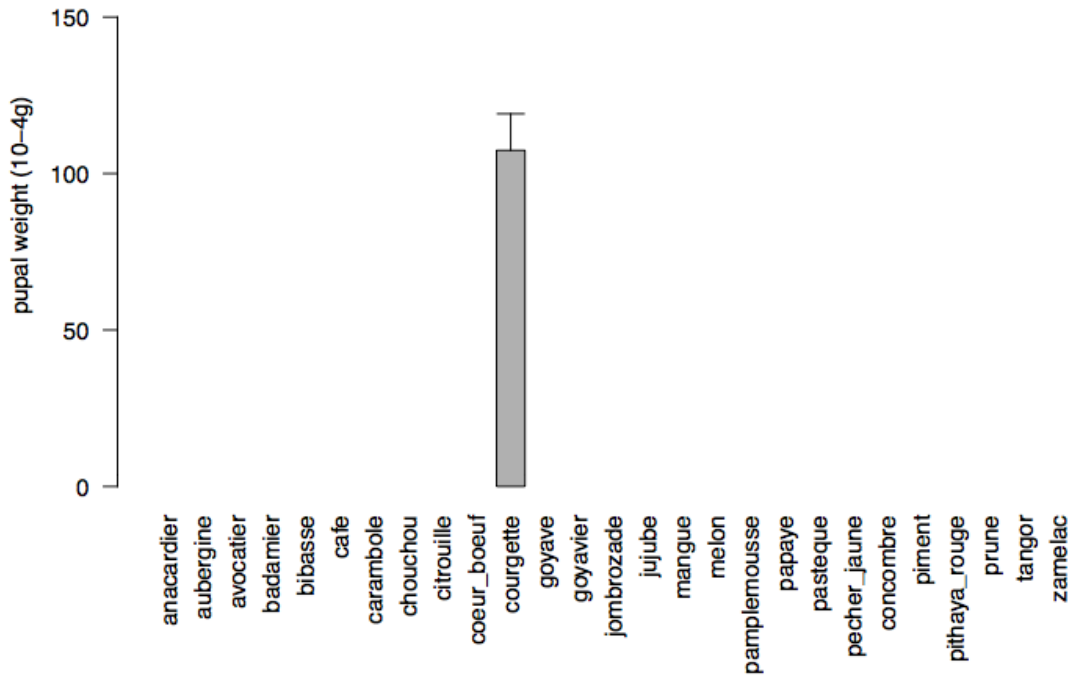
- Poids pupaux



ceratitis_catoirii

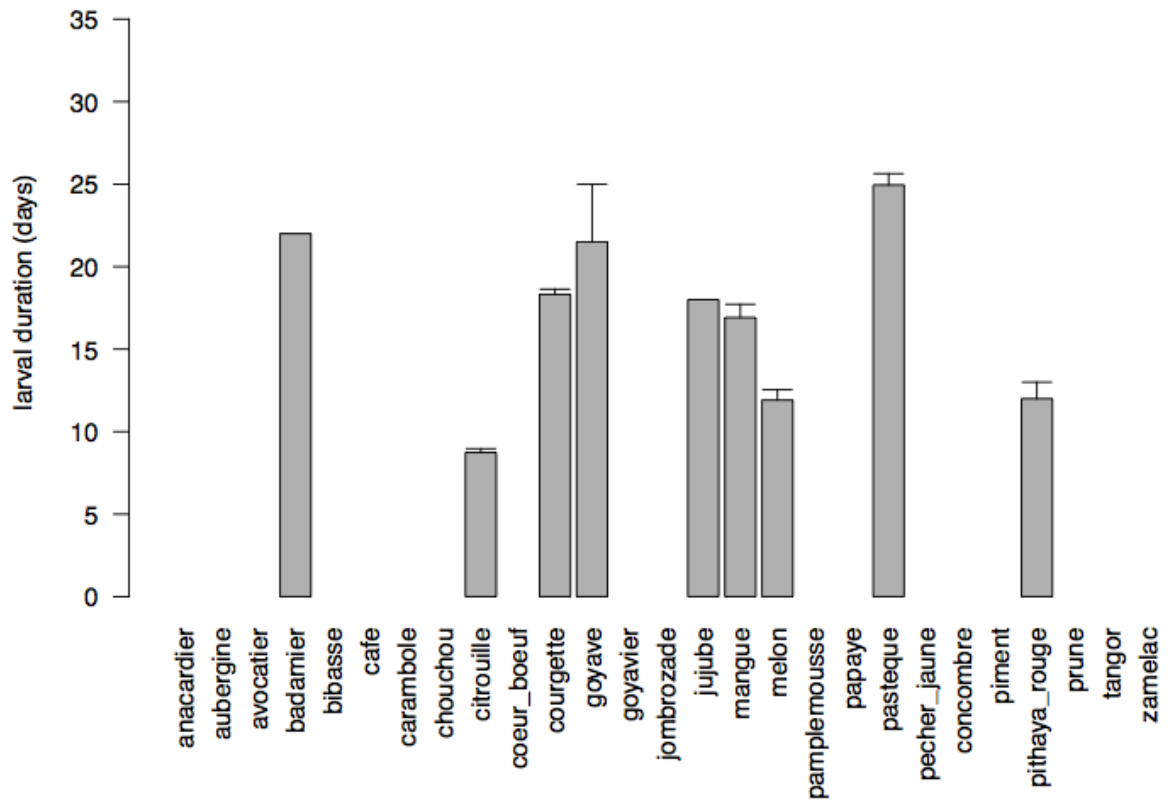


neoceratitis_cyanescens

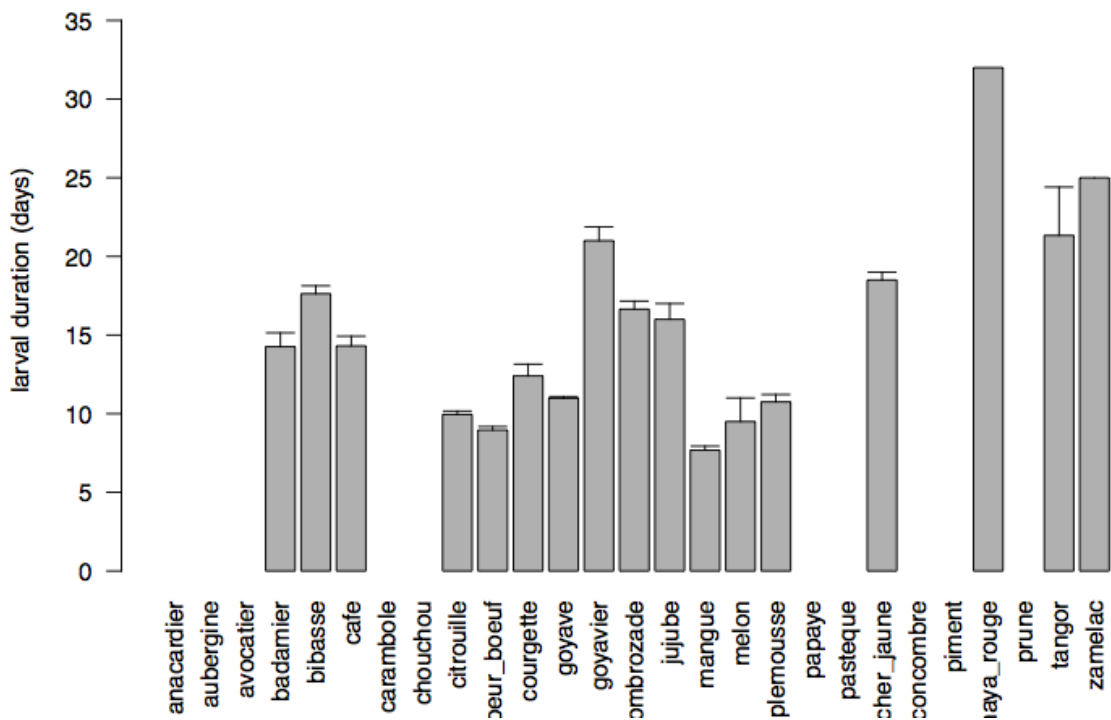


- Temps de développement

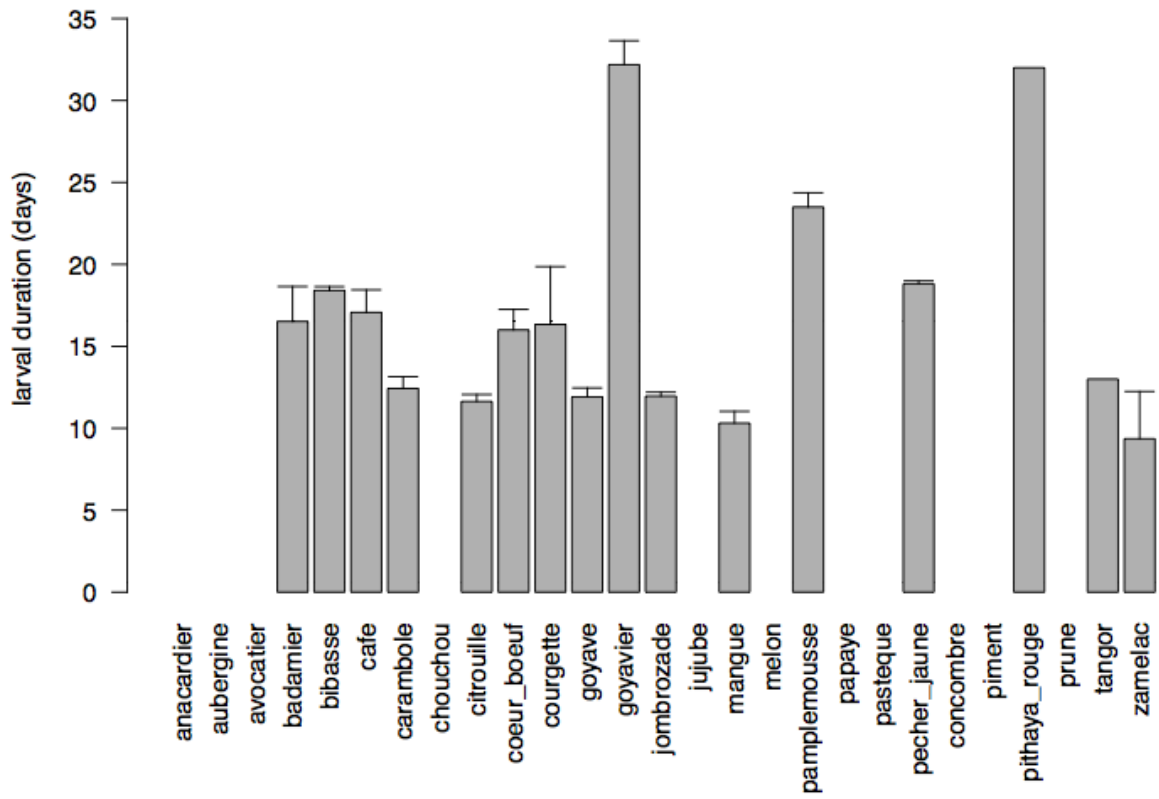
bactrocera_cucurbitae



bactrocera_zonata



ceratitis_catoirii



neoceratitis_cyanescens

