UNIVERSITE DE LA REUNION
Ecole doctorale interdisciplinaire

Dossier présenté
Par Serge QUILICI

Pour obtenir
L'Habilitation à Diriger des Recherches

« Interactions à différents niveaux trophiques chez les diptères Tephritidae »

Soutenue le 18 novembre 2004 devant la commission d'examen composée de :

MM. **Eric THIBOUT**, DR au CNRS, Université François Rabelais, rapporteur
Serge KREITER, Professeur à l'ENSAM, rapporteur
Bernard REYNAUD, CIRAD, Dir. De l'UMR « PVBMT », rapporteur
Guy RIBA, Dir. Scientifique « plantes et produits du végétal », INRA
Bernard DELAY, DR1 CNRS, Dir. Du CEFE, Dir. Scientifique Adjoint au département des sciences de la Vie du CNRS et à L'INSU
Dominique STRASBERG, Professeur, Université de la Réunion

Remerciements

Exercice ô combien difficile, après toutes ces années de recherche, de lister tous ceux que je voudrais remercier et de n'oublier personne,

Un grand merci à Gabriel IPERTI et tous les collègues et amis de l'INRA Antibes pour m'avoir conforté dans ma passion naissante pour la recherche,

Un grand merci aux nombreux collègues du monde entier, pour m'avoir aidé à conserver le feu sacré,

Un grand merci aux étudiants qui ont fait leur thèse au sein du Laboratoire : Béatrice, Pascal, et tout particulièrement pour la matière de ce document : Thierry et Pierre-François. Sans eux, cet essai de synthèse n'aurait pas lieu d'être. Merci pour la vivacité d'esprit, l'imagination et la passion du travail bien fait,

Merci beaucoup aux membres des comités de thèse pour toutes les discussions, et tout particulièrement à Patrice DAVID, du CEFE-CNRS, pour son apport essentiel en écologie fondamentale,

Merci beaucoup aux nombreux étudiants venus en stage toutes ces années, pour tous ces échanges, pour la formation du formateur, pour avoir su pour la plupart s'approprier les mouches des fruits avec tant d'enthousiasme,

Un grand merci bien sûr à toute l'équipe : Antoine, Christophe, Frédéric, Jim et Serge, ainsi que les autres qui sont passés par le labo, sans qui toutes ces manips, tous ces élevages n'auraient pu se faire,

Merci aux membres du jury et rapporteurs d'avoir acceptés d'être présents, malgré toutes leurs responsabilités et les délais bien courts,

Et merci pour tout à celles et ceux qui me sont chers, qui ont su montrer tant de patience envers ces sacrées recherches…

Sommaire

Curriculum vitae

Chapitre I – Document de synthèse

Préambule

Introduction

1 - Relations insecte-plante chez les Tephritidae

- 1.1 - Contexte
- 1.2 - Travaux de recherche
  - 1.2.1. Biologie du développement et de la reproduction
  - 1.2.2. Rythmes circadiens
  - 1.2.3. Comportement sexuel
  - 1.2.4. Localisation visuelle de l'hôte
  - 1.2.5. Localisation olfactive de l'hôte
  - 1.2.6. Localisation visuelle et olfactive de l'hôte
  - 1.2.7. Stimuli et comportement de ponte

2 - Relations tri-trophiques « parasitoïde / Tephritidae hôte / plante-hôte »

- 2.1 - Contexte
- 2.2 - Travaux de recherche

3 - Compétition inter-spécifique chez les Tephritidae

- 3.1 - Contexte
  - 3.1.1. Mécanismes de la compétition
  - 3.1.2. La compétition interspécifique et les invasions
  - 3.1.3. La compétition interspécifique chez les Tephritidae
    - 3.1.3.1. Exemples de déplacements compétitifs
    - 3.1.3.2. Mécanismes
- 3.2 - Travaux de recherche
  - 3.2.1. Démographie comparée
  - 3.2.2. Facteurs influençant la compétition
  - 3.2.3. Interférence entre adultes

4 - Perspectives

4.1. Relations insecte-plante

4.1.1. Stimuli visuels

4.1.2. Stimuli olfactifs

4.2. Interactions tri-trophiques

4.3. Compétition inter-spécifique

Chapitre II – Encadrement, gestion et production scientifiques

1 - Encadrement de la recherche

2 - Elaboration et gestion de contrats de recherche

3 - Evaluation de la recherche

4 - Activités d'enseignement

5 - Production scientifique

6 - Revue d'articles

CURRICULUM VITAE

QUILICI Serge

Nationalité :	Française
Date de naissance :	Né le 28 Février 1955 à Paris
Situation familiale :	Marié
Adresse professionnelle :	CIRAD Réunion Pôle de Protection des Plantes 7 Chemin de l'IRAT, Ligne Paradis 97410 Saint-Pierre Téléphone : 0262 49 92 40 Fax : 0262 49 92 93 Adresse électronique : serge.quilici@cirad.fr
Profession :	**Ingénieur de recherches (Entomologie) (Cat. 7)**
Fonction :	**Responsable du Laboratoire d'Ecologie Terrestre et de Lutte Intégrée** Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement Département des Productions Fruitières et Horticoles (FLHOR)
Compétences :	**Lutte intégrée, Lutte biologique, Bio-écologie, Mouches des fruits, Ravageurs des arbres fruitiers** Lutte intégrée contre les ravageurs des agrumes et autres fruitiers ligneux. Bio-écologie et lutte contre les mouches de fruits et des légumes
Autre(s) expertise(s) :	Enseignement supérieur (Entomologie).
Région(s) d'expérience :	**Afrique du Sud et de l'Est, Asie du Sud-Est, Ile de la Réunion, Maroc, Mascareignes et Océan Indien**
Diplômes, titres universitaires :	Thèse de 3ème cycle Entomologie (félicitations du jury) Université de Paris 6 / Paris / France (1981) Réalisée à la Station de Zoologie et de Lutte Biologique de l'INRA Antibes, sous la direction de J. RACCAUD (Univ. Paris 6), avec l'encadrement de G. IPERTI (INRA). Sujet : « Etude biologique de *Propylea quatuordecimpunctata* L. (Coleoptera ; Coccinellidae). Efficacité prédatrice comparée de 3 types de coccinelles aphidiphages en lutte biologique contre les pucerons sous serre. » DEA Entomologie (mention très bien) Université Paris 6 / Paris / France (1978) Stage réalisé à la Station de Zoologie et de Lutte Biologique de l'INRA Antibes, sous la direction de G. IPERTI. Sujet : « Etude de la biologie de *Propylea quatuordecimpunctata* L. (Coleoptera ; Coccinellidae) et de son efficacité en lutte biologique contre les pucerons sous serre». Certificat (C4) de Biologie des Insectes, Université de Paris 6 (1977) Maîtrise de Biologie et Physiologie Végétales, Université de Paris 6 (1976) Licence de Biologie et Physiologie Végétales, Université de Paris 6 (1975) DEUG Chimie-Biologie, Université de Paris 6 (1974) Baccalauréat C, Lycée Jacques Decour, Paris (1972)
Formation complémentaire :	1991 (1 an) Cambridge, First Certificate in English Université de la Réunion / Réunion 1980 (1 an) Certificat du CESAM (Statistique) CESAM / France

Compétences linguistiques :	**Langue maternelle :** Français **Langue de travail :** Anglais
Expérience professionnelle :	1982-1987 : chercheur au **CIRAD-CA** (IRAT), Saint Denis, La Réunion 1987-2003 : chercheur au **CIRAD-FLHOR**, Saint Pierre, La Réunion Responsabilité et animation du Laboratoire d'Ecologie Terrestre et de Lutte Intégrée au sein du Pôle de Protection des Plantes (3P) Montage de projets de recherche. Accueil, formation et encadrement de stagiaires et thésards. Nombreuses missions d'expertise (FAO, AIEA…) dans divers pays du monde. Entomofaune des agrumes et autres fruitiers. 1981-1982 : **ENS** Rabat (Maroc) Assistant d'enseignement en Zoologie et Ecologie

Cursus professionnel

Novembre 1979 - Octobre 1981 : Allocataire DGRST. Thèse de Doctorat de 3ème cycle. Spécialité : Entomologie. Université de Paris VI Jussieu. « Etude biologique de *Propylea quatuordecimpunctata* L. (Coleoptera ; Coccinellidae). Efficacité prédatrice comparée de 3 types de coccinelles aphidiphages en lutte biologique contre les pucerons sous serre. »

Août 1982 : recruté au sein du GERDAT (devenu CIRAD en 1984), à IRAT (Institut de Recherche en Agronomie Tropicale, devenu Département des Cultures Annuelles du CIRAD en 1992) en tant que Chercheur « junior » (catégorie 6), équivalent Chargé de Recherche (CR2), affecté à La Réunion en tant qu'entomologiste pour travailler sur les ravageurs des cultures fruitières à la Station de La Bretagne. Promu en août 89 Chercheur « senior » (catégorie 7), équivalent CR1.

1987 : Passage à l'IRFA (Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes, devenu depuis Département des Cultures Fruitières et Horticoles du CIRAD). Affecté sur la Station IRFA de Bassin Plat dans le sud de l'île de La Réunion.

2002 : Affectation par le CIRAD-FLHOR au sein du Pôle de Protection des Plantes (3P) du CIRAD-Réunion, nouvellement créé à Saint-Pierre, sous la responsabilité de B. REYNAUD, Chef de Pôle et Directeur de l'UMR « Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical »(PVBMT), qui associe le CIRAD et l'Université de la Réunion. Responsable de l'Axe 2 du 3P « Dynamique et comportement des populations de bio-agresseurs et de leurs ennemis naturels en vue de la mise en place d'une protection intégrée ». Responsable du Laboratoire d'Ecologie Terrestre et de Lutte Intégrée.

PREAMBULE

Après une complété ma formation en biologie végétale à l'Université Paris 6 par un certificat de Biologie des Insectes, j'ai poursuivi par un DEA d'Entomologie dans la même université. Mon stage de fin d'étude dans une station de recherche de l'INRA Antibes m'a communiqué la passion des insectes « utiles », de la lutte biologique et de la recherche en entomologie et protection des plantes. A l'issue de celui-ci j'ai pu bénéficier d'une bourse de la DGRST pour poursuivre mes études par une thèse de 3ème cycle dans le Laboratoire de G. IPERTI (INRA Antibes) sous la direction de Mme J. RACCAUD (Univ. Paris 6). Dans la suite logique de mon travail de DEA, le sujet de celle-ci a porté sur l'étude biologique d'une coccinelle aphidiphage, *Propylea 14-punctata*, et sur son utilisation en lutte biologique contre les pucerons en serres d'aubergine.

A l'issue de ma thèse, j'ai été recruté dans le cadre de la coopération civile sur un poste d'enseignant-chercheur à l'Ecole Normale Supérieure Rabat-Souissi, au Maroc. Pendant deux ans, il m'a été donné de découvrir un pays formidable et d'effectuer les enseignements d'écologie animale et végétale de cette école qui venait d'ouvrir ses portes.

En 1982, j'étais recruté par l'IRAT (Institut de Recherches en Agronomie Tropicale), au sein du GERDAT, pour occuper un poste d'entomologiste à l'île de la Réunion, où des besoins importants en entomologie sur cultures fruitières avaient été soulignés par une récente mission de P. JOURDHEUIL (INRA) et J. BRENIERE (IRAT). Au cours des premières années, mon travail de recherche fut conduit sur la station de La Bretagne, dans le nord de l'île. Quelques années plus tard, le CIRAD voyait le jour, et, quelque temps après, je rejoignais logiquement le département IRFA, futur FLHOR, en migrant sur la Station de Bassin Plat, dans le sud de l'île.

Ma première décennie de recherche fut consacrée à des études bio-écologiques et à la recherche de méthodes de lutte contre divers ravageurs des agrumes, dans le cadre de la mise au point d'un programme de lutte intégrée (IPM)(20 à 22, 24). Il m'a ainsi été donné de m'intéresser successivement à divers ravageurs de cette culture : psylles (*Trioza erytreae* et *Diaphorina citri*) (27, 37, 38), lépidoptères (teigne du citronnier, *Prays citri*), thrips (thrips sud-africain des agrumes, *Scirtothrips aurantii*) (93), acariens (phytopte des agrumes, *Phyllocoptruta oleivora*) (95), cochenilles (diaspines des agrumes), pucerons (*Toxoptera* spp.)(94), et, déjà, aux mouches des fruits (*Ceratitis* spp.) (33, 34, 96). Ce programme d'entomologiste polyvalent me permit d'acquérir, grâce à des travaux de laboratoire et surtout de terrain, une bonne connaissance de l'entomofaune phytophage ou auxiliaire sur agrumes (18, 26) et de me familiariser avec des méthodes et techniques variées : élevage (teigne, thrips, pucerons, cochenilles), piégeage et étude des fluctuations de populations (teigne, acariens, thrips, mouches), lutte biologique (teigne, pucerons, cochenilles), champignons entomopathogènes (phytopte). Ces connaissances purent par la suite être mises à profit lors de nombreuses missions d'expertise (210 à 253).

A partir des années 90, compte tenu de l'importance économique des mouches des fruits (diptères Tephritidae) sur de nombreuses cultures fruitières tempérées et tropicales et dans de nombreuses régions du monde, mon activité de recherche se concentra plus particulièrement sur ce groupe de ravageurs. J'eus dès le départ le souci de déployer mon programme de recherche sur des aspects appliqués, mais aussi sur d'autres plus cognitifs. Parmi les thèmes de recherche plus appliqués on peut mentionner par exemple le piégeage de surveillance et seuils d'intervention (45, 101, 103), les attractifs alimentaires utilisables pour les traitements par taches (11, 15), la lutte biologique (122, 164), la MAT ou Male Annihilation Technique (58). Les thèmes de recherche plus amont ont porté par exemple sur la localisation de l'hôte par la femelle (50), le comportement sexuel et les leks (6, 9, 10), la dynamique des populations (53, 134), la biologie et le comportement des parasitoïdes (4, 7) ou encore la compétition inter-spécifique (16).

Au cours de cette période, outre le programme prioritaire sur les Tephritidae, diverses actions ponctuelles ont dû également été engagées en fonction des urgences phytosanitaires, notamment des opérations de lutte biologique classique : introduction de coccinelles aphidiphages contre le psylle du « cassi », *Heteropsylla cubana*, en 1991 (39,106); introduction d'un parasitoïde spécifique de la mineuse des agrumes *Phyllocnistis citrella* en 1997-98 (110, 113, 167). Par ailleurs, les connaissances accumulées depuis de nombreuses années sur la faune d'arthropodes de la Réunion (Hemiptera Auchenorrhyncha et Sternorrhyncha (43, 48, 49), Nevroptera (30), Diptera Tephritidae et Syrphidae, Acari (47, 56, 60), Araneae, Coleoptera Curculionidae, Lepidoptera Gracillariidae…) permirent d'engager de premières synthèses sur la biodiversité entomologique de l'île (205) et de constituer une base de données en ce domaine. Ces travaux présentent aujourd'hui un important potentiel de valorisation dans le cadre des actions en cours liées à la création prochaine d'un Parc National dans les Hauts de la Réunion.

A partir de 2002, mon activité s'est poursuivie dans le cadre du Pôle de Protection des Plantes (3P) qui venait de se créer au CIRAD Réunion. Au sein de celui-ci, je suis responsable de l'axe 2 «« Dynamique et comportement des populations de bio-agresseurs et de leurs ennemis naturels en vue de la mise en place d'une protection intégrée » et du Laboratoire d'Ecologie Terrestre et de Lutte Intégrée, qui regroupe les axes 2 et 4 (« Endémisme et invasion des écosytèmes terrestres naturels en milieu insulaire tropical »). Depuis la création de l'UMR « Peuplements végétaux et bioagresseurs en milieu tropical », associant le CIRAD et l'Université de La Réunion, mes activités de recherche sont conduites dans le cadre de cette unité. En vue de la disparition prochaine des « programmes » du CIRAD à la fin 2004, j'ai été officiellement rattaché à cette Unité de Recherche par le Département FLHOR à la mi-2004.

INTERACTIONS A DIFFERENTS NIVEAUX TROPHIQUES CHEZ LES DIPTERES TEPHRITIDAE

Introduction

La famille des Tephritidae, dont les représentants les plus connus sont communément appelés « mouches des fruits », comprend environ 4000 espèces réparties à travers le monde dans les régions tempérées (espèces univoltines, le plus souvent monophages), subtropicales et tropicales (espèces multivoltines sans diapause hivernale, polyphages). Pour la plupart des espèces, les larves se développent dans les organes portant les graines. Environ 35% des espèces attaquent les fruits (« mouches des fruits » sensu stricto) tandis que 40% se développent dans les fleurs d'Asteraceae. Les autres espèces sont associées à des fleurs d'autres familles, ou bien leurs larves creusent des galeries dans les tissus des feuilles, tiges ou racines.

Les femelles des mouches des fruits (sensu stricto) pondent leurs œufs juste sous l'épiderme des fruits. Parallèlement au développement des larves qui se nourrissent de la chair, les fruits piqués sont contaminés par un cortège de ravageurs secondaires qui accélèrent le processus de pourriture. La forte pression exercée sur une large gamme d'hôtes à valeur commerciale, ainsi qu'une distribution géographique très étendue font de cette famille d'insectes un des groupes de ravageurs les plus importants au niveau mondial, sur les cultures fruitières et maraîchères. Avec l'intensification du commerce international de produits frais et l'élargissement des zones géographiques d'échange, en dépit de contrôles de quarantaine de plus en plus draconiens, le risque d'introductions d'espèces nuisibles par le biais de fruits contaminés se trouve renforcé. Une détection rapide des insectes interceptés peut permettre de mettre en place des mesures d'éradication. De plus, les barrières phytosanitaires imposées par les pays importateurs peuvent empêcher certains pays d'exporter leurs produits ou les contraindre à des traitements post-récolte très coûteux. Dans ce contexte, de nombreux programmes nationaux et des coopérations régionales de lutte contre les mouches des fruits ont été initiés, à l'exemple du programme de recherche appliquée regroupant les îles de l'Océan Indien (PRMF, financement européen, via la Commission de l'Océan Indien), auquel nous avons participé de 1997 à 2000.

A la suite d'introductions accidentelles, pour la plupart antérieures à 1950, l'île de La Réunion héberge aujourd'hui huit espèces de mouches des fruits commettant des dégâts importants sur les cultures fruitières et maraîchères. Les principales espèces appartiennent à la sous-famille des Dacinae, laquelle comprend d'après (White & Elson-Harris 1992), les tribus des Ceratitidini (genres *Ceratitis* Mc Leay, *Neoceratitis* Hendel) et des Dacini (genres *Bactrocera* Macquart et *Dacus* Fabricius).

En vergers, on rencontre trois Ceratitidini :
Ceratitis (*Ceratitis*) *capitata* (Wiedemann), la mouche méditerranéenne des fruits,
Ceratitis (*Pterandrus*) *rosa* Karsch, la mouche du Natal, ravageur important du fait de sa large répartition dans l'île (du littoral jusqu'à 1500 m d'altitude) et de sa grande polyphagie,
Ceratitis (*Ceratitis*) *catoirii* (Guérin-Méneville), espèce endémique aux Mascareignes, de faible importance économique.
Plus récemment, une espèce asiatique, *Bactrocera zonata* (Saunders), s'est installée dans l'île où elle déplace progressivement les *Ceratitis* spp. en zones de basse altitude.

La mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi), est une autre Ceratitidini à spectre d'hôtes plus étroit, inféodée aux Solanaceae. Les cultures de Cucurbitaceae subissent quant à elles les dommages de trois espèces de Dacini :
Bactrocera (*Zeugodacus*) *cucurbitae* (Coquillett), la mouche du melon,

Dacus (*Didacus) ciliatus* Loew, la mouche éthiopienne des fruits,
Dacus (*Dacus*) *demmerezi* (Bezzi), la mouche des Cucurbitacées de l'Océan indien.

Globalement, l'île de La Réunion répond bien aux exigences écologiques de ces ravageurs. Une grande diversité de microclimats et de plantes-hôtes potentielles cultivées ou sauvages, favorise leur prolifération. Ainsi, outre les plantes cultiévées, diverses espèces éparpillées dans les vergers créoles et les zones sauvages constituent, par leur importance en surface et par leur fructification s'échelonnant toute l'année, des foyers d'infestation considérables. Des espèces telles que le goyavier de Chine, *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae), le jamrosat, *Syzygium jambos* (L.) Alston (Myrtaceae), ou encore le bringellier, *Solanum mauritianum* (Scop.) (Solanaceae), jouent à cet égard un rôle important. Enfin, il faut ajouter l'absence d'ennemis naturels efficaces, comme moyen de régulation des populations de mouches des fruits. D'après une étude préliminaire, les dégâts causés par deux espèces, *C. rosa* et *C. capitata*, sur les cultures d'agrumes, de mangues et de pêches atteignent 1 millions d'euros par an, du fait de la perte de fruits et du coût des traitements chimiques mis en œuvre. Cet impact augmente encore lorsqu'on intègre dans l'estimation les vergers créoles et les arbres isolés.

Ravageurs de grande importance économique, les mouches des fruits constituent un objet de recherche légitime pour le CIRAD. La situation particulière des Tephritidae à la Réunion, du fait du complexe d'espèces présentes, de la variété de leurs plantes-hôtes et de la diversité des micro-climats, apparaissait tout-à-fait favorable au développement d'un programme de recherche visant à approfondir les interactions entre différents niveaux trophiques chez ce groupe de ravageurs. Au cours des 15 dernières années, nous avons donc choisi de développer nos recherches sur différents aspects des interactions entre les diptères Tephritidae, leurs plantes-hôtes et leurs ennemis naturels (parasitoïdes). Nous nous sommes intéressés dans un premier temps aux mécanismes de localisation et de sélection du fruit-hôte par la femelle de mouche, en utilisant notamment comme modèle la mouche de la tomate, *N. cyanescens,* mais aussi des *Ceratitis* spp.. Les interactions entre les 3 niveaux trophiques plante-hôte / Tephritidae / parasitoïdes ont ensuite été abordées par l'étude des modèles: « Cucurbitaceae - mouche du melon - *Psyttalia fletcheri* » et « Plantes-hôtes diverses - Mouche méditerranéenne des fruits - *Diachasmimorpha tryoni* ». Plus récemment, nos travaux se sont orientés sur les mécanismes de compétition inter-spécifique entre les espèces de Tephritidae, par l'étude de la succession de déplacements écologiques « *C. catoirii* - *C. capitata* - *C. rosa* - *B. zonata* ».

1 - Relations insecte-plante chez les Tephritidae

1.1 - Contexte

Chez les insectes phytophages, la sélection du végétal-hôte par la femelle au moment de la ponte conditionne le succès de la descendance, particulièrement lorsque les stades larvaires sont peu mobiles. La capacité de la femelle à localiser, puis à reconnaître l'hôte approprié, lui confère un avantage adaptatif capital. Chez les Tephritidae, à l'exception de la mouche de la pomme, *Rhagoletis pomonella* (Walsh), l'attention s'est surtout portée sur les stimuli intervenant dans la décision finale de ponte et peu d'études ont été consacrées au processus de localisation de l'hôte à distance, en intégrant l'effet combiné des stimuli visuels et olfactifs. Les caractères physiques des plantes ne sont généralement pas jugés suffisamment typiques pour permettre à un insecte d'identifier une plante-hôte (Prokopy & Owens 1983). Aussi, chez les mouches des fruits oligophages, on peut supposer qu'un mélange de composés volatils spécifique de l'hôte combiné à des caractéristiques visuelles attractives joue un rôle déterminant. La nature des différents stimuli, leur importance relative et la séquence selon laquelle ils interviennent constituent un vaste champ d'investigation. Quelques travaux importants sur *R. pomonella* ont montré que la femelle détecte l'habitat de l'hôte grâce à l'information olfactive fournie par des composés volatils de pommes. Puis, une fois sur l'arbre, la localisation des fruits s'effectue principalement à partir des caractéristiques visuelles de l'hôte. Lorsque les fruits sont peu visibles ou rares, l'odeur interagit avec la vision durant le processus de recherche (Prokopy & Roitberg 1984, Aluja & Prokopy 1993).

Le processus de localisation de l'hôte n'obéit jamais à un schéma stéréotypé. Bon nombre de travaux sous-estiment encore l'importance de la variabilité des réponses comportementales des insectes, que ce soit à l'échelle des individus, de la population ou de l'espèce. Pourtant, certains paramètres écologiques ou liés à la physiologie de l'insecte, à son expérience ou à son patrimoine génétique peuvent moduler de façon importante la dynamique de recherche des ressources. Le processus de sélection de l'hôte peut être scindé en trois étapes principales: 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. La recherche de l'hôte comprend plusieurs niveaux hiérarchiques, dans l'ordre descendant : (1) habitat, (2) plante ou arbre, (3) rameau ou branche, (4) bouquet de fruits et (5) fruit individuel (Roitberg 1985, Bell 1990). Là encore, les règles qui gouvernent le comportement de recherche peuvent être très différentes d'un niveau à l'autre (Prokopy & Roitberg 1984).

Dans beaucoup de cas, les femelles matures tendent à rester sur, ou très près des plantes-hôtes en fructification, tant que les fruits sont à un stade favorable à la ponte et n'ont donc pas besoin de les localiser à longue distance. Les femelles à la recherche d'un site de ponte visitent l'habitat jusqu'à ce qu'elles découvrent un fruit au stade favorable, ou émigrent après un temps critique donné si la recherche est infructueuse. Par contre, la ponte dans un fruit provoque la remise à zéro de l'horloge et une augmentation du temps critique de recherche dans la même région. Ainsi, ce mécanisme détermine la persistance des femelles dans l'habitat de l'hôte et augmente l'efficacité de la recherche dans un habitat fragmenté (Roitberg & Prokopy 1984). Dans le cas de *B. cucurbitae*, Nishida & Bess (1957) ont montré que les femelles gravides se déplaçent le matin de leurs abris dans la végétation non hôte environnante vers les parcelles contenant des plantes-hôtes en fructification, puis retournent vers leurs abris avant le crépuscule. Par contre, lorsque les fruits-hôtes sont en faible nombre ou de moindre qualité, les femelles émigrent assez rapidement. Certaines espèces peuvent ainsi parcourir des distances considérables avant de trouver des hôtes convenables (Drew & Hooper 1983).

Pour s'orienter, l'insecte utilise des informations sensorielles émanant de son environnement, et des informations internes dérivées des propriocepteurs ou inscrites dans son patrimoine génétique (Bell 1990). Chez les insectes, les cellules sensorielles se trouvent généralement dans l'épiderme, sous la cuticule. Après stimulation d'un récepteur sensoriel, la production d'un potentiel d'action permet à l'information de gagner rapidement le système nerveux central. Enfin, l'insecte doit être capable de jauger le stimulus en qualité, types de composés volatils et longueurs d'onde différentes. Ceci est

accompli grâce à la présence de cellules sensibles à différentes modalités, et à différents degrés pour une modalité.

Chez l'insecte adulte, les principaux organes de la vision sont les yeux composés, formés par un grand nombre d'unités identiques appelées ommatidies. Ainsi, l'œil composé des Tephritidae comprend entre 2500 et 3500 ommatidies (Rice 1989), chacune étant composée d'une partie qui capte la lumière et d'une partie sensorielle. A la base de l'œil, de courts axones transportent l'information visuelle jusqu'au lobe optique. La sensibilité visuelle de l'œil composé a été mesurée chez quelques espèces en utilisant la technique de l'électrorétinogramme (ERG). Par opposition à l'EAG, l'ERG mesure les changements de potentiels à l'échelle d'une unité sensorielle. La sensibilité spectrale des Tephritidae s'étend de l'ultra-violet au rouge (360-650 nm), avec un large pic à 400-530 nm (bleu-vert au jaune), particulièrement marqué à 485-500 nm (vert), et un autre à 365 nm (ultra-violet) (Agee et al., 1982). Brown & Anderson (1996) et Brown *et al.* (1998) retrouvent approximativement le même profil de sensibilité chez *Delia radicum* (L.) (Diptera : Anthomyiidae) ou chez son principal parasitoïde *Trybliographa rapae* (Westwood) (Hymenoptera : Cynipidae). L'absence de pigments sensibles à une longueur d'onde supérieure signifie que l'insecte ne distingue pas, en général, la couleur rouge. Par ailleurs, une longueur d'onde pour laquelle les insectes ont la plus grande sensibilité ne déclenche pas forcément l'attraction, contrôlée en outre par des intégrations d'ordre supérieur (Agee *et al.* 1982). Par ailleurs, l'œil composé paraît bien adapté à la perception des formes.

Les rayonnements réfléchis par la plante (proche UV, visible et proche IR) donnent des indications utilisables par l'insecte : taille, forme, gamme de longueurs d'onde réfléchies, niveau de contraste avec l'environnement ou encore température. Après leur arrivée dans l'habitat de l'hôte, les mouches des fruits localisent les structures de plantes essentiellement grâce à la vision. Pour déterminer comment la femelle de *R. pomonella* détecte un fruit, Prokopy & Roitberg (1984) ont suspendu aux branches des arbres, près des vrais fruits, des leurres mimant des pommes puis compté les adultes atterrissant dessus. Il s'est avéré que les adultes visitaient autant les leurres que les pommes. Cette observation suggère qu'à courte distance, les caractéristiques visuelles sont les principales ou seules indications guidant la détection du fruit. La vision fournit le degré de précision à une approche de l'insecte pour atterrir précisément sur la cible (Bernays & Chapman 1994). La couleur, la silhouette en contraste avec le fond, la forme et la taille sont utilisées par les deux sexes de *R. pomonella* et probablement d'autres espèces pour localiser les plantes (Prokopy & Owens 1983). Cependant, aucune des caractéristiques visuelles ne semble spécifique de l'hôte (Prokopy & Roitberg 1984, Robert 1986). D'autres caractéristiques de la couleur telles que la teinte (longueur d'onde dominante de la lumière réfléchie), la saturation (pureté spectrale de la lumière réfléchie) et la clarté (intensité de la lumière réfléchie) peuvent intervenir dans le choix des insectes comme l'ont montré Vernon & Bartel (1985) chez *D. antiqua.* Parmi les différentes formes (sphères, cylindres, cônes, cubes ou rectangles) testées sur *C. capitata* par Nakagawa *et al.* (1978), les modèles sphériques sont les plus attractifs pour les mâles et les femelles. La base biologique de cette forte attractivité est fournie par la ressemblance de cette forme avec celle du fruit-hôte. Beaucoup de recherches ont également été menées au champ avec des rectangles colorés englués. La couleur jaune s'avère la plus attractive pour presque toutes les espèces étudiées, suivie en général par l'orange et le vert (Katsoyannos 1989). Ces deux dernières couleurs se montrent aussi attractives que le jaune dans le cas de *Bactrocera oleae* (Prokopy *et al.* 1975) l'orange étant même préféré par *Anastrepha suspensa* (Loew) (Greany *et al.* 1977a). Selon Cytrynowicz *et al.* (1982) ou encore Hill & Hooper (1984), la réponse des mouches aux surfaces planes de couleur jaune ou orange dépend d'abord de la teinte puis de l'énergie totale réfléchie par ces couleurs (ou clarté). La forte attraction d'*A. suspensa* pour des panneaux orange se rapporterait plus à un comportement de recherche de site d'oviposition puisqu'un nombre disproportionné de femelles est capturé (Greany *et al.* 1977a). Les réponses à des sphères colorées, mimant plus spécifiquement un site d'oviposition, sont plus difficilement généralisables. Chez certaines espèces, la préférence des mouches s'oriente plutôt vers des couleurs sombres lorsque celles-ci sont associées à des sphères mimant le fruit-hôte : rouge, bleu et noir pour *R. pomonella* et *Rhagoletis cerasi* (L.) (Prokopy 1968, 1969), rouge et noir pour *C. capitata* (Nakagawa *et al.* 1978, Cytrynowicz *et al.* 1982). Ces couleurs seraient préférées non pour leur teinte mais pour le contraste de couleur qu'elles forment avec le feuillage, qui les rend plus détectables. Une femelle de *C. capitata* en quête d'un site de ponte serait

attirée par des fruits mûrs parce que ceux-ci réfléchissent moins de lumière que les fruits verts et le feuillage environnant (Cytrynowicz *et al.* 1982). L'attractivité des couleurs sombres diminue au profit du jaune au fur et à mesure que le diamètre des sphères augmente. Selon Prokopy (1969), ces mouches sont attirées par des petites sphères sombres qui miment des fruits, sites d'oviposition ou de rendez-vous d'accouplement. La couleur jaune constitue plutôt une sorte de 'super-feuillage' induisant la recherche de nourriture. Chez *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Cytrynowicz *et al.* 1982) et *R. tomatis* (Frias *et al.* 1993), la réponse aux sphères se porte préférentiellement sur la couleur jaune. A travers les résultats des différents auteurs, on devine la variété des réponses et la difficulté d'interprétation biologique des préférences des mouches. Les observations comportementales qui pourraient apporter une base d'explication ne sont généralement pas disponibles pour confirmer les différentes hypothèses émises. Ces modèles mimant les caractéristiques visuelles de structures de plantes constituent néanmoins des outils très utiles dans la mise au point de pièges (Katsoyannos 1989).

Prokopy & Owens (1978) ont avancé l'hypothèse selon laquelle les insectes monophages et oligophages, en particulier, auraient tendance à se comporter comme des 'spécialistes visuels' vis-à-vis des caractéristiques des végétaux attaqués. Même si les qualités spectrales des plantes ne sont pas assez spécifiques pour fournir une base de discrimination visuelle de l'hôte, les aspects visuels per se de certaines structures de plantes peuvent déclencher une réponse d'orientation, de concert avec des stimuli olfactifs. Les insectes généralistes, de par leur large spectre de plantes-hôtes, manifesteraient peu d'intérêt pour les caractéristiques visuelles spécifiques des hôtes. La sélection naturelle devrait favoriser la formation d'une 'image de recherche' (visuelle ou olfactive) acquise par l'expérience ou inscrite dans le patrimoine génétique de l'insecte spécialiste, lui permettant d'augmenter son efficacité à découvrir l'hôte.

Chez les insectes, les récepteurs olfactifs sont généralement concentrés sur les antennes sous forme de soies nommées sensilles. Celles-ci forment une juxtaposition d'unités indépendantes dont les axones se projettent vers le système nerveux central. La cuticule des sensilles olfactives est criblée de pores (Zacharuk 1985, Visser 1986). La réponse des cellules nerveuses parvient au système nerveux central via l'axone sous la forme de potentiels d'action mesurables par des techniques d'enregistrement cellulaire. Cette différence de potentiel peut être mesurée en insérant une électrode à chaque extrémité de l'antenne, par la technique de l'électro-antennographie (EAG), qui reflète la somme des potentiels récepteurs de l'antenne (Visser 1979) et peut même être utilisée sur une seule cellule sensorielle. Les récepteurs peuvent être classés en spécialistes et généralistes. Les premiers détectent des substances spécifiques et les seconds une gamme plus ou moins large de molécules. Sur l'ensemble des signaux olfactifs émis par l'environnement, seule une proportion est intégrée par l'insecte pour percevoir et localiser la source (Visser 1979, 1983).

Plusieurs mécanismes permettent l'émission par les plantes de substances chimiques (Finch 1980, Metcalf 1987, Bernays & Chapman 1994). Les composés volatils se classent suivant leur famille chimique, leur origine biochimique ou leur activité biologique. Ils comprennent une grande variété d'alcools à chaîne courte, aldéhydes, cétones, esters, phénols aromatiques, lactones, mono- et sesquiterpènes. Les plantes produisent une série de composés volatils dits généralistes ou ubiquistes résultant par exemple du métabolisme des lipides, appelées 'odeurs vertes' (Visser 1986). De même, la majorité des composés terpéniques, aromatiques ou encore organiques à chaîne courte issus de processus de fermentation liés à la présence de micro-organismes, se rencontrent simultanément chez un grand nombre d'espèces végétales (Finch 1980, Visser 1986, Metcalf 1987). Au contraire, certains produits sont spécifiques, comme les isothiocyanates rencontrés chez les Crucifères, qui sont dérivés de composés soufrés, les glucosinolates (Finch 1978). L'odeur caractéristique d'une plante provient d'un groupe de composés volatils proches, comme les terpénoïdes chez les Conifères (citral, caryophyllène, camphor, citronellal) ou des mélanges de sulfides dans le cas de l'oignon ou de l'ail. Comme une espèce émet plusieurs dizaines, voire centaines de composés différents dans des ratios particuliers, aucune espèce ne présente quantitativement et qualitativement le même bouquet odorant qu'une autre. Les molécules volatiles se caractérisent par une masse moléculaire inférieure à 250 uma et par un point d'ébullition inférieur à 340°C (Metcalf 1987). Les composés à faible poids moléculaire

ont tendance à se volatiliser les premiers, jusqu'à atteindre des concentrations dosables à une certaine distance de la plante. Ce sont souvent ces produits qui sont impliqués dans l'attraction à distance des insectes vers la plante-hôte (Bernays & Chapman 1994). A courte distance, des mélanges plus complexes, comprenant des composés à poids moléculaire plus élevé, prédominent. Leur concentration peut devenir très importante dans la couche limite de la surface des plantes. L'épaisseur de cette couche dépend de la vitesse du vent, de la morphologie de la surface, mais ne dépasse jamais quelques millimètres. La quantité et la nature des effluves émises dépendent de certains facteurs environnementaux, comme le stress hydrique qui agit indirectement en conditionnant l'ouverture des stomates. La maturation, notamment pour les fruits, les cycles journaliers et saisonniers, l'éclairement, le type de sol, la température et l'hygrométrie peuvent radicalement modifier le profil du signal odorant (Visser 1986, Metcalf 1987, Bernays & Chapman 1994). L'odeur est transportée dans le vent et dispersée essentiellement par des mécanismes de diffusion turbulente, beaucoup plus importants que la diffusion moléculaire (Murlis *et al.* 1992). A cause de cette turbulence de l'air, les gradients de concentration des effluves de plantes n'existent probablement qu'à quelques centimètres autour de la plante (Elkinton & Cardé 1984). Au-delà, le signal odorant forme des 'poches' ou 'filaments' dans le flux d'air qui le transporte (Visser 1986). A distance, l'insecte va donc percevoir une série de 'bouffées' d'odeur intermittentes. La concentration d'une 'poche' d'odeur est très variable, au point d'être encore élevée à distance (Murlis & Jones 1991, Cardé 1996). Toutefois, les intervalles de temps qui séparent les 'poches' d'odeur augmentent avec l'éloignement de la source. De ce fait, l'insecte n'a pas la possibilité de suivre un éventuel gradient de concentration pour atteindre la source.

De nombreux travaux ont montré l'implication des composés volatils ou kairomones dans la découverte du site de ponte à courte et à moyenne distance. Ces composés déclenchent chez l'insecte un mouvement orienté vers la source. Les insectes polyphages identifient vraisemblablement l'hôte à l'aide de plusieurs mélanges-clés. Par contre, les insectes spécialistes devraient plutôt percevoir leur(s) hôte(s) à l'aide de composés spécifiques (Bernays & Chapman 1994). Par exemple, différents glucosinolates et leurs produits volatils d'hydrolyse stimulent et attirent les insectes des Crucifères, comme *Delia brassicae* (Wiedemann)(Diptera : Anthomyiidae)(Finch & Skinner 1982). De même, la mouche de l'oignon, *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera : Anthomyiidae), et la teigne du poireau, *Acrolepiopsis assectella* Zell. (Lepidoptera : Yponomeutidae), répondent à un mélange de composés soufrés (Lecomte & Thibout 1981, Harris & Miller 1982). Cependant, les éléments d'un mélange peuvent ne pas être des composants typiques de la plante-hôte ou de sa famille végétale alors que leur mélange dans des proportions bien précises peut caractériser la plante-hôte (Reissig *et al.* 1982, Visser 1983). Plusieurs cas de figure se présentent dans le déclenchement de la réponse des insectes : 1) un seul composé suffit, 2) un bouquet de composés selon un ratio particulier est nécessaire, 3) un bouquet de composés est nécessaire pour déclencher une réponse maximale. L'intensité de la réponse est une combinaison linéaire de la détection de plusieurs composés. Un composé, inactif, voire répulsif seul, peut être nécessaire en présence d'autres composés. On parle de synergie entre composés volatils lorsque le mélange de deux composés ou plus s'avère plus actif que l'addition des effets des composés pris séparément. Par exemple, les femelles de *R. pomonella* sont peu attirées par les esters d'acides gras isolés de l'odeur de pomme et pas du tout par les composés 'acétate'. Pourtant, le mélange de ces fractions est aussi efficace qu'un extrait de pomme (Fein *et al.* 1982). Les principaux stimuli des plantes-hôtes guidant à longue distance les Tephritidae frugivores matures vers les plantes-hôtes sont des composés volatils de fruits en maturation. Pour *R. pomonella*, le complexe de substances volatiles émises a été collecté à différents moments pendant le processus de maturation du fruit, isolé et analysé systématiquement pour mesurer la réponse des mouches. Fein *et al.* (1982) ont employé des techniques d'EAG, d'olfactométrie puis des piégeages au champ pour montrer que sept esters volatils de pomme déclenchaient un mouvement contre le vent des femelles gravides et des mâles vers la source. Aucun des esters présentés seuls ne stimule dans la même mesure la réponse des mouches. Les substances volatiles émises par le feuillage semblent jouer un rôle secondaire dans le processus de localisation de l'hôte.

1.2 - Travaux de recherche

Nos travaux ont été concentrés, dans un premier temps, sur la stratégie d'exploitation des ressources chez un insecte oligophage, la mouche de la tomate, *N. cyanescens*, inféodée à certaines plantes de la famille des Solanaceae (thèse de T. Brevault). D'autres études plus ponctuelles ont été consacrées à la réponse à différents stimuli chez des espèces polyphages comme *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*. Du fait de sa répartition géographique restreinte (Madagascar, Maurice, Réunion), très peu d'études avaient été consacrées à *N. cyanescens*. L'acquisition préalable de certaines informations relatives à la biologie de l'espèce et à la recherche spatio-temporelle de ses ressources essentielles est apparue indispensable.

1.2.1. Biologie du développement et de la reproduction

L'influence de la température sur le développement et la survie des femelles de *N. cyanescens* de l'œuf à l'achèvement de la maturation ovarienne a été déterminée (Brévault & Quilici 2000). La biologie de la reproduction a été abordée, après détermination des différents stades de développement des ovocytes afin d'adapter la grille de notation du développement ovarien décrite par Tzanakakis & Koveos (1986) pour les femelles de *B. oleae*. Selon qu'elles reçoivent un régime complet ou carencé en protéines, les femelles atteignent leur maturité sexuelle plus ou moins tôt après émergence. Les femelles issues de fruits de tomate sont plus lourdes que celles issues du bringellier ou de la morelle et possèdent également plus d'œufs dans leurs ovaires. L'analyse d'échantillons de fruits infestés révèle que la quantité moyenne de biomasse végétale brute disponible par œuf pondu correspond à 1.0, 0.3 et 0.2 g pour la tomate, le bringellier et la morelle, respectivement. Cette disponibilité de ressources différentielle pourrait expliquer une compétition larvaire plus ou moins exacerbée, avec ses conséquences sur le stade adulte. La qualité nutritionnelle de l'hôte pourrait également intervenir.

La longévité moyenne des femelles est voisine de 40 j et l'on observe une diminution régulière du taux de survie. Le premier accouplement des femelles a lieu dès le deuxième jour après l'émergence. La fréquence moyenne d'accouplement par femelle est très élevée sur la période considérée. Après une période de pré-oviposition de 6 jours, les femelles montrent une fréquence de ponte élevée sur une période de 38 jours. On observe un pic de fécondité entre le 9ème et le 17ème jour et la fécondité brute sur tomate atteint 375 œufs. Tous les individus ne contribuent pas pour la même part à la reproduction, l'essentiel de celle-ci étant assuré par une proportion limitée de 'grosses pondeuses'.

La longévité de *N. cyanescens* est inférieure à celle de *C. capitata*, *B. cucurbitae* et *B. dorsalis*, étudiées par (Vargas *et al.* 1984). Par rapport à ces espèces, *N. cyanescens* semble se rapprocher de *C. capitata* par certaines caractéristiques biologiques (âge moyen de première ponte, allure de la courbe de fécondité), avec une longévité plus faible que celle des deux Dacini mais un pic de ponte plus précoce (Carey *et al.* 1988). Carey *et al.* (1988) et Vargas *et al.* (1984) ont obtenu respectivement pour *C. capitata*, *B. cucurbitae* et *B. dorsalis* une fécondité nette de 641, 406 et 892 œufs par femelle, respectivement. Cette nette supériorité des espèces à régime polyphage comme *C. capitata* et *B. dorsalis*, peut s'expliquer par des stratégies de reproduction différentes. En effet, le nombre moyen d'œufs pondus par femelle chez *C. capitata* oscille entre 20 et 30 par jour (Carey *et al.* 1988), contre moins de 10 chez *N. cyanescens*. La mouche de la tomate est un insecte spécialiste, préférant probablement pondre moins d'œufs mais privilégier le choix de l'hôte. *Anastrepha ludens*, espèce polyphage, a une fécondité nette de 1195 œufs malgré un faible nombre moyen d'œufs par jour (11), mais une longévité moyenne de 111 jours (Liedo et al., 1992). *Bactrocera cucurbitae*, espèce plutôt oligophage, se caractérise également par une faible fécondité journalière (10-15 œufs)(Carey *et al.* 1988). Pourtant, ces deux espèces compensent leur faible fécondité journalière par une longévité nettement supérieure à celle de *N. cyanescens*. Forte fécondité et compétition larvaire, sont d'importants traits d'histoire de vie des espèces de stratégie 'r'. Ces traits ont évolué pour les rendre capables d'exploiter des ressources saisonnières abondantes mais éphémères et imprédictibles dans l'espace et dans le temps. Les espèces à spectre d'hôtes réduit, du type *Rhagoletis* spp., se

caractérisent par une faible longévité et une faible fécondité (Fletcher 1989). La stratégie d'une espèce oligophage comme *N. cyanescens* semble voisine de celle des *Rhagoletis* spp..

1.2.2. Rythmes circadiens

La répartition quotidienne des activités est assez variable chez les Tephritidae (Malavasi *et al.* 1983, Aluja & Birke 1993, Aluja *et al.* 1997). Nous avons déterminé quand et où les activités reproductives de *N. cyanescens* prenaient place, notamment la phase de recherche d'un site de ponte par la femelle, afin de sélectionner la période la plus propice à nos expérimentations. La dynamique temporelle et spatiale des activités reproductives a été étudiée en laboratoire, en grande cage extérieure et en parcelle de tomates.

En grande cage extérieure, les femelles matures de *N. cyanescens* sont observées le plus souvent sur les plantes-hôtes, en particulier l'après-midi, alors que les mâles fréquentent en majorité les plantes-non hôtes. La fréquentation des fruits augmente en fin d'après-midi. En parcelle de tomates, les femelles sont observées dans la végétation adjacente surtout en début de matinée, probablement parce qu'elles y ont passé la nuit. En parcelle de tomate, le nombre moyen de femelles augmente en début de matinée avec l'augmentation de la température, atteint un maximum l'après-midi à 15.00 h, puis commence à décroître peu avant le coucher du soleil. En cages individuelles, les accouplements débutent tôt le matin, et atteignent un pic entre 10.00 h et 12.00 h. On note une forte propension des femelles à l'accouplement, qui n'est pas affectée par l'âge et une longue durée d'accouplement (près de 5h). La fin de l'accouplement en début d'après-midi permet aux femelles de consacrer leur temps à d'autres activités. Ainsi, la ponte a lieu préférentiellement en fin d'après-midi. Ces résultats montrent la prédominance de l'accouplement dans les activités, en termes de fréquence et de temps alloué. Au contraire, en l'absence de mâle, le pourcentage de femelles en ponte ne varie pas en fonction de l'heure de la journée. En grande cage extérieure, on observe que l'accouplement a lieu préférentiellement sur les plantes-non hôtes. Au champ, les activités reproductives suivent une dynamique similaire. Quelques couples sont observés sur les plantes-hôtes mais l'accouplement prend place surtout dans la végétation adjacente où il commence tôt le matin et atteint un pic à 09.00 h. La ponte prend place essentiellement entre 15.00 h et 18.00 h.

La distribution des adultes dans les différents habitats (plantes-hôtes et non hôtes) montre des différences à la fois temporelles, physiologiques et liées au sexe. Les principales fonctions physiologiques de l'adulte ne s'effectuent pas forcément sur les plantes-hôtes. Les femelles matures fréquentent préférentiellement les plantes-hôtes, en particulier l'après-midi à la recherche de sites de ponte. Lorsque l'intensité lumineuse atteint une valeur seuil, elles regagnent les plantes-non hôtes qui font alors office de site 'dortoir'. De même, à Hawaï, les femelles de *B. cucurbitae* fréquentent les plantations de melon pendant la journée pour pondre, puis gagnent la végétation adjacente avant la tombée de la nuit (Nishida & Bess 1957). Parce que les ressources essentielles ne sont pas exclusivement localisées sur les plantes-hôtes, les mouches recherchent les ressources dans les plantes-hôtes et non hôtes suivant un schéma d'activités variable en fonction de l'âge et du sexe. D'un point de vue appliqué, cette connaissance des rythmes circadiens de déplacements s'avère très utile dans la conception des composantes d'une lutte intégrée.

On a vu que l'accouplement de *N. cyanescens* commence tôt le matin et dure jusqu'en début d'après-midi. Au contraire, chez la plupart des espèces de Dacini, l'accouplement démarre en fin d'après-midi (Smith 1989). En laboratoire, les femelles de *N. cyanescens* montrent une forte propension à l'accouplement. Chez *C. capitata*, les femelles accouplées plusieurs fois ont une meilleure production d'œufs que celles qui ne se sont accouplées qu'une seule fois (Whittier & Shelly 1993). Les bénéfices hypothétiques des accouplements multiples incluent une recharge en sperme, une augmentation de la diversité génétique de la descendance, l'apport de composés essentiels (nutritionnels ou stimulant la ponte) et la diminution du coût inhérent au refus persistant des mâles (Thornhill & Alcock 1983). On peut penser que les accouplements sont moins fréquents en conditions naturelles qu'au laboratoire, du fait d'une plus faible probabilité de rencontre des sexes. Le temps alloué à cette activité paraît

considérable relativement au temps requis pour satisfaire les activités d'alimentation ou de ponte. On ignore si cette copulation soutenue est nécessaire pour achever le transfert de sperme ou est imposée par le mâle pour empêcher d'autres mâles de venir s'accoupler. Chez *C. capitata*, le sperme issu d'un deuxième accouplement bénéficie d'une prédominance à la descendance (Saul *et al.* 1988). Lors d'études en laboratoire et en conditions naturelles sur *Rhagoletis juglandis* Cresson, Alonso-Pimentel & Papaj (1996) ont observé que l'augmentation de la densité de mâles était associée à une diminution significative de la durée d'accouplement. Le fait que l'accouplement prenne place préférentiellement sur les plantes-non hôtes peut représenter une réponse à la prédation, probablement la plus forte pression sélective lors de l'accouplement. Chez les mouches des fruits, les facteurs écologiques qui modulent l'organisation de l'accouplement dans l'espace et dans le temps ont été discutés par Prokopy (1980). Il suggère qu'en général les espèces monophages tendent à s'accoupler largement ou exclusivement sur ou près des ressources essentielles fréquentées par les femelles, en particulier les sites d'oviposition dont la distribution dans l'espace et dans le temps est prédictible. Par contre, chez les espèces polyphages, la moindre prédictibilité des sites d'oviposition aurait permis le développement de systèmes de signal, en particulier la formation de leks. Chez les Tephritidae, les femelles pondent généralement à des périodes bien déterminées de la journée. En cages individuelles, la propension des femelles de *N. cyanescens* à l'accouplement exclut la ponte le matin mais les femelles ne montrent aucune préférence de période dès lors que les mâles sont écartés. Nos observations sur la localisation des activités reproductives dans la journée montrent un haut degré d'organisation chez *N. cyanescens*. Pour beaucoup d'insectes, les raisons d'une telle périodicité des activités, contrôlée par des facteurs environnementaux ou guidée par une horloge biologique interne, restent mal élucidées (Saunders 1982). D'après Barton Browne (1993), la séparation temporelle des activités serait régie par un rythme circadien endogène et/ou la priorité donnée à un comportement. Cependant, une telle organisation peut changer selon les conditions climatiques, la présence de mâles ou encore la proximité des ressources et la difficulté à les localiser.

1.2.3. Comportement sexuel

Nous avons étudié l'attraction à distance des sexes en réponse à un signal chimique et la parade sexuelle, qui commence lorsque chacun des partenaires perçoit l'autre comme un signal. L'utilisation d'un olfactomètre (Katsoyannos *et al.* 1980) nous a permis de mettre en évidence l'attraction des femelles vierges par les odeurs des mâles. Le comportement de cour à faible distance a été décrit à partir d'enregistrements vidéo. On distingue chez les mâles une posture suggérant l'existence d'un comportement d'appel phéromonal, caractérisé par une immobilité systématique, la position quasi perpendiculaire des ailes par rapport à l'axe du corps, le gonflement des pleura abdominaux, la présence d'une gouttelette translucide au bout de l'abdomen, et très souvent un 'bubbling' matérialisé par une régurgitation de liquide au niveau du labium. Beaucoup d'exemples d'interaction chimique à distance sont connus chez les Diptères dans le sens de l'attraction de la femelle par le mâle. L'ampoule anale qui sert de diffuseur de la phéromone chez le mâle de *N. cyanescens* est beaucoup moins développée chez celui de *C. capitata*. Les grandes phases du comportement sexuel observé se retrouvent chez les autres principaux genres des mouches des fruits : *Ceratitis* (Féron, 1962), *Bactrocera* (Arakaki *et al.* 1984) ou *Anastrepha* (Robacker *et al.* 1991). Les signaux visuels, voire sonores, occupent également une place importante dans le choix et l'acceptation de la femelle. En définitive, le comportement de cour de *N. cyanescens* apparaît peu sophistiqué. D'un point de vue évolutif, ce comportement est d'autant plus complexe que le choix d'un partenaire par la femelle est important, comme au sein des leks chez *C. capitata*. La fréquence élevée des accouplements chez la mouche de la tomate tout au long de sa vie reste surprenante. Cette caractéristique comportementale ne semblant pas décrite chez d'autres Tephritidae, il serait intéressant de déterminer dans quelle mesure ces accouplements successifs influent sur la fécondité des femelles.

1.2.4. Localisation visuelle de l'hôte

La réponse comportementale des femelles de *N. cyanescens* a été étudiée en individuel, en utilisant des leurres de surface plane ou des sphères dont les caractéristiques colorimétriques sont mesurées à l'aide d'un chromamètre. La méthode de mesure chromatique choisie repose sur le système tridimensionnel de Hunter (1958). Des analyses de réflectance ont aussi été réalisées (au laboratoire de Biométrie de l'INRA d'Avignon) à l'aide d'un spectrophotomètre à sphère intégratrice. Des tests en situation de choix effectués en chambre de vol à l'aide de mouches matures et naïves ont permis de caractériser les préférences des femelles pour certaines caractéristiques visuelles telles que la couleur (teinte, clarté, et contraste avec le fond), la forme et la taille des leurres. Dans une approche globale du système de relations entre l'insecte et son milieu, nous avons intégré certains paramètres pouvant influer sur la réponse des femelles: paramètres externes (période de la journée, absence de choix, nature et structure de l'habitat, présence de congénères et éclairement) et internes (âge et pression de ponte, statut d'accouplement, état nutritionnel, hôte larvaire d'origine des femelles).

En présence d'une gamme de sphères colorées, les femelles matures s'orientent préférentiellement vers une sphère orange, et plus particulièrement vers une sphère orange vif. Devant une gamme de sphères allant du noir au blanc, elles sont plus attirées par les sphères noires. Les réponses à la gamme de sphères colorées ne varient pas en fonction de la couleur du fond. En présence de supports plats rectangulaires, les femelles atterrissent au contraire essentiellement sur les rectangles jaunes, ce qui confirme que la forme du support influence le choix des couleurs. La forme rectangulaire se montre moins attractive que la forme circulaire. Quelle que soit la forme des supports plats, les mouches préfèrent la couleur jaune à la couleur orange et on ne note pas d'interaction entre forme et couleur. Des sphères sont préférées aux supports plats de forme circulaire. Sur ces supports à 3 dimensions, la couleur orange est préférée à la couleur jaune et la forme sphérique est nettement préférée lorsqu'elle est associée à la couleur orange. On observe donc une interaction entre la couleur et le 'nombre de dimensions' du support (et non simplement la forme). En situation de choix entre 3 sphères orange vif de diamètres croissants, les femelles atterrissent préférentiellement sur la sphère de grande taille (7.5 cm), bien que le nombre de captures par unité de surface diminue avec l'augmentation de taille. En grande cage extérieure, quel que soit le diamètre des sphères, l'orange vif est plus attractif que le jaune. Les résultats suggèrent qu'avec l'augmentation de taille, la sphère mime de moins en moins spécifiquement un fruit-hôte.

Les réponses des femelles ont été mises en relation avec les données de spectrophotométrie. Pour les rectangles comme pour les sphères, aucune corrélation significative n'est trouvée entre la réponse des femelles et la réflectance totale des couleurs. La seule propriété de clarté des couleurs ne semble donc pas un élément décisif du choix des femelles. Par contre, les coefficients de corrélation entre la réponse des femelles et la réflectance relative des rectangles à différents intervalles de longueur d'onde sont élevés entre 560 et 580 nm. L'attractivité de ces rectangles dépend donc surtout des caractéristiques spectrales de la couleur. De même, les coefficients de corrélation entre la réponse des femelles et la réflectance relative des sphères à différents intervalles de longueur d'onde sont élevés entre 600 et 630 nm. L'attractivité des sphères dépend donc de la proportion de lumière qu'elles réfléchissent dans la région spectrale située autour de 610 nm. Greany *et al.* (1977a) et Greany *et al.* (1978) ont vérifié que l'attraction d'*A.suspensa* par des rectangles oranges pouvait être attribuée à la forte proportion de lumière que cette couleur réfléchissait entre 580 et 590 nm, en comparaison aux proportions réfléchies par les autres couleurs dans le même intervalle de longueur d'onde, même si dans cet intervalle certaines couleurs pouvaient réfléchir une plus grande quantité de lumière. Les résultats obtenus par la comparaison de la réponse des insectes aux réflectances relatives des couleurs peuvent indiquer à quelle régions spectrales ils sont sensibles. Le pic de réflectance du feuillage de tomate et de bringellier se situe aux alentours de 550-560 nm, région qui correspond au pic de réflectance des rectangles jaunes. Les pics respectifs de réflectance se situent autour de 550 nm et entre 600 et 650 nm pour les fruits verts et les fruits mûrs. Dans ces conditions, la sphère orange vif possède des caractéristiques spectrales plus proches de celles des fruits mûrs que de fruits verts, dont le pic est situé dans la même région que celui des feuilles. Le rapport des réflectances relatives des feuilles et fruits de tomate de couleur vert, vert-jaune et rouge est maximal à 600, 650 et 650 nm,

respectivement. Le rapport des réflectances relatives des feuilles et fruits de bringellier de couleur vert et jaune est maximal à 550 et 650 nm, respectivement. Lorsqu'on leur propose un choix entre des tomates vertes et rouges, les femelles montrent une légère propension à atterrir sur les tomates vertes. Une grande majorité d'entre elles pondent sur un fruit vert.

Paramètres affectant la réponse des mouches

En utilisant une sphère orange vif, nous avons étudié en chambre de vol l'influence de l'âge, du statut d'accouplement et de l'heure du jour sur les réponses des femelles de *N. cyanescens*. En situation de non-choix, les femelles accouplées naïves répondent fortement à la sphère orange dès l'âge de 6 jours et leur réponse augmente avec la charge en œufs. En situation de choix entre une sphère jaune et une sphère orange, les femelles ayant reçu une alimentation carencée montrent une plus grande propension à atterrir sur la sphère jaune que celles qui ont reçu une alimentation complète. Les femelles matures montrent aussi une meilleure réponse à la sphère orange lorsqu'elles sont testées dans l'après-midi. En situation de non-choix, les femelles visitent la sphère jaune aussi souvent que la sphère orange. Ces résultats soulignent l'importance de l'état physiologique dans la réponse des femelles aux stimuli visuels simulant un fruit-hôte.

Bien qu'une majorité des femelles âgées de 4 jours portent au moins un œuf, on peut penser qu'elles ne sont pas encore motivées par la recherche d'un site de ponte. Dans ce sens, Duan & Prokopy (1994) rapportent qu'avec l'âge, les femelles de *R. pomonella* voient leur probabilité de détecter une sphère rouge suspendue dans un pommier augmenter. Cependant, une certaine proportion de femelles immatures parvient à localiser le leurre. On a vu que la réponse des femelles de *N. cyanescens* à une sphère orange augmente avec la charge en œufs. L'augmentation de la pression de ponte est aussi associée positivement avec l'intensité de recherche et la probabilité d'atterrir sur l'hôte chez le papillon *B. philenor* (Odendaal & Rausher 1990). Les femelles testées n'ayant aucune expérience de ponte, l'effet de l'âge est donc lié à la privation de site d'oviposition. On ne note aucune différence entre femelles vierges et accouplées. Par ailleurs, quelle que soit l'origine larvaire des femelles, leur préférence s'oriente vers la sphère orange. On vérifie ainsi un profil de réponse visuelle similaire, chez des mouches dites 'sauvages'. La privation de nourriture entraîne un niveau de réponse plus faible aux stimuli visuels. Le déplacement partiel de la réponse des femelles privées de nourriture vers la sphère jaune pourrait résulter d'un comportement de recherche de nourriture ou d'une diminution du degré de discrimination (Prokopy 1972).

La forte réponse des femelles à la sphère dans l'après-midi, qui correspond à la période du pic de ponte, conforte l'hypothèse selon laquelle la sphère orange représente pour les femelles un signal de ponte. On a vu qu'en non choix, les femelles ne montrent pas de préférence entre la sphère jaune et la sphère orange. La propension des femelles à atterrir sur un hôte de moindre qualité dépend donc de leur plasticité comportementale, qui peut dériver en partie d'une forte pression de ponte, et de la présence d'hôtes préférés. La nature de l'habitat conditionne fortement la réponse de la mouche de la tomate aux sphères colorées. Katsoyannos (1987) avait évoqué chez *C. capitata*, la possibilité de réponse différente aux stimuli visuels selon la nature de la plante dans laquelle étaient disposés les leurres. En outre, un test utilisant des plants non-hôtes parfumés à l'odeur de plante-hôte a montré l'influence de celle-ci sur la réponse de *N. cyanescens*. Si les stimuli visuels sont peu spécifiques du fruit-hôte, leur association à une odeur spécifique peut jouer un rôle important dans la phase de localisation, conférant alors à la mouche de la tomate la qualité de 'spécialiste visuel' au sens de Prokopy & Owens (1978). Il serait intéressant de tester la réponse des mouches polyphages du genre *Ceratitis*, pour lesquelles l'odeur de la plante-hôte n'a peut-être pas la même importance dans le comportement de recherche. La position des leurres par rapport au feuillage des plantes supports influe également sur le profil de réponse des femelles. Les sphères jaunes sont les plus attractives seulement lorsqu'elles sont placées au-dessus du feuillage des plantes non-hôtes alors que l'attractivité des sphères oranges n'est véritablement effective que lorsque celles-ci sont disposées dans le feuillage de la plante-hôte. C'est vraisemblablement dans cette région de la plante-hôte que sont supposées se trouver en majorité les femelles en quête d'un site de ponte.

Alors que l'information sur la location visuelle de l'hôte chez les Tephritidae provient essentiellement d'essais au champ, nous avons choisi d'étudier la réponse de mouches d''histoire' connue, observées individuellement en chambre de vol, ce qui permet de décomposer la réponse en séquences comportementales et d'isoler l'effet de certains facteurs. Pour comprendre comment les insectes résolvent les problèmes visuels, il est nécessaire de combiner trois approches : (1) l'environnement physique, (2) le comportement et (3) la physiologie du système visuel de l'insecte (Prokopy & Owens 1983). Bien que ne disposant pas de données sur ce dernier point, on peut penser qu'à l'image d'autres Tephritidae (Prokopy 1977, Agee *et al.* 1982), la sensibilité spectrale maximale de la mouche de la tomate se situe à des longueurs d'ondes proches de 500 nm (vert-jaune). En chambre de vol, les femelles matures de *N. cyanescens* sont attirées par la teinte jaune lorsque elle est associée à une surface plane, rectangulaire ou circulaire. Les surfaces planes jaunes suggèrent à l'insecte une sorte de 'super-feuillage' (Prokopy & Boller 1971, Prokopy 1972, Moericke *et al.* 1975, Prokopy *et al.* 1975, Nakagawa *et al.* 1978, Hill & Hooper 1984). En effet, la couleur jaune présente un pic de réflectance dans la même région spectrale que le vert du feuillage, mais d'une plus grande intensité. Par contre, les femelles s'orientent spécifiquement vers la couleur orange vif lorsque celle-ci est associée à une sphère. Une telle interaction entre la couleur et la forme a déjà été mise en évidence chez *R. pomonella* (Prokopy 1968). La combinaison de la couleur orange à une sphère mime probablement un signal de type 'fruit-hôte'. En effet, les femelles immatures et les mâles qui n'ont pas la nécessité biologique de reconnaître le fruit-hôte, manifestent peu d'intérêt à l'égard de ce modèle. La sphère orange de grande taille, préférée par les femelles matures, constitue probablement une sorte de 'super-fruit' comme le suggèrent Prokopy & Haniotakis (1976) pour *B. oleae*. Cependant, il semble qu'à l'augmentation de taille corresponde une diminution de la spécificité du signal 'fruit-hôte'. Une telle relation entre la couleur attractive et la taille de la sphère a été observée chez *R. pomonella* (Prokopy 1968) et *R. cerasi* (Prokopy 1969).

L'attractivité de la sphère orange dépend plus de la lumière qu'elle réfléchit dans une région comprise entre 600 et 630 nm, que de sa réflectance totale. Chez *A. suspensa*, Greany *et al.* (1977a) ont suggéré que l'attractivité de la couleur orange provient du fort contraste spectral qu'elle forme avec le feuillage vert des plantes, cette couleur émettant principalement dans une région où la sensibilité visuelle de la mouche est faible, alors que les feuilles vertes réfléchissent dans sa zone d'acuité visuelle maximale. Toutefois, ces auteurs signalent que la discrimination des couleurs est également impliquée car les couleurs rouge ou noir qui devraient contraster plus fortement avec le feuillage, attirent moins les femelles. Même si la sphère orange est plus attractive sur un fond jaune que sur un fond noir pour les femelles de *N. cyanescens*, l'effet de contraste spectral semble jouer un rôle secondaire puisque le profil de réponse des femelles matures à des sphères colorées varie peu relativement à la couleur du fond testée. L'effet de contraste spectral des fruits avec le feuillage joue un rôle déterminant lors de la localisation visuelle de l'hôte chez *R. pomonella* (Prokopy 1972, Owens & Prokopy 1984) et *C. capitata* (Nakagawa *et al.* 1978, Cytrynowicz *et al.* 1982). Les mouches sont attirées par des couleurs rouge et noir dont le pic de réflectance se situe au-delà de 600 nm.

Les mouches ne manifestent pas de discrimination marquée, en terme d'atterrissage, à l'égard de tomates vertes et rouges. On peut supposer que la sélection naturelle ne favorise pas la formation d'une image visuelle spécifique, en particulier pour la couleur, car ses différents hôtes n'ont pas les mêmes caractéristiques physiques. L'expérience acquise après quelques pontes pourrait contribuer à l'optimisation du comportement de recherche des femelles, la réponse innée étant peu discriminante (Vet & Groenewold, 1990). La sphère orange représente probablement une sorte de 'super-stimulus' au sens de Staddon (1975), car elle se montre plus attractive pour les femelles naïves que des fruits-hôtes naturels, mis en compétition. Elle pourrait aussi mimer plus fidèlement les caractéristiques de l'hôte d'origine (?), ou l'image visuelle inscrite dans le répertoire génétique de l'insecte. En fait, les leurres peuvent être attractifs dans la mesure où ils miment, en les amplifiant, les caractéristiques visuelles des structures de plante recherchées par les insectes (Greany *et al.* 1977a, Cytrynowicz *et al.* 1982). Il serait intéressant de reprendre le test de choix entre la sphère orange et les fruits d'une espèce-hôte sauvage préférentielle, comme le bringellier. A l'image des composés aromatiques formant un bouquet attractif, les paramètres visuels interagissent sans qu'on puisse vraiment isoler leur effet propre sur la réponse des mouches. Enfin, l'interprétation de la réponse des mouches à des

caractéristiques spectrales requiert une meilleure compréhension de l'influence des longueurs d'ondes situées dans l'ultra-violet.

1.2.5. Localisation olfactive de l'hôte

Grâce à des lâchers-recaptures de femelles matures et naïves en grandes cages nous avons évalué l'attractivité relative de différentes effluves végétales pour *N. cyanescens*. De façon logique, des feuilles et fruits écrasés de plantes-hôtes attirent plus les femelles que ceux d'une plante-non hôte comme la courgette. Quelle que soit l'espèce de Solanaceae testée (tomate, bringellier ou anguive), les effluves émises par les feuilles, fleurs ou fruits attirent les femelles de *N. cyanescens*. Cependant, l'odeur des fruits seuls est plus attractive que celle des feuilles seules et l'association des deux organes ne présente pas d'effet synergique. Les femelles montrent une préférence pour les odeurs de fruits, à égalité avec celles de fleurs dans le cas du bringellier. L'attractivité est meilleure lorsque les fruits sont écrasés. Pour les trois plantes-hôtes, on ne note pas de différence d'attractivité entre les effluves émises par les différents stades de maturité des fruits. La réponse aux fruits de bringellier est légèrement supérieure à celle des autres espèces de fruits-hôtes (tomate, morelle ou poivron).

Après détermination des conditions expérimentales pour étudier la réponse des mouches à une odeur attractive en tunnel de vol (éclairement, température, mode de lâcher des insectes, dispositif de présentation de la source d'odeur, quantité de végétal à présenter, vitesse du flux d'air…), les séquences comportementales ont été enregistrées à l'aide du logiciel 'The Observer version 3.0' (Noldus Information Technology, Wageningen, Pays-Bas). La conjonction du vent et de l'odeur favorisant le déclenchement d'un vol contre le vent, on peut parler d'anémotaxie conditionnée par l'odeur (Kennedy 1986, Bernays & Chapman 1994). Ainsi, les mouches s'immobilisent le plus souvent en direction de la source d'odeur avant de décoller contre le vent. De même, les femelles de *T. curvicauda* (Landolt *et al.* 1985) et les mâles de *B. tryoni* (Meats & Hartland 1999) et *C. capitata* (Jones *et al.* 1981) effectuent un vol anémotactique en réponse à des odeurs de phéromones et paraphéromones, respectivement. De même, Elzen *et al.* (1987) ont observé que les parasitoïdes, *Campoletis sonorensis* (Cameron) (Hymenoptera : Ichneumonidae) et *M. croceipes*, ne volent pas en l'absence de vent. Au contraire, en l'absence de vent ou d'odeur, les femelles de *N. cyanescens* adoptent une attitude de 'scanning' qui correspond plutôt à la recherche d'un repère de type visuel. Ce comportement s'insère dans une tactique globale dite de 'sit and wait' (Brady *et al.* 1995), les femelles se positionnant sur le haut du tube de lâcher pour scruter leur environnement. En l'absence de stimulation olfactive, après un certain temps de latence, les mouches se dispersent au hasard dans le tunnel de vol. Ce type de réponse est également observé chez les femelles de *R. pomonella* (Aluja *et al.* 1993). Deux types de vols semblent prévaloir dans les mécanismes d'orientation vers l'hôte chez la mouche de la tomate. Le premier, direct et rapide comme la réponse aux stimuli visuels, évoque une stratégie de 'aim-and-shoot' (Bursell 1987, Gibson & Brady 1988, Gibson *et al.* 1991, Aluja & Prokopy 1992). Le second, plus lent mais plus soutenu, s'effectue dans le panache d'odeur et implique vraisemblablement une réaction optomotrice (Cardé 1984, Baker 1985). La réponse des femelles est meilleure pour une vitesse de vent modérée (30 cm.s-1) alors qu'à 60 cms-1, le vent devient limitant et contrarie l'envol des mouches. A forte vitesse du vent, la réaction de la mouche semble plus affectée par la qualité de la plume d'odeur que par la seule action mécanique du vent. A une augmentation de la vitesse du vent correspond une diminution de la concentration en composés volatils du panache d'odeur. Brady *et al.* (1995) rapportent que les mouches tsé-tsé localisent efficacement la source d'odeur lorsque le vent atteint une vitesse de 0.5-1 m.s-1. A une vitesse plus élevée, les captures de mouches diminuent, peut-être parce que la 'sphère active' de la plume d'odeur est altérée par la turbulence et la dilution de l'odeur.

La réponse des femelles à différents organes de plantes-hôtes a été analysée en situation de non choix. Dans le cas du bringellier et de la tomate, la réponse aux odeurs de fruits ou de fleurs est meilleure qu'à celles de feuilles. On ne peut mettre en évidence de synergie entre les odeurs des différents organes. Les fruits ne présentent pas la même attractivité selon leur stade de maturité et le profil de réponses diffère selon la plante-hôte. Dans tous les cas, l'odeur de fruits, quel que soit le stade,

déclenche une réponse supérieure au témoin. Sur bringellier, la réponse des femelles se manifeste surtout en présence d'odeurs de fruits verts et l'on note une faible attractivité des fruits mûrs alors que sur anguive on note une attractivité un peu supérieure des fruits mûrs. Sur tomate, les réponses sont contrastées entre variétés. On observe globalement une très faible réponse aux fruits de la variété Boa, cultivée sous serre, alors que pour les variétés Farmer et Poc-poc, de plein champ, les fruits mûrs induisent une meilleure réponse que les fruits verts. On entend souvent parler des 'arômes perdus' de la tomate. Il existe probablement une grande variabilité d'expression et de qualité des parfums selon les variétés, ce qui ne facilite pas le choix du consommateur, de l'expérimentateur et encore moins de la mouche. Les mâles répondent positivement aux effluves des fruits verts de bringellier, en présence d'un flux d'air. Le profil de leur réponse s'apparente à celui des femelles matures.

Chez les Tephritidae, l'attraction des adultes vers l'odeur de fruits-hôtes à un stade favorable pour la ponte a été démontrée chez des monophages comme *T. curvicauda* (Landolt *et al.* 1992) et *B. oleae* (Scarpati *et al.* 1996), chez une oligophage comme *R. pomonella* (Prokopy *et al.* 1973, Reissig 1974, Fein *et al.* 1982, Averill *et al.* 1988), et chez des polyphages comme *B. dorsalis* (Jang & Light 1991), *C. capitata* (Guerin *et al.* 1983, Hernandez *et al.* 1996, Prokopy & Vargas 1996, Katsoyannos *et al.* 1997, Prokopy *et al.* 1997), *B. tryoni* (Eisemann & Rice 1992), *A. ludens* (Robacker & Heath 1996) et *A. suspensa* (Nigg *et al.* 1994). Pour les femelles de *C. capitata*, l'odeur de drupes mûres ou presque mûres de café est plus attractive que celle de drupes vertes, de feuilles ou tiges coupées, de drupes moins mûres ou de drupes mûres de 4 autres espèces de *Coffea* (Prokopy & Vargas 1996, Prokopy *et al.* 1997). Par ailleurs, il n'existe apparemment aucune référence sur la réponse les Tephritidae à des effluves de fleurs à distance. Des variations des réponses de *N. cyanescens* aux organes de plante-hôte sont observées entre les espèces testées. Si l'on observe une forte réponse des femelles aux odeurs de fruits verts et de fleurs de bringellier, la réponse à l'odeur de fruits verts est moins marquée pour l'anguive et la tomate. L'odeur de fruits verts de tomate, de par sa qualité et/ou sa concentration excessive, pourrait déclencher un comportement dit d''arrestment' ou d''habituation' et stimuler la recherche locale d'un site de ponte.

Paramètres affectant la réponse des mouches

Trois catégories de déterminants interviennent dans la recherche de l'hôte: les caractéristiques biologiques de l'insecte et sa capacité à percevoir l'information et à s'orienter, l'environnement conditionnant la disponibilité des ressources et les risques inhérents à leur quête, l'état physiologique comme la maturité sexuelle, déterminant la motivation de l'individu à un moment particulier (Bell 1990). Nous avons cherché à déterminer l'influence de certains paramètres sur la réponse 'standard' décrite.

L'âge des femelles intervient, leur réponse étant plus importante à 8 j qu'à 2 j. En regroupant les femelles par classe de charge en œufs, tous âges confondus, on constate par contre que la réponse ne dépend pas de la pression de ponte. De même, les femelles réagissent de façon identique quel que soit leur statut d'accouplement. En comparant la réponse des femelles à trois périodes de la journée, on observe qu'elle est plus élevée lors de la période préférentielle de ponte (15.00 – 17.00 h).

Le fait que les femelles de *N. cyanescens* manifestent un intérêt croissant avec l'âge pour l'odeur de fruit-hôte pourrait refléter plus leur niveau d'activité global que le degré d'attraction. Par contre, à l'inverse de ce qu'on observe pour les stimuli visuels, cette réponse est indépendante de la charge en œufs des femelles. Les mâles répondent également par un vol orienté à l'odeur de fruit-hôte. De même, les femelles et les mâles de *R. pomonella* répondent positivement à l'odeur de pommes à un stade favorable pour la ponte (Prokopy *et al.* 1973). Mc Donald & Borden (1997) ont montré, en tunnel de vol, que la réponse d'anémotaxie conditionnée par l'odeur de l'hôte chez *D. antiqua* est indépendante du développement ovarien ou du statut d'accouplement des femelles. Par ailleurs, Prokopy & Vargas (1996) ont montré que les femelles immatures de *C. capitata* sont plus attirées par des odeurs alimentaires que par l'odeur de drupes de café mûres, l'inverse étant vrai pour les femelles matures. De même, Judd & Whitfield (1997) ont observé que des pièges amorcés avec des stimuli olfactifs de type 'alimentaire' et 'ponte', attirent davantage les femelles immatures et matures de *D. antiqua*, respectivement. On peut avancer plusieurs hypothèses non exclusives pour justifier ce

comportement orienté de la femelle vers l'odeur de fruit-hôte dès son plus jeune âge : (1) stimulation de l'ovogénèse en présence de la plante-hôte, (2) dispersion vers des sites potentiels de ponte avant la fin de la période de pré-oviposition, et (3) stratégie alternative de recherche du partenaire sexuel. La forte réponse des femelles de *N. cyanescens* à l'odeur de fruit-hôte en fin d'après-midi corrobore l'existence d'une période préférentielle de ponte, liée probablement au rythme biologique de l'insecte. Chez *D. antiqua*, Judd & Whitfield (1997) ont montré que la réponse aux stimuli olfactifs de ponte (dipropyl-disulfide) est faible le matin et commence seulement à augmenter en fin d'après-midi, période préférentielle de ponte observée en laboratoire. Le tunnel de vol offre une plus grande sensibilité que le piégeage en grande cage pour mesurer la réponse des mouches aux stimuli olfactifs. En tunnel de vol, les conditions expérimentales (température, éclairement, vitesse du flux d'air) sont contrôlées. Surtout, l'observation en continu d'un seul individu permet de décomposer sa réponse comportementale en items alors que la variable 'nombre de mouches capturées par piège' issue des tests en grande cage est la résultante d'une série de comportements. En conclusion, le tunnel de vol constitue un outil performant pour déterminer le comportement de recherche des Tephritidae. Le modèle 'mouche de la tomate' nous a permis d'initier la mise au point d'un outil et de méthodes applicables aux autres espèces de mouches des fruits.

1.2.6. Localisation visuelle et olfactive de l'hôte

Les stimuli visuels et olfactifs interagissent probablement lors du processus de localisation de l'hôte à faible distance. Nous avons cherché à caractériser la réponse des femelles de *N. cyanescens* en présence des deux types d'information combinés. Nous avons aussi examiné comment certains paramètres modifient la relation entre stimuli visuels et olfactifs. Enfin, nous avons étudié la relation entre stimuli visuels et olfactifs chez les mâles et selon la maturité sexuelle des femelles.

Les femelles répondant fortement aux odeurs de fruits verts de bringellier, nous avons cherché à voir si l'association de ces odeurs à des stimuli visuels modifiait cette réponse. En non choix, nous avons combiné les odeurs de fruit-hôte à des sphères de couleur plus ou moins attractive : orange vif (très attractive), jaune (moyennement attractive) et bleue (non attractive). En l'absence d'odeur de fruit-hôte, la réponse est plus marquée en présence de modèles sphériques (sauf la sphère jaune) mais n'atteint jamais la même intensité. L'odeur de fruit-hôte augmente la probabilité pour les mouches d'atterrir sur la sphère jaune ou orange, mais non sur la sphère bleue.

A courte distance, on sait que la seule stimulation visuelle suffit pour déclencher l'envol et gouverner l'atterrissage de la mouche. En situation de choix entre deux sphères orange vif, avec ou sans odeur de fruit-hôte, la mouche utilise-t-elle l'information olfactive disponible pour localiser la sphère émettrice d'odeur ou atterrit-elle indifféremment sur l'une ou l'autre des sphères? Dans ces conditions, les mouches parviennent à localiser à distance la sphère émettrice d'odeur de fruit-hôte. Ainsi, une sphère émettant des odeurs de fruits verts de bringellier se montre plus attractive qu'une sphère émettant de l'air propre ou des effluves de fruit-non hôte (courgette ou orange). En revanche, lorsque cette dernière sphère émet l'odeur d'un autre fruit-hôte, piment ou tomate, on ne note plus de préférence nette.

Selon le même dispositif, nous avons aussi proposé simultanément deux types d'odeur provenant d'organes différents de la même plante-hôte (bringellier) ou de fruits-hôtes à différents stades de maturité ou présentés différemment. Les femelles montrent une préférence pour les effluves de fruits verts en compétition avec ceux de feuilles. Par contre, on ne distingue pas de préférence marquée pour les effluves de fruits verts lorsqu'ils sont proposés en choix avec ceux de fleurs ou de fruits mûrs. Les mouches manifestent une préférence marquée pour les fruits verts écrasés par rapport aux fruits intacts ; l'écrasement des fruits provoque très certainement un dégagement plus fort d'odeur ou l'émission de nouvelles molécules. Dans le cas de la tomate, les femelles affichent une préférence pour les effluves de fruits mûrs, en situation de choix avec de l'air propre ou des effluves de feuilles. Par contre, on ne distingue pas de préférence entre fruits mûrs, fruits verts ou fleurs. Nous avons testé la capacité de discrimination des mouches lorsque deux sphères, l'une émettrice d'odeur de fruits verts de bringellier et l'autre d'air propre, sont distantes de 15 cm seulement, en présence de vent. Dans ce

cas, seulement un peu plus de la moitié des mouches atterrissent sur la sphère émettrice d'odeur de fruit-hôte. Ainsi, lorsque les sphères sont trop proches l'une de l'autre, les mouches ne parviennent plus à discriminer précisément la source d'odeur.

Lorsque la sphère orange vif émettrice d'odeur de fruit-hôte est remplacée par une sphère jaune ou bleue, se pose alors le problème pour la mouche de choisir entre un signal visuel fort (sphère orange vif sans odeur) et un signal visuel faible, mais dont l'attractivité se trouve renforcée par une odeur de fruit-hôte. Agrémentée d'odeur, la sphère jaune devient aussi attractive que la sphère orange vif sans odeur. Par contre, la mouche se désintéresse toujours de la sphère bleue. Ces résultats confirment que la stimulation olfactive peut favoriser l'atterrissage sur des fruits ne présentant pas des caractéristiques visuelles optimales, mais dans certaines limites. Dans un autre cas, une sphère orange vif sans odeur est posée au sol à 10 cm devant la sphère émettrice. Elle se trouve donc sur la trajectoire et à plus faible distance de la mouche. Les mouches se posent alors préférentiellement sur la sphère sans odeur qu'elles croisent sur leur chemin. Cet arrêt ne constitue qu'une étape transitoire puisqu'une grande majorité des femelles quitte dans la minute suivante la sphère sans odeur pour rejoindre la sphère émettrice d'odeur. Par contre, si l'on place une sphère jaune devant la sphère orange vif émettrice, 70% des mouches choisissent de contourner la sphère jaune pour atterrir sur la sphère orange vif émettrice. L'intensité du signal visuel détermine encore le choix du site d'atterrissage.

Dans un cas de choix biaisé entre trois sphères, la sphère émettrice se trouve dans l'axe du flux d'air à 100 cm, en face de la mouche, et les deux autres sphères dans un angle de 45°, à 50 cm de chaque côté de la mouche. On crée ainsi une nouvelle situation de concurrence entre la sphère émettrice ou des sphères latérales, sans odeur mais plus proches. Dans cette situation, 1/4 des mouches choisissent la sphère la plus éloignée mais émettrice d'odeur, les autres mouches préférant visiter les sphères plus proches. L'odeur joue un effet d'attraction significatif vers la sphère la plus éloignée, dans le cas où l'on suppose que la répartition théorique des choix en l'absence d'odeur serait de l'ordre de 100% sur les sphères proches.

En conditions naturelles, du fait de la multiplicité des sources, les deux types de stimuli entrent inéluctablement en concurrence à un moment donné.Ainsi, la mouche est amenée dans sa recherche à faire un choix, poursuivre jusqu'au bout la plume d'odeur qui a motivé son vol ou la quitter dès qu'elle repère un fruit, finalité de son déplacement. Nous avons évalué la capacité de la femelles à détourner sa trajectoire de la plume d'odeur pour atteindre son objectif et la hiérarchie entre les deux types de stimuli à courte distance. On propose aux femelles, en non choix, une sphère orange vif située soit dans l'axe de la plume d'odeur, c'est-à-dire à 0° en amont du flux d'air, soit latéralement à 90°, soit en aval du flux d'air à 180°. Dans les deux dernières situations, la mouche devra quitter la plume d'odeur pour atteindre la sphère. Dans ces conditions, le pourcentage de mouches atterrissant sur la sphère orange est plus élevé à 0 et 90° qu'à 180°. Lorsque la sphère est placée dans le champ de la plume d'odeur à 0°, la majorité des mouches effectuent un vol direct avant d'atterrir sur la sphère. En situation de concurrence entre les deux types de stimuli à 90 et 180°, les réactions sont plus partagées. Moins de mouches effectuent un vol direct et une proportion importante choisit de corriger sa trajectoire initiale pour rejoindre la sphère située à 90°. Les premières ont vraisemblablement repéré la sphère avant de prendre leur envol vers la source d'odeur alors que les autres l'ont repérée après avoir initié un vol vers la source d'odeur. Lorsque la sphère se situe à 180°, la probabilité pour les mouches de la localiser avant et surtout pendant le vol diminue, et la majorité des mouches atterrit dans la zone avant du tunnel. La stimulation visuelle reste donc prédominante dans le processus de localisation de l'hôte à courte distance puisque la mouche peut dévier sa trajectoire et quitter le panache d'odeur lorsqu'elle repère une sphère mimant le fruit-hôte.

Chez les femelles matures de la mouche de la tomate, les stimuli visuels et olfactifs peuvent agir indépendamment pour déclencher un comportement de vol orienté. Cependant, l'association d'odeur de fruit-hôte à la sphère orange, en conditions de vent, augmente significativement la réponse des femelles. Connaissant la faible réponse des femelles immatures et des mâles à la sphère orange seule, nous avons cherché à voir si l'association avec l'odeur de fruit-hôte modifiait leur réponse. Nous avons testé la réponse des femelles immatures et des mâles à des stimuli visuels et olfactifs, présentés

seuls ou en combinaison, en situation de non choix : sphère orange et air propre, sphère orange et odeur de fruit-hôte (fruits verts écrasés de bringellier), odeur de fruit-hôte seule ou air propre seul. Chez les femelles immatures et les mâles, la seule présence d'odeur de fruit-hôte suscite un vol contre le vent alors que la sphère orange seule ne se montre pas attractive. La principale différence avec les femelles matures réside donc dans la réponse de ces dernières à la sphère orange, supposée mimer le fruit-hôte.

La faculté des femelles matures de *N. cyanescens* à répondre indépendamment aux stimuli visuels et olfactifs peut expliquer différentes stratégies d'orientation, dépendant des conditions environnementales. En atmosphère statique, les mouches 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. En présence de vent, l'association d'odeur de fruit-hôte aux stimuli visuels augmente la probabilité pour les mouches de détecter l'hôte. La stimulation olfactive favorise aussi l'atterrissage sur des modèles ne présentant pas les caractéristiques visuelles optimales mais jusque dans certaines limites. Cependant, les situations de concurrence entre stimuli visuels et olfactifs soulignent le rôle essentiel de la vision dans la localisation à faible distance de l'hôte. La plupart des mouches préfèrent quitter la plume d'odeur une fois qu'elles ont repéré la sphère mimant le fruit-hôte. De même, chez les femelles de *R. pomonella*, les caractéristiques visuelles jouent un rôle clé dans la localisation d'un fruit à courte distance (Prokopy & Roitberg 1984, Roitberg 1985, Aluja & Prokopy 1993). Cependant, les stimuli olfactifs peuvent intervenir significativement en augmentant la probabilité de détecter des fruits peu visibles ou rares (Aluja & Prokopy 1993). Par ailleurs, l'odeur de fruit-hôte et des stimuli visuels mimant la silhouette d'un arbre, agissent en synergie sur la réponse des femelles de *R. pomonella* (Green *et al.* 1994). L'odeur des fruit-hôte peut agir notamment en stimulant l'activité de recherche visuelle (Aluja & Prokopy 1993).

1.2.7. Stimuli et comportement de ponte

Le comportement de ponte de *N. cyanescens* a été décrit en détail, afin de rechercher l'existence éventuelle de mécanismes visant à marquer le site de ponte pour le protéger contre l'arrivée de nouveaux congénères. Ainsi, chez la mouche de la pomme, *R. pomonella*, la femelle frotte l'ovipositeur sur le fruit après la ponte et dépose une phéromone de marquage (HMP ou Host Marking Pheromone)(Prokopy 1972). Chez *B. oleae*, la femelle aspire le jus du fruit qui sourd du trou de ponte pour le répandre sur le fruit. Ce jus contient des composés qui inhibent de nouvelles pontes (Prokopy & Haniotakis 1976). Aucun comportement de ce type n'a été observé chez *N. cyanescens*.

Nous avons ensuite cherché à mesurer la réponse à des stimuli non plus en termes de vol orienté et d'atterrissage, mais par l'unique variable finale 'nombre d'œufs pondus'. Celle-ci dépend de stimuli supplémentaires de contact, visuels, olfactifs, tactiles, voire gustatifs. Nous avons utilisé comme supports de ponte des fruits-hôtes ou des dômes en matière plastique, garnis de trous régulièrement répartis sur toute leur surface qui présentent l'avantage de permettre la comparaison de l'influence de différents composés volatils sur le choix de ponte des femelles, en se soustrayant de l'influence des stimuli de contact. En situation de choix entre deux dômes de couleur jaune ou orange vif émettant une odeur de tomate verte femelles, la préférence des femelles en termes de ponte se porte sur le dôme orange vif, quelle que soit la couleur du fond, ce qui montre que les caractéristiques visuelles de l'hôte interviennent dans le choix du site de ponte.

En présence de deux dômes contenant des fruits verts de plante-hôte, de plante-non hôte ou aucun végétal, les femelles montrent une nette préférence de ponte pour le dôme présentant l'odeur de fruit-hôte. Cependant, il n'est pas rare qu'elles déposent quelques œufs dans les dômes contenant les fruits-non hôtes. En présence de dômes émettant des effluves de fruits verts, de feuilles ou de fleurs de bringellier, en situation de choix, les mouches pondent préférentiellement dans le dôme d'où émane l'odeur de fruit. Toutefois, les dômes contenant des fleurs suscitent aussi un nombre important de pontes. Les fruits verts de bringellier ou de tomate, constituent le stade le plus sensible aux attaques des mouches en conditions réelles. L'odeur dégagée par les fruits à différents stades de maturité

influence-t-elle la décision de ponte des femelles ? Lorsque les fruits verts et les fruits mûrs sont disposés sous des dômes orange vif, les femelles pondent préférentiellement dans le dôme présentant des odeurs de fruits verts, quelle que soit la plante-hôte considérée (tomate, bringellier). Là encore, le pourcentage de réponses exclusives en faveur de l'odeur de fruit vert n'est pas très élevé. Par contre, lorsque les fruits verts de tomate sont placés sous le dôme jaune, de couleur moins attractive, les femelles répartissent leurs œufs également entre le dôme jaune et le dôme orange, contenant le fruit mûr. La couleur du dôme joue donc bien un rôle non négligeable dans le choix du site de ponte des femelles.

Lorsque l'on propose aux femelles une tomate verte et une tomate mûre de même taille, toutes deux non infestées, l'insecte dispose simultanément des stimuli tactiles, physiques et chimiques pour exercer son choix. En situation de choix, les femelles pondent préférentiellement dans la tomate verte, avec un pourcentage très fort de réponses exclusives. La différence est donc plus marquée lorsque les femelles disposent simultanément de tous les stimuli. Même en situation de non choix, les femelles montrent une nette préférence de ponte pour les tomates vertes. Le nombre moyen d'œufs pondus par femelle est trois fois supérieur pour les fruits verts que pour les fruits mûrs.

Paramètres affectant la réponse des mouches

Les femelles choisissent-elles préférentiellement les fruits sur lesquels elles se sont alimentées à l'état larvaire ? Un tel comportement pourrait résulter d'un conditionnement larvaire ou de l'existence de populations inféodées à une espèce-hôte spécifique. Si l'on propose à des femelles matures issues de bringellier ou de tomate, deux dômes contenant deux fruits verts écrasés de bringellier ou un morceau de tomate verte, les femelles pondent préférentiellement dans les dômes contenant des odeurs de fruits de bringellier, quel que soit leur hôte larvaire d'origine. Cependant, la différence est moins marquée chez les femelles issues de la tomate.

Chez certains phytophages, la présence de congénères dans le fruit peut être perçue à partir de substances répulsives ou inhibitrices d'origine végétale, déposées par l'insecte adulte ou la larve (Robert 1986). La femelle de *N. cyanescens* a-t-elle la capacité de discerner la présence ou le passage de congénères ? En proposant à des femelles matures, en situation de choix, deux tomates vertes de même âge et de même taille, l'une intacte et l'autre infestée par des œufs (de différents âges), ou par des larves (de différents stades), on constate que la présence de larves dans le fruit a un effet inhibiteur sur la ponte mais que les femelles ne sont pas capables de détecter la présence d'œufs. De plus, une bonne partie des pontes additionnelles sur la tomate contenant des œufs de 2 j, sont déposées dans les anciens trous de ponte, ce qui exclue apparemment tout marquage de la première ponte pour dissuader des pontes additionnelles de congénères. Les piqûres très récentes, ou la simple blessure du fruit, auraient même un effet attractif. On peut supposer que des composés produits par la dégradation du végétal ou présents dans les fécès des larves permettent aux femelles de détecter la présence de congénères à ce stade. Ce comportement s'accorde avec le profil des pontes observé sur tomates, au champ. L'interprétation de nos observations doit être nuancée par le fait que les femelles testées sont moins sélectives car elles subissent une forte pression de ponte (Roitberg & Prokopy 1983), n'ont aucune expérience de ponte (Prokopy *et al.* 1990) et proviennent de l'élevage. La discrimination des fruits infestés par des larves est rapportée également chez *B. dorsalis* et *B. oleae* (Girolami *et al.* 1981, Prokopy *et al.* 1989). Fitt (1984) et Prokopy *et al.* (1989) ont mis en évidence la capacité de détection des fruits infestés par des larves, chez les femelles de *B. tryoni* (Frogatt), *B. jarvisi* (Tryoni) et *B. dorsalis*, apparemment sur la base composés émis par le fruit suite à l'activité larvaire. Par contre, ces espèces sont incapables de discriminer les fruits contenant des œufs et ne déposent pas de phéromone de marquage. La présence d'une éventuelle phéromone de marquage chez *N. cyanescens* serait à vérifier, d'une part sur des mouches sauvages, et d'autre part sur d'autres hôtes comme le bringellier et la morelle dont la petite taille ne permet le développement que d'une ou deux larves. En effet, les espèces de *Rhagoletis* sont typiquement associées à des petits fruits ou baies, d'une capacité d'accueil réduite. Toutefois, plusieurs espèces spécialistes telles que *Bactrocera opiliae* (Drew & Hardy) et *Bactrocera cacuminatus* (Hering) (Fitt 1984, Prokopy *et al.* 1989) utilisent des petits fruits de1-2 g et ne possèdent pas de système de marquage. Enfin, Frias (1995) observe que, de la même façon, les

femelles de *R. tomatis* pondent préférentiellement dans les tomates déjà parasitées par des œufs. L'auteur va jusqu'à supposer l'action d'une phéromone d'agrégation déposée par les femelles juste après la ponte, comportement plutôt inhabituel chez les espèces du genre *Rhagoletis*. Malgré la présence d'une phéromone de marquage, les femelles de *C. capitata* peuvent être attirées par l'odeur émise par des oranges blessées artificiellement, et préfèrent utiliser une blessure ou un ancien trou de ponte pour déposer leurs œufs (Papaj *et al.* 1989, Papaj *et al.* 1990, Papaj *et al.* 1992, Frias 1995). De même, les femelles de *Rhagoletis boycei* Cresson et *Rhagoletis juglandis* Cresson utilisent d'anciens trous de ponte pour déposer leurs œufs (Papaj & Alonso-Pimentel 1997). La décision de la femelle de pondre ses œufs dans un fruit infesté est déterminée par la balance entre des informations positives (odeur de l'hôte) et négatives (phéromone de marquage). L'état physiologique influe également sur la décision de la femelle : une forte pression de ponte va inciter la femelle, notamment par économie de temps, à déposer ses œufs dans des fruits présentant déjà une perforation (Papaj *et al.* 1992).

Le caractère oligophage de la mouche de la tomate, résulte-t-il de la sélection de l'hôte par les femelles et/ou de l'impossibilité pour les larves de se développer dans un autre substrat ? Nous avons testé la réussite du développement larvaire dans différentes familles de plantes. Les femelles sont très peu sélectives quant à la qualité du substrat de ponte lorsqu'elles présentent une forte pression de ponte et sont naïves. On peut ainsi les contraindre à déposer leurs œufs à peu près n'importe où, du fruit-non hôte à un dôme en matière plastique présentant des trous. Nous avons ainsi testé la réussite du développement larvaire sur 6 Solanaceae (tomate Jackal, poc-poc, Farmer, piment, aubergine, poivron), 6 plantes-non hôtes (banane, courgette, concombre, orange, citron, pomme) et le milieu d'élevage artificiel des larves de *C. capitata* et *C. rosa* (Etienne 1982). Les larves de *N. cyanescens* n'ont pu se développer que dans les fruits de Solanaceae proposés, ce qui témoigne de l'étroite relation entre cette Tephritidae et les Solanaceae. La survie de l'espèce dépend donc essentiellement de la capacité des femelles pondeuses à localiser puis reconnaître le site de ponte favorable au développement larvaire. Il serait toutefois intéressant d'étendre cette expérimentation à une gamme de plantes plus importante. Cette sélection de l'hôte s'opère à plusieurs niveaux : famille, espèce, individu (taille, stade de maturité, présence de congénères ou d'autres phytophages, etc.). La seule information olfactive suffit aux femelles pour sélectionner les fruits de Solanaceae, en situation de choix avec des odeurs de fruits-non hôtes ou un témoin sans odeur. De même, les femelles sont capables sur la seule base olfactive de pondre préférentiellement sur le stade de maturité 'vert' du bringellier et de la tomate. Cependant, la préférence des femelles, en situation de choix, s'exprime de façon globale car elles ont tendance à répartir leur ponte dans les deux dômes proposés. Ce comportement de discrimination 'limitée' des femelles peut s'expliquer par une forte pression de ponte (Roitberg & Prokopy 1983), l'absence d'apprentissage, le peu de sites de ponte proposés allié à une propension à distribuer leurs œufs, ou encore une information olfactive insuffisante à elle seule. Cette dernière hypothèse semble plausible puisque le degré de discrimination entre stades de maturité de la tomate augmente nettement lorsque la mouche dispose simultanément de toutes les informations, visuelles et de contact (fruits intègres). Les différents stimuli peuvent agir en synergie pour déterminer le choix de ponte des insectes (Harris & Miller 1982, Prokopy & Roitberg 1984, Harris & Miller 1988).

Les caractéristiques de couleur agissent de façon non négligeable sur le choix de ponte puisqu'on parvient à 'tromper' les femelles lorsqu'on associe des stimuli visuels faibles aux stimuli olfactifs forts, et inversement. Une telle préférence de ponte sur la base des caractéristiques de couleur a été montrée chez *Rhagoletis* spp. (Prokopy & Boller 1971, Levinson & Haisch 1982), *C. capitata* (Katsoyannos *et al.* 1986) et *C. rosa* (Quilici *et al.* 1994). La couleur orange constitue également un stimulus de ponte chez les femelles de *B. oleae* et *R. indifferens* (Katsoyannos & Pittara 1983, Katsoyannos *et al.* 1985, Messina & Jones 1990). D'autre part, il serait intéressant de hiérarchiser les différents stimuli impliqués dans le choix du site de ponte. Prokopy *et al.* (1984) et Freeman & Carey (1990) rapportent que la taille de l'hôte est le principal facteur déterminant le choix des femelles de *C. capitata*. Nous avons constaté au champ que les petites tomates recevaient plus de pontes. Cependant, chez les différentes mouches des fruits étudiées, la préférence d'une taille de leurre de ponte n'est pas toujours en adéquation avec la taille de l'hôte naturel (Katsoyannos & Pittara 1983). Notons enfin que les expériences en cages, pour apprécier la réponse de ponte des femelles à différents substrats, offrent

des conditions bien éloignées de la réalité. En milieu naturel, les mouches bénéficient d'une liberté totale de déplacement, et appréhendent de multiples stimuli présents dans leur environnement, susceptibles de moduler leur réponse.

Même si, quel que soit leur hôte d'origine, les femelles de *N. cyanescens* préfèrent pondre dans les dômes contenant des fruits de bringellier, les femelles issues de la tomate font preuve de moins de discrimination dans le choix de l'hôte. Dans ce sens, Prokopy *et al.* (1988) ont observé que les baies d'aubépine sont acceptées plus facilement que les pommes par les femelles de *R. pomonella*, quelle que soit leur origine. Cependant, les femelles dont l'hôte larvaire d'origine est une pomme ont une plus forte propension à pondre dans une pomme que celles dont l'hôte larvaire est une baie d'aubépine. Les femelles testées étant naïves et aucun conditionnement larvaire n'ayant été mis en évidence, les auteurs concluent que les différences phénotypiques observées dans la réponse aux fruits ont probablement une base génétique. Dans un scénario très hypothétique mais passionnant, on peut imaginer que les femelles collectées à partir de tomates appartiennent à une population dite 'migratrice' dont la plasticité comportementale des individus leur conférerait la possibilité de changer d'hôte. Elles pourraient passer, par exemple, de la tomate au bringellier, et inversement, en fonction de la disponibilité des ressources. D'un autre côté, il existerait des populations dites 'sédentaires', inféodées plus spécifiquement à un hôte sauvage comme le bringellier, fructifiant tout au long de l'année. Il serait intéressant de comparer les pontes sur des fruits intègres, à partir desquels les différences s'exprimeraient peut-être plus nettement, puis de séparer les effets dus au conditionnement larvaire des effets liés au patrimoine génétique des individus. En outre, une étude sur la variabilité génétique au sein de différentes populations de l'espèce s'avérerait très intéressante.

2 - Interactions tri-trophiques « parasitoïde / Tephritidae hôte / plante-hôte »

2.1. Contexte

Avec plus de 1300 espèces décrites, les Opiinae constituent l'une des plus grandes sous-familles au sein de la famille des Braconidae. De nombreuses espèces de cette sous-famille ont été utilisées en lutte biologique contre les Tephritidae et les Agromyzidae (Wharton 1997). Ainsi, à La Réunion, nous avons conduit un programme de lutte biologique classique de 1995 à 2000 en vue d'améliorer le contrôle naturel des populations de la mouche du melon, *B. cucurbitae*, et de la mouche méditerranéenne des fruits, *C. capitata*. Dans ce cadre, deux parasitoïdes larvo-pupaux (respectivement *Psyttalia fletcheri* et *Diachasmimorpha tryoni*) ont été introduits dans l'île en vue de leur acclimatation, en partenariat avec l'USDA Hawaii et l'Université d'Hawaii. Une bonne connaissance de l'écologie comportementale de ces auxiliaires nous est apparue indispensable, en particulier en termes de dispersion et de localisation de l'hôte, ce qui nous amené à développer un travail de recherche sur les stimuli intervenant dans la localisation de l'hôte et de son habitat chez ces deux espèces d'hyménoptères (thèse de B. Hurtrel).

A l'émergence, une femelle de parasitoïde se retrouve souvent dans un habitat étranger loin de sa population hôte, et doit alors être à même de localiser celle-ci pour assurer sa descendance (Vinson 1976). Doutt (1964) divisé en 4 étapes le processus aboutissant au parasitisme : la localisation de l'habitat de l'hôte, la localisation de l'hôte, l'acceptation de l'hôte et la convenance de l'hôte, les trois premières étapes constituant le processus de sélection de l'hôte. Vinson *et al.* (1975) ont ajouté à cette séquence une cinquième étape, la régulation de l'hôte. La recherche de l'hôte par les parasitoïdes a fait l'objet de nombreux travaux (Vinson 1976, Vet & Dicke 1992, Turlings *et al.* 1993, Takabayashi & Dicke 1996). Cependant, pour comprendre les différences inter-spécifiques, il est important de considérer le complexe écologique dans lequel évolue le parasitoïde (Vet & Dicke 1992). La spécificité des parasitoïdes doit être considérée au niveau du ravageur mais aussi à celui de la plante. Ils peuvent ainsi se développer sur un hôte attaquant une ou quelques espèces de plantes seulement, ou au contraire sur un hôte généraliste attaquant une large gamme de plantes.

Les substances allélochimiques, intervenant dans la communication inter-spécifique, sont classiquement divisées en kairomones, lorsque la réponse induite est favorable au récepteur, allomones lorsque elle est favorable à l'émetteur, et synomones lorsqu'elle est à la fois favorable aux deux. Ces composés chimiques jouent un rôle majeur dans chaque étape de la recherche de l'hôte par un parasitoïde. Outre leur rôle important dans la localisation de l'habitat (Thorpe & Caudle 1938, Nishida 1956, Shahjahan & Streams 1973, Vinson 1976) les composés émis par les plantes peuvent également être utilisés par les parasitoïdes pour localiser l'hôte lui-même. Ainsi, des sémiochimiques émis par une plante blessée artificiellement provoquent une réponse positive chez plusieurs espèces de parasitoïdes, comme *Microplitis croceipes* (Cresson), *Campoletis sonorensis* (Cameron), et *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Elzen *et al.* 1983, Loke *et al.* 1983, Eller *et al.* 1988). Cependant, les composés dérivés de l'activité de l'hôte, ou « SIH » (« Synomones Induites par l'Herbivore »), qui sont qualitativement et/ou quantitativement différents de ceux émis par une plante saine ou lésée artificiellement, sont également importants pour la localisation de l'hôte (Vet & Dicke 1992, Turlings *et al.* 1993, Dicke 1994, Takabayashi *et al.* 1995, Turlings *et al.* 1995, Takabayashi & Dicke 1996). Le plus souvent, les parasitoïdes répondent d'avantage à des plantes attaquées par l'hôte qu'à des plantes blessées artificiellement (Vinson 1975, Loke *et al.* 1983, Turlings *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1991, Du *et al.* 1996, Ngi-Song *et al.* 1996). Certains ravageurs déposent en outre des HMP lors de la ponte et des parasitoïdes, utilisent parfois ces phéromones pour localiser leur hôte. Il s'agit principalement de parasitoïdes d'œufs (Prokopy & Webster 1978, Roitberg & Lalonde 1991, Boller *et al.* 1994) mais aussi de larves (Hoffmeister & Gienapp 1999). D'autres parasitoïdes utilisent les phéromones sexuelles ou les phéromones d'agrégation de l'hôte (Mitchell & Mau 1971, Noldus 1989, Hedlund *et al.* 1996, Couty *et al.* 1999). La spécificité des SIH a été discutée par Vet & Dicke (1992) qui postulent que les parasitoïdes sont confrontés à un problème de « fiabilité-détectabilité » des signaux. Les signaux provenant de l'hôte lui-même sont les plus fiables pour révéler sa présence, mais les moins faciles à détecter. Au contraire, les synomones émises par la plante sont faciles à percevoir à distance mais sont d'assez mauvais indicateurs de la présence d'un hôte. La production de SIH permet

de résoudre ce problème puisqu'elles combinent la forte détectabilité des volatils des plantes et la forte fiabilité dans l'indication de la présence d'un hôte. Les composés volatils émis par les plantes peuvent être perçus et utilisés à longue distance par les parasitoïdes, alors que l'importance des composés liés au ravageur augmente au fur et à mesure que le parasitoïde se rapproche de celui-ci.

La spécialisation de l'herbivore vis-à-vis de ses plantes hôtes joue également un rôle important, en influant sur la façon dont le parasitoïde va utiliser les informations chimiques. Les parasitoïdes sont fortement spécialisés en raison de leur forte dépendance physiologique avec l'hôte pour le développement de leur descendance. Le degré de spécificité du parasitoïde modifie le type de substances dont celui-ci va se servir pour découvrir son hôte. Un parasitoïde généraliste présente une faible adaptation sur les substances provenant du deuxième niveau trophique. Si les hôtes sont spécialisés sur une plante hôte, les informations données par la plante peuvent devenir relativement importantes. Vet & Dicke (1992) ont fait plusieurs hypothèses sur les types de substances utiles au parasitoïde dans son processus de recherche de l'hôte suivant les degrés de spécialisation des différents niveaux trophiques.

Vinson (1976) a divisé les substances sémiochimiques en 6 groupes en fonction de leur place dans le processus de recherche de l'hôte et en fonction de l'organisme émetteur. Les signaux du groupe I sont des composés volatils associés à l'hôte, vers lesquels les parasitoïdes peuvent s'orienter à une distance modérée. Le type de source de ces composés volatils dépend de l'interaction sélective entre le parasitoïde et la biologie et le stade de l'hôte attaqué. Pour les parasitoïdes, découvrir des hôtes dissimulés présente un défi auquel ils ont répondu en développant différentes approches de la sélection de l'hôte. En général, ils ont évolué de manière à répondre uniquement aux stimuli indiquant la présence potentielle d'un hôte. Les signaux impliqués dans la sélection d'un hôte y sont associés mais ne sont généralement pas directement liés à l'hôte, et n'exercent donc pas ou peu de pression sélective sur le stade hôte visé. Ces signaux jouant un rôle dans cette étape de la sélection de l'hôte peuvent provenir de différentes sources: la plante hôte (appel de la victime), l'hôte, ou les organismes associés (microorganismes). Une fois le parasitoïde arrivé à proximité d'hôtes potentiels, il lui reste à localiser des signes confirmant leur présence. Lorsqu'il y a présence évidente d'un hôte, ils montrent une plus grande activité de recherche et doivent se repérer par rapport à des activités spécifiques de l'hôte (Lewis *et al.* 1975, Strand & Bradleigh-Vinson 1982). Les signaux impliqués dans cette étape, ou signaux du groupe II, sont en général des composés semi-volatils qui proviennent de l'activité des hôtes (fèces, sécrétions salivaires…). En général, ces signaux ne sont pas attractifs mais provoquent plutôt des réponses de type ortho ou klino-kinétiques (Kainoh 1989). La plupart d'entre eux provoque une augmentation de l'activité de recherche et un maintien du parasitoïde dans la zone concernée (Lewis *et al.* 1975, Strand & Bradleigh-Vinson 1982). On peut étudier ces composés en menant des expérimentations en boîte de Pétri ou dans un olfactomètre à 4 voies. Cependant, ces composés ne permettant pas au parasitoïde de localiser précisément son hôte, d'autres substances interviennent donc, qualifiées de "stimulants de recherche". Les signaux du groupe III sont des composés non-volatils intervenant lors de la transition recherche antennaire - piqûre. A ce niveau, les facteurs physiques jouent aussi un rôle important. Les sources des signaux de groupe III sont limitées à des caractéristiques chimiques et physiques de la surface de l'hôte à quelques exceptions près. De nombreux hôtes se trouvent inclus dans un substrat (tissus végétaux ou sécrétions de l'hôte). Ces couvertures sont alors analogues à la surface de l'hôte et leurs caractéristiques chimiques et physiques sont importantes.

Les synomones dérivées des plantes peuvent également être incorporées dans le corps de l'hôte ou dans ses excrétions et influencer le comportement du parasitoïde. Par exemple, *Microplitis demolitor* (Wilkinson) élevé sur *Heliothis zea*, elle-même élevée sur hôte végétal naturel répond à ce végétal infesté, ce qui n'est pas le cas si l'hôte est élevé sur milieu artificiel (Hérard *et al.* 1988). Dans ce cas, des dérivés chimiques végétaux sont présents dans le cocon de l'hôte, et le contact du parasitoïde avec ces composés pendant de la nymphose et l'émergence augmente la réponse de l'adulte à certaines odeurs végétales. Monge & Cortesero (1996) ont mis en évidence que chez *Eupelmus vuiletti* Crw. (Eupelmidae) et *Dinarmus basalis* Rond. (Pteromalidae), deux parasitoïdes de la bruche *Bruchidius atrolineatus* (Pic), la réponse au complexe plante infestée / hôte n'est pas fixée génétiquement, mais qu'un apprentissage avant l'émergence est nécessaire à l'établissement d'une sensibilité des adultes aux

volatils du complexe. Ce phénomène d'expérience préimaginale est appelée par Corbet (1985) "hypothèse d'héritage chimique" ("chemical legacy hypothesis").

2.2. Travaux de recherche

Nos travaux se sont concentrés sur *P. fletcheri* et *D. tryoni*, parasitoïdes de *B. cucurbitae* et de *C. capitata* respectivement. Les femelles de ces parasitoïdes larvo-pupaux s'attaquent préférentiellement aux larves de troisième et dernier stade de leurs hôtes (Ramadan *et al.* 1989a, b, Wong *et al.* 1990). Dans une première étape, il s'est avéré indispensable d'étudier la biologie du développement et de la reproduction des deux Braconidae (Hurtrel *et al.* 1998). Les deux espèces sont des parasitoïdes larvo-pupaux solitaires, koïnobiontes, dont les femelles sont pro-synovigéniques. Les intervalles thermiques autorisant leur développement préimaginal sont comparables à ceux de leurs hôtes. Les femelles des deux espèces vivent entre 10 et 20 jours et pondent principalement entre le 3ème et le 10ème jour après leur émergence. La fécondité réalisée est d'une trentaine de descendants pour *P. fletcheri* et d'une cinquantaine pour *D. tryoni.* Privées d'hôtes, les femelles de *P. fletcheri* vivent plus longtemps que les femelles oviposantes alors que, chez *D. tryoni*, aucun effet de la ponte sur la longévité des femelles n'a été observé.

Nous avons ensuite cherché à comparer les stratégies de recherche de l'hôte chez ces deux parasitoïdes en nous intéressant aux complexes tri-trophiques au sein desquels ils s'insèrent. Pour les deux espèces, nous avons ainsi testé en tunnel de vol différents stimuli olfactifs provenant de la plante (synomones), de l'hôte (kairomones) ou de la plante attaquée (SIH), afin de déterminer les types de composés volatils qui permettent au parasitoïde de localiser l'habitat de son hôte puis son hôte lui-même. Quels que soient les paramètres qualitatifs considérés ("vol", "visite du tiers avant du tunnel", "hovering", "découverte de la source", "tapotement antennaire sur la source" et "sondage sur la source"), les femelles de *P. fletcheri* montrent une forte attraction vers des fruits infestés et une attraction moyenne vers des fruits pourris ou des fruits sains. Par contre, aucune découverte de la source n'est enregistrée lorsque celle-ci est constituée de larves-hôtes lavées à l'eau. Les synomones du fruit et les synomones induites par la consommation des fruits par les larves (SIH) semblent donc responsables de l'attraction des femelles du parasitoïde. L'espèce de fruit influence la réponse des femelles lorsque le fruit est infesté. C'est la citrouille qui provoque le taux de découverte des fruits infestés le plus important, suivie par la courgette et le concombre, puis par la pastèque et la margose. La différence entre les réponses des femelles de *P. fletcheri* aux fruits infestés et non-infestés s'accroît au fur et à mesure que l'on se rapproche de la ponte. Cela pourrait indiquer une importance croissante des SIH (ou d'autres signaux liés à l'hôte) par rapport aux synomones lorsqu'on se rapproche de la source. Les comportements directement liés à la ponte, comme le sondage, sont principalement observés lorsque le fruit est infesté. La détectabilité de ces signaux chimiques est très importante dans la localisation de l'hôte. De nombreux terpénoïdes, phénols aromatiques, alcools, aldéhydes, etc. se volatilisent facilement lorsqu'ils sont exposés à l'air et sont donc libérés lorsque les tissus végétaux sont endommagés. Les plantes intactes libèrent également de tels composés par les stomates ouverts, par la cuticule de feuilles ou par les parois glandulaires, mais le taux d'émission est beaucoup plus faible que lorsque la plante est blessée. Les composés volatils des plantes peuvent être classés en composés généraux ou spécifiques. Les composés les plus communément rencontrés sont les « Green Leaf Volatiles » responsables de l' « odeur verte » (Visser & Avé 1978). Ce sont des alcools ou des aldéhydes à 6 carbones ainsi que leurs dérivés, des acétates principalement, en général produits par oxydation des acides gras présents dans les parties vertes (Hatanaka 1993). L'abondance relative des composés responsables de l'odeur verte peut être spécifique d'une plante donnée. Des insectes sont capables de percevoir ces variations spécifiques et de les utiliser pour distinguer des plantes-hôtes de plantes non-hôtes (Visser & Avé 1978). La majorité des plantes produisent également des composés volatils caractéristiques du taxon. Ainsi, on trouve chez les Cucurbitaceae des composés de l'odeur verte, mais également des composés à 9 carbones propres à cette famille végétale, qui sont responsables de l'odeur de « concombre » (Forss *et al.* 1962). D'autres composés sont responsables des odeurs de « pastèque » et de « melon » (Kemp *et al.* 1972, Kemp *et al.* 1974). Tous ces composés sont dérivés de la transformation des acides gras en C18 saturés, mono- et bi-insaturés. Les dommages

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

La réponse des femelles de *D. tryoni* aux différentes sources utilisées s'est révélée d'un niveau général assez faible. Les résultats obtenus nous permettent seulement d'avancer quelques hypothèses quant au comportement de recherche de l'hôte par ce parasitoïde. En termes de paramètres qualitatifs comme quantitatifs, les plus fortes réponses sont obtenues avec des fruits infestés et des fruits pourris. Les larves hôtes lavées ne présentent aucun intérêt pour les femelles alors que les réponses aux fruits sains et aux « larves+milieu » sont très faibles. La méthodologie d'étude de *D. tryoni* en tunnel de vol devrait toutefois être précisée ; en particulier il est probable que la vitesse de flux d'air utilisée ait été trop forte pour cette espèce.

Nous avons démontré que les larves-hôtes lavées à l'eau ne sont pas attractives pour les femelles des deux parasitoïdes étudiés. La même constatation a été faite chez un parasitoïde de spécificité comparable à celle de *P. fletcheri* : *Tribliographa rapae* W. (Figitidae), parasitoïde de la mouche du chou *Delia radicum* L. (Anthomyiidae) (Neveu-Bernard-Griffiths 1998). Cette absence de réponse pourrait être propre aux parasitoïdes dont les hôtes sont cachés. Les hôtes de ces deux parasitoïdes se trouvant dans un substrat, les éventuelles kairomones qu'ils peuvent émettent ne sont pas détectables à distance, et leur influence ne doit intervenir qu'à très courte distance, lorsque le parasitoïde a localisé le végétal infesté, lors de la reconnaissance et de l'acceptation de l'hôte. Cela rejoint l'hypothèse de Vet & Dicke (1992) selon laquelle les kairomones, bien qu'excellents indicateurs de la présence d'un hôte ont une faible détectabilité, surtout à longue distance.

En collaboration avec le Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles de l'Université de la Réunion (Prof. J. Smadja), des travaux préliminaires ont été conduits en vue de la caractérisation chimique des composés impliqués dans le processus de localisation de l'hôte. La microextraction en phase solide (SPME) a été utilisée, ses principaux avantages résidant dans sa simplicité, l'absence de solvants qui évite des manipulations excessives sur les échantillons, et sa rapidité (Arthur *et al*., 1992). L'échantillon adsorbé est composé de l'atmosphère présente au dessus de la matière végétale, la technique utilisée pour l'adsorption des composés volatils étant la collecte d'effluve (Headspace) statique. L'analyse elle-même a été réalisée par le couplage chromatographie en phase gazeuse / spectrométrie de masse. *Psyttalia fletcheri* étant notablement attiré par les fruits sains en tunnel de vol, des composés propres aux Cucurbitaceae saines pourraient faire partie du bouquet d'odeurs attractives pour les femelles de cette espèce. Dans les fruits des trois espèces de Cucurbitaceae étudiées, on trouve principalement des alcools, des aldéhydes et des monoterpènes. La citrouille se caractérisée par une forte proportion d'aldéhydes en C6 et C9 avec une prédominance du trans-hex-2-énal, du cis-non-6-énal, du nonanal, de l'acétaldéhyde. On y trouve également du trans,cis-nona-2,6-diénal, de l'hexanal et du trans-non-2-énal. Outre les aldéhydes, on trouve en outre du limonène et de l'octan-3-one. La courgette offre un profil chimique plus simple avec essentiellement des composés en C6. Elle est caractérisée par la prépondérance du limonène, de l'oct-1-én-3-ol et du trans-hex-2-énal. Dans les fruits verts de margose, 18 composés sont identifiés, les composés majoritaires étant le trans-hex-2-énal, le cis-penta-1,3-diène, le benzaldéhyde et le limonène. Les aldéhydes en C6 sont les composés responsables de l' « odeur verte », les aldéhydes en C9 de l'odeur de « concombre », alors que le limonène donne une odeur citronnée et fraîche. De la même manière que le mûrissement, l'infestation et la dégradation des fruits par les larves de *B. cucurbitae* provoquent des modifications du profil odorant des échantillons. Des composés absents ou présents en faible proportion dans les fruits sains apparaissent ou voient leur importance augmenter dans les fruits infestés. C'est le cas de l'acide acétique qui se retrouve dans la citrouille et la margose infestées. C'est aussi le cas du limonène, de l'hexanol et du cis-hex-3-énol dans la citrouille et la margose, ainsi que de l'éthanol dans la citrouille et du cis-penta-1,3-diène dans la margose. A l'opposé, certains composés voient leur importance relative diminuer par rapport à d'autres composés devenus prédominants. C'est le cas du trans-hex-2-

énal dont l'importance relative devient nulle dans la citrouille infestée et diminue dans la margose infestée. Le 2-éthylfurane et le 2-pentylfurane, qui sont présents dans la citrouille à tous stades phénologiques, disparaissent presque dans les fruits infestés. C'est le cas également de l'hexanal, du cis-non-3-énal et de l'oct-1-én-3-ol dans la citrouille infestée.

Nous avons mis en évidence l'importance des synomones végétales dans la localisation des hôtes par *P. fletcheri*. La découverte de la source par les femelles de cette espèce semble obéir à un processus en deux étapes : les synomones seraient responsables du vol orienté vers la source et des composés liés à la présence des hôtes dans le fruit (SIH) déclencheraient l'atterrissage sur le site de ponte potentiel. Les forts pourcentages de découverte de la source obtenus pour cette espèce en tunnel de vol sont peut-être dus au fait que son hôte est élevé sur milieu naturel (courgette). Les femelles, que nous avons qualifiées de naïves car sans aucun contact avec des fruits de Cucurbitaceae depuis l'émergence ni aucune expérience de ponte, pourraient avoir eu une expérience préimaginale comme Hérard *et al.* (1988) l'ont signalé chez un autre Braconidae. De façon similaire, les faibles taux de réponses obtenus avec *D. tryoni* pourraient résulter de l'absence d'expérience pré-imaginale, son hôte étant élevé sur milieu artificiel.

Greany *et al.* (1977b) ont montré que les femelles de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), un autre Opiinae parasitoïde de *B. dorsalis*, sont très attirées par des composés de fermentation des fruits, principalement l'acétaldéhyde, l'éthanol et l'acide acétique. Bien que ces composés soient typiquement issus de fermentations, *D. longicaudata* semble les utiliser pour localiser ses hôtes. Considérant le nombre d'espèces de Tephritidae hôtes de ce parasitoïde et la gamme encore plus large des fruits-hôtes de ces mouches, les produits de fermentation pourraient constituer des indicateurs assez fiables de la présence d'un hôte potentiel. En outre, au champ, les femelles de ce parasitoïde sondent uniquement dans des fruits en décomposition et la plupart des fruits visités contiennent une larve-hôte. Outre des composés issus de la fermentation, ces femelles doivent donc utiliser d'autres signaux pour découvrir leur hôte. Cheng *et al.* (1992) ont en effet montré que les femelles de ce parasitoïde sont attirées par des larves-hôtes ou par des fruits infestés. Il est donc probable qu'elles utilisent à la fois des signaux issus de la fermentation des fruits et d'autres liés à la présence des larves-hotes (féces p. ex.). Les mêmes auteurs ont montré que les femelles d'une autre espèce, *Psyttalia incisi* (Sily), parasitoïde de *B. dorsalis*, répondent non seulement à des odeurs de fruits en décomposition, infestés ou non, mais aussi à celles de fruits sains alors qu'elles sont moins attirées par des larves-hôtes seules. Un tel comportement semble assez proche de ce que l'observe chez *P. fletcheri*.

Au sein des complexes tri-trophiques aériens, les odeurs des fèces de l'herbivore sont perceptibles à distance par les parasitoïdes et peuvent constituer de bons indicateurs de la présence d'un hôte. Dans ces excrétions se trouvent à la fois des kairomones de la larve mais également des composés dérivés du végétal consommé, plus ou moins altérés par le passage dans le système digestif. La réponse des parasitoïdes aux excreta de l'hôte est certainement l'exemple le plus connu de l'utilisation des dérivés chimiques végétaux comme indicateurs de la présence d'un hôte (Lecomte & Thibout 1986, Guerrieri 1997). Ainsi, la nourriture des larves-hôtes peut influencer le comportement des parasitoïdes. Cet effet peut dépendre de l'espèce de plante dont s'est nourri l'hôte, mais également de la variété, du cultivar, de l'âge de la plante et même de la partie du végétal consommée.

Les réponses des femelles de *P. fletcheri* à des stimuli odorants des différents niveaux trophiques s'accordent partiellement avec le modèle de Vet & Dicke (1992). En effet, une forte attraction des femelles vers la source est constatée lorsque celle-ci renferme des synomones (fruits « sains » et fruits « pourris ») et surtout des SIH (fruits infestés) alors que l'influence des kairomones sur l'orientation est nulle. Il est probable que de telles substances puissent intervenir lors de la détection de l'hôte, étape que nous n'avons pas étudiée. Ainsi, les femelles de ce parasitoïde dont l'hôte s'attaque essentiellement à une famille végétale (Cucurbitaceae) semblent utiliser largement les informations provenant du premier niveau trophique. Celles-ci, compte-tenu de la spécificité de *B. cucurbitae*, sont à la fois facilement détectables et constituent de bons indicateurs de la présence potentielle d'un hôte.

3 - Compétition inter-spécifique chez les Tephritidae

Ces travaux font l'objet de la thèse de P.F. Duyck, sur les mécanismes de compétition inter-spécifique entre les Tephritidae nuisibles aux fruits à l'île de la Réunion.

3.1. Contexte

L'importance de la compétition inter-spécifique dans la structure des communautés a été longuement discutée par les écologistes, notamment dans le cas des insectes phytophages (Wiens 1977, Schoener 1982, Connell 1983). Des revues bibliographiques récentes ont montré qu'elle est largement répandue chez les insectes (Denno *et al.* 1995, Stewart 1996, Reitz & Trumble 2002). Dans leur revue, Reitz & Trumble (2002) montrent que, chez les insectes et arachnides, les déplacements compétitifs sont observés la plupart du temps entre des espèces très proches et souvent au cours de phénomènes d'invasion : une espèce exotique déplace une espèce native (33% des cas) ou une autre espèce exotique préalablement établie (55% des cas). Denno *et al.* (1995) concluent, après l'analyse de 193 couples d'espèces de compétiteurs, que la compétition interspécifique affecte de façon importante la distribution et l'abondance des populations d'insectes phytophages. La structure des populations serait ainsi influencée autant par la compétition que par les ennemis naturels ou les plantes hôtes. La compétition peut consister en la lutte pour une même ressource (lumière, eau, minéraux, matière organique…) ou un même espace (abris, sites de ponte…), ou encore elle vise à détruire le compétiteur (lutte phytochimique chez les plantes). Au niveau d'une population, la compétition interspécifique peut être définie comme une réduction de fécondité, de survie ou de croissance des individus en raison de l'exploitation des ressources ou de l'interférence avec les individus d'une autre espèce (Begon *et al.* 1996). Elle peut influer sur la dynamique des populations de différentes façons. On distingue classiquement une compétition par interférence lorsque par son comportement l'une des espèces interdit à l'autre l'accès à la nourriture ou aux sites convoités d'une compétition par exploitation où le comportement n'intervient pas (Dajoz 1976, Pianka 1976, Begon *et al.* 1996). La compétition par exploitation a lieu quand les ressources deviennent insuffisantes pour les individus des deux espèces concernées. L'utilisation de la ressource par les uns diminue sa disponibilité pour les autres. La compétition par interférence a lieu quand les organismes se gênent les uns les autres dans la recherche d'un bien quelconque. Elle peut intervenir même lorsque la ressource est surabondante. On peut distinguer une interférence passive (rejet de substances toxiques, les compétiteurs s'ignorant) et une interférence active (comportement agressif). Ces différents types de compétition ne s'opposent pas et, dans de nombreux cas, plusieurs mécanismes interviennent (Reitz & Trumble 2002).

Dans une interaction compétitive, il est toujours avantageux pour chaque population d'éviter l'autre. De ce fait, la compétition favorise l'utilisation de ressources différentes et donc génère de la diversité écologique. Cette constatation amène à la notion de niche écologique qui définit le rôle d'une espèce au sein d'un écosystème. Celle-ci correspond à l'ensemble des conditions dans lesquelles vivent et se maintiennent une ou plusieurs populations d'une espèce déterminée (Pianka 1976). La niche écologique «potentielle», modulée par la compétition, devient une niche écologique « réelle » dont la largeur (somme totale de la variété des différentes ressources exploitées) devient moins importante. Cependant, la spécialisation des espèces n'est généralement pas totale et l'on observe des chevauchements entre les niches des différentes espèces. La compétition interspécifique intervient alors lorsque différentes espèces sont adaptées à des niches qui se recoupent partiellement. Deux ou plusieurs espèces ont souvent des niches écologiques analogues lorsqu'elles sont étroitement apparentées; ainsi, lorsqu'elles appartiennent à un même genre la compétition interspécifique peut devenir très importante. La compétition interspécifique conduit donc à la spécialisation des espèces et à la diversification des niches écologiques (Rochat *et al.* 1999). En outre, elle permet une régulation précoce des effectifs (en empêchant les explosions démographiques par exemple). Le modèle mathématique classique de «Lotka-Volterra » permet d'exprimer l'effet de la compétition d'une espèce sur l'autre. La résolution des deux équations du modèle aboutit à plusieurs solutions : soit l'élimination d'une des deux espèces, soit une situation

d'équilibre stable où les deux espèces vont coexister. Une situation d'équilibre instable peut aussi exister où l'avantage dépend des densités initiales des deux populations en compétition (Balasubramanian 1990, Begon *et al.* 1996). La compétition est toutefois beaucoup plus difficile à caractériser lorsque plus de deux espèces sont impliquées.

3.1.1. Mécanismes de la compétition

La plupart des études sur la compétition sont descriptives et concernent rarement plus de deux espèces: l'augmentation de la densité d'une espèce est accompagnée par la diminution de la densité d'une deuxième espèce. On a donc souvent mesuré l'importance de la compétition par modification des abondances (Connell 1983, Schoener 1983, 1985) mais les mécanismes réels restent mal connus. De plus, dans les cas d'interactions entre plus de deux espèces, une espèce peut influer sur la densité d'une autre à la fois directement et indirectement par l'intermédiaire d'une troisième espèce. De ce fait, il paraît plus intéressant d'étudier les mécanismes de compétition plutôt que de connaître l'évolution des effectifs sans leur origine. L'objectif principal d'une approche mécanistique est d'utiliser les informations sur la physiologie, la morphologie et/ou le comportement des espèces individuelles pour prédire le résultat final de l'interaction entre plusieurs espèces (Tilman 1987). La complexité de ces informations explique la méconnaissance des mécanismes fins de la compétition interspécifique.

Les stratégies démographiques.
Au cours des processus de succession écologique, les traits de vie des espèces varient considérablement. Les nouveaux habitats sont colonisés en premier lieu par des espèces à courte durée de vie et à forte fécondité, généralement de petite taille. Ces espèces « bonnes colonisatrices » semblent adaptées pour maximiser leur taux intrinsèque d'accroissement et ont donc été nommées « r-selected » (Mac Arthur & Wilson 1967). A l'extrême, les organismes qui vont succéder aux premiers sont plutôt de grande taille, ont une longévité plus importante, une fécondité moindre et sont de «bons compétiteurs». Mac Arthur & Wilson (1967)ont nommé ces espèces « K-selected » car elles sont adaptées pour persister sous des conditions de compétition intense, proches de la capacité limite du milieu. Ces espèces r ou K représentent des extrêmes et tous les intermédiaires entre ces deux stratégies peuvent exister. Une espèce donnée peut à la fois posséder certains traits d'histoire de vie de type r et d'autres de type K (Statzner *et al.* 2001). De plus, les successions écologiques reviennent régulièrement à des stades plus précoces, principalement si le milieu est perturbé comme dans le cas des agrosystèmes (Begon *et al.* 1996, Huffaker & Gutierrez 1999). Si l'on examine la compétition d'un point de vue spatial, la coexistence de plusieurs espèces dans un habitat structuré nécessite des compromis entre les traits d'histoire de vie des différentes espèces. Tilman (1994) a mis en évidence l'existence de compromis entre l'aptitude à la colonisation, l'aptitude à la compétition et la longévité dans un modèle conçu pour expliquer la coexistence de nombreuses espèces au sein d'une communauté.

La compétition par exploitation
Dans la compétition par exploitation, une espèce va limiter les populations d'une autre par la consommation de la même ressource. Comme il n'y a pas d'interaction directe, ce type de compétition n'est pas toujours facile à mettre en évidence et l'on utilise en général pour cela la variation du niveau de ressource. Ainsi, chez deux espèces d'escargots marins, l'une ou l'autre espèce prend l'avantage en fonction du niveau de ressource disponible (Schmitt 1985, 1996). Petren & Case (1996) ont montré que la taille et la rapidité peuvent avoir une grande importance dans le résultat de la compétition par exploitation chez deux espèces de geckos. Un avantage démographique comme un faible taux de mortalité peut également jouer un rôle important dans le succès compétitif d'une espèce (Byers & Goldwasser 2001). Les mécanismes par lesquels la compétition par exploitation a lieu sont intrinsèques à la biologie de l'espèce. L'étude des traits d'histoire de vie est donc indispensable pour pouvoir comparer les différences de stratégie d'exploitation du milieu. Si seule la compétition par exploitation intervenait, l'espèce gagnante serait celle qui exploiterait au mieux le milieu dans lequel elle se trouve (plutôt les espèces de

stratégie démographique K). Cependant les espèces peuvent également investir une partie de leur potentiel dans des mécanismes de compétition par interférence.

La compétition par interférence
Bien qu'elle soit plus visible que la précédente, elle est peut-être moins fréquente chez les insectes et peut prendre des formes variées (Huffaker & Gutierrez 1999). Elle implique une utilisation anticipée et souvent une défense des ressources qui permettent à une espèce plus agressive d'accéder à une ressource au détriment d'une autre espèce. Ainsi, de nombreuses espèces évitent les ressources marquées ou déjà exploitées auparavant (Schowalter 2000). Selon Case & Gilpin (1974), la compétition par interférence serait un phénomène répandu en dépit du coût qu'elle peut avoir pour l'espèce : en effet même si la sélection pour une meilleure utilisation de la ressource existe, les bénéfices dus à l'interférence peuvent être très rapides. La prédation intraguilde est une forme d'interférence particulièrement efficace quand elle vise les œufs de l'autre espèce car son coût est peu élevé (Case & Gilpin 1974).

Même si beaucoup d'organismes usent de ces deux types de compétition, on peut à l'extrême séparer deux types de compétiteurs car il est difficile pour une espèce d'investir à la fois dans les deux stratégies: certaines espèces ont une haute capacité limite du milieu (K) (compétiteurs par exploitation) et d'autres un K plus faible (compétiteurs par interférence) mais celles-ci interfèrent avec un faible coût et un impact important sur les populations de la deuxième espèce (Case & Gilpin 1974). On peut aller plus loin dans la décomposition des mécanismes de compétition. Par exemple, Reitz & Trumble (2002) distinguent une série de mécanismes responsables d'exclusions par compétition chez les insectes et arachnides: la différence dans l'acquisition des ressources (forme de compétition par exploitation), la différence des paramètres démographiques, la différence dans l'aptitude à rechercher, l'utilisation des ressources avant l'autre, la dégradation des ressources, l'interférence directe, l'interférence pour la reproduction et la prédation intra-guilde (forme d'interférence). De même, ils ont mis en évidence quatre facteurs modulant les déplacements compétitifs : le manque d'hôtes ou de nourriture alternative, les différences d'impact des ennemis naturels, la structure en métapopulations et l'adaptation aux conditions locales (tolérances climatiques, capacité à contourner les défenses de l'hôte, utilisation d'insecticide…)

3.1.2. La compétition interspécifique et les invasions

Les invasions biologiques sont de plus en plus considérées comme l'une des composantes du changement global (Vitousek *et al.* 1996). La plupart des introductions à longue distance d'espèces exotiques dans de nouveaux espaces sont le résultat direct ou indirect d'activités humaines. Ainsi, l'agriculture favorise indirectement l'établissement d'espèces exotiques par la création de sites perturbés propices à la colonisation. Une fois une espèce exotique établie, son éradication est souvent impossible et son contrôle est souvent difficile et cher quand il est possible (Kolar & Lodge 2001). La prédiction des invasions constitue donc un enjeu important. Cette prédiction a souvent été étudiée par le découpage du processus d'invasion en plusieurs séquences de transition : introduction, établissement, extension, équilibre, etc… (Williamson 1996, Williamson & Fitter 1996, Kolar & Lodge 2001, Sakai *et al.* 2001). Pendant longtemps, l'absence de compétiteurs (Simberloff & Wilson 1970) ou d'ennemis naturels (Pimm 1987, Byers 2000b) et l'importance des flux d'importation (Lonsdale 1999) ont été mis en avant pour expliquer le nombre élevé d'invasions en milieu insulaire. L'aptitude à la compétition a reçu moins d'attention. Pourtant, mis à part de rares cas, les niches investies par des espèces exotiques ne sont pas entièrement vacantes et il y a donc compétition avec les espèces déjà présentes qu'elles soient natives ou exotiques à la zone. Les introductions d'espèces exotiques déplacent habituellement les espèces natives, le plus souvent par compétition. L'ambiguïté du rôle de la compétition dans les invasions résulte en partie des difficultés à la démontrer sans équivoque (Byers 2000b). La compréhension des phénomènes d'invasion passe donc par l'étude de la compétition interspécifique. D'un autre côté, les phénomènes d'invasions constituent une excellente opportunité pour une telle étude. En effet, la compétition peut être particulièrement intense puisque les niches écologiques des espèces sont souvent très proches, les espèces qui se rencontrent n'ayant pas évolué conjointement. On considère

que les envahisseurs possèdent généralement une stratégie démographique de type r mais cette idée n'a pas été prouvée par des analyses de corrélation (Lodge 1993). Il est vrai que durant la phase de colonisation initiale, les espèces possédant des traits de colonisateurs peuvent être favorisées en l'absence de compétiteurs (Sakai *et al.* 2001). Cependant, la plupart du temps les espèces envahissantes arrivent dans un biotope où leur niche écologique potentielle est occupée au moins partiellement et doivent donc avoir une certaine aptitude à la compétition. De nombreuses études ont d'ailleurs montré que dans le cas de deux espèces, l'exotique envahissante est plus compétitive que la native (Petren & Case 1996, Byers 2000a). Les traits requis pour l'étape de colonisation initiale ne sont pas les mêmes que ceux requis pour l'établissement (Sakai *et al.* 2001). L'étape de colonisation nécessite une stratégie plutôt de type r tandis que l'étape de compétition avec les espèces déjà présentes nécessite une stratégie de type K. On devrait donc pouvoir observer un ordre logique des stratégies allant de r à K dans les phénomènes d'envahissements successifs. Cependant, il a été montré chez des moustiques du genre *Aedes* qu'à la fois les paramètres r (taux intrinsèque d'accroissement naturel) et K (capacité limite du milieu) pouvaient diminuer sous l'effet de la compétition et qu'il n'y a pas nécessairement de compromis entre les deux (Livdahl 1984). Ainsi, les espèces pourraient acquérir des tactiques de compétition par interférence moyennant un coût à la fois sur les paramètres r et K.

3.1.3. La compétition interspécifique chez les Tephritidae

3.1.3.1. Exemples de déplacements compétitifs

La plupart des exemples de compétition interspécifique chez les Tephritidae dérivent de situations où une nouvelle espèce est introduite dans un milieu donné (Fitt 1989). Bien que les cas d'invasions de nouvelles zones par des Tephritidae soient fréquents (Fletcher 1986), on en trouve peu qui soient décrits avec précision dans la littérature. Nous avons tenté de synthètiser les cas recensés où une espèce de Tephritidae polyphage a pu s'établir en présence d'une ou plusieurs autres espèces elles aussi polyphages. Les cas les plus connus sont détaillés ci dessous.

La mouche méditerranéenne des fruits, *C. capitata*, a été introduite d'Europe en Australie vers 1897 (Hooper & Drew 1989, Vera *et al.* 2002). Elle a ensuite a été déplacée graduellement autour de Sydney par la mouche des fruits du Queensland *Bactrocera tryoni* (Frogatt), qui a envahi l'Australie par le nord au début du 20ème siècle (Debach 1966). A Hawaii, un phénomène similaire a eu lieu en 1945 lorsque la mouche Orientale des fruits, *B. dorsalis* a largement déplacé *C. capitata* des zones littorales. Cette dernière avait elle-même été introduite en 1910 et était devenue un ravageur très important dans tout l'état d'Hawaii. Depuis l'invasion par *B. dorsalis*, *C. capitata* est maintenant le plus souvent restreinte aux climats plus frais de haute altitude où la mouche orientale n'est pas présente. La compétition entre les deux espèces est cependant modulée par le fruit hôte : *C. capitata* reste présente à basse altitude sur café sur lequel elle semble mieux adaptée que *B. dorsalis* tandis qu'elle n'est que rarement présente sur goyave et mangue qui constituaient pourtant pour elle des hôtes hautement préférentiels avant l'invasion par *B. dorsalis* (Debach 1966, Keiser *et al.* 1974, Reitz & Trumble 2002). Dans les Mascareignes, *C. capitata* se serait établie depuis 1939 à La Réunion et 1942 à Maurice alors que *Ceratitis catoirii* Guérin-Mèneville était indigène dans ces deux îles (Orian & Moutia 1960, Etienne 1972). Un surenvahissement par la mouche du Natal, *C. rosa*, a été ensuite observé à Maurice en 1953 puis à La Réunion en 1955 (Orian & Moutia 1960, Etienne 1972). Récemment, la mouche de la pêche *B. zonata* a été trouvée à Maurice en 1987 ainsi qu'à La Réunion à partir de 1991 (White *et al.* 2000). Aujourd'hui à La Réunion, on ne rencontre *C. catoirii* qu'en faible effectif sur le littoral Est et Sud de l'île tandis qu'elle semble avoir totalement disparu de l'île Maurice ; *C. rosa* domine surtout en altitude à La Réunion tandis que *B. zonata*, toujours en cours d'expansion, semble avoir déjà colonisé une grande partie des niches utilisées par les trois autres espèces dans les zones de basse altitude. *Bactrocera zonata* a en outre été signalée depuis quelques années en Egypte où *C. capitata* est présente (Taher 1998). Par ailleurs, une espèce du complexe « *B. dorsalis* » a été détectée tout récemment au Kenya où sont présentes en outre *C. capitata*, *C. rosa* et *Ceratitis cosyra*

(Walker)(Lux *et al.* 2003). Pour ces deux derniers cas les effets sur les espèces déjà présentes ne sont pas encore connus. On peut noter que dans les cas où les deux genres sont confrontés, c'est une espèce du genre *Bactrocera* qui a surenvahi une ou des espèces du genre *Ceratitis*. La compétition interspécifique peut également intervenir avec des espèces appartenant à d'autres groupes de ravageurs. Par exemple, certains lépidoptères peuvent partager la même ressource et entrer en compétition avec des Tephritidae (Feder *et al.* 1995). Les différents cas d'exclusions ou de déplacements compétitifs chez les Tephritidae prouvent bien que la compétition interspécifique existe dans cette famille mais les mécanismes sous-jacents n'ont fait l'objet que de très peu d'investigations.

3.1.3.2. Mécanismes

Chez les Tephritidae, la compétition par exploitation a sûrement lieu au niveau du fruit dont l'abondance peut constituer un facteur limitant. Elle est difficile à prouver mais l'étude des stratégies démographiques des espèces pourrait aider à comprendre le mécanisme. Différents types de compétition par interférence sont également suspectés.

Potentiel biotique
De nombreuses études portent sur la démographie des Tephritidae (Carey 1982, 1984, Carey *et al.* 1988, Vargas & Carey 1989, 1990, Yang *et al.* 1994a, b, Vargas *et al.* 1997). Ainsi, une étude très complète de la démographie de *C. capitata* a été réalisée par Carey (1982) tandis que Yang *et al.* (1994a) ont comparé la démographie de deux espèces du genre *Bactrocera* inféodées aux Cucurbitacées. D'autres études (Vargas *et al.* 1984, Vargas *et al.* 2000) ont montré que l'avantage compétitif de *C. capitata* aux altitudes élevées serait dû à sa stratégie démographique de type r qui conviendrait mieux aux climats tempérés. Vargas *et al.* (2000) ont comparé les paramètres démographiques de *C. capitata*, *B. dorsalis* et *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) sous plusieurs régimes de températures fluctuantes. La première espèce possède un taux intrinsèque d'accroissement élevé (stratégie de type r) par rapport aux deux espèces de *Bactrocera* (stratégie de type K). On ne trouve cependant pas de conclusions sur l'importance de cette différence de stratégie au niveau de la compétition entre *C. capitata* et *B. dorsalis*.

Interactions entre adultes
Des cas de dérangements des femelles par d'autres adultes de Tephritidae pendant la ponte ont pu être observés. Cependant Fitt (1989) pense que ce mécanisme de compétition a peu d'importance vu que le laps de temps qui s'écoule entre l'arrivée d'une femelle sur un fruit et la ponte est généralement bref. Un comportement de défense des sites d'oviposition par la femelle contre des femelles de la même espèce a pu être observé chez *B. dorsalis* (Shelly 1999) mais on peut penser que ce type de comportement intervient également dans la compétition interspécifique. Une compétition par interférence pourrait aussi avoir lieu via les HMP (Host Marking Pheromones), substances chimiques déposées après la ponte par beaucoup d'espèces de Tephritidae qui concourent à réguler la compétition intraspécifique entre les larves (Roitberg & Prokopy 1987). La plupart des études suggèrent que les HMP sont efficaces uniquement contre les individus de la même espèce (Fitt 1989, Nufio & Papaj 2001) mais il a déjà été démontré dans le genre *Rhagoletis*, qu'il peut exister des reconnaissances croisées pour des espèces d'un même groupe (Prokopy *et al.* 1976). Aucune HMP n'a été trouvée chez des espèces du genre *Bactrocera*. Cependant chez deux espèces de ce genre, *B. tryoni* et *B. jarvisi* (Tryon), il a été montré que les femelles pouvaient reconnaître des fruits contenant des larves en développement, sans doute grâce aux modifications chimiques du fruit (Fitt 1986, 1989). Cette reconnaissance n'est pas influencée par l'espèce de la larve et peut donc jouer un rôle dans la compétition interspécifique.

Interactions entre larves
Au niveau des stades larvaires, les deux types de compétition doivent intervenir mais il est difficile de les différencier. L'interférence entre les larves peut se manifester par des attaques physiques, du cannibalisme ou par la suppression physiologique des autres larves. Quel que soit le mécanisme, les premières larves qui éclosent dans le fruit vont être favorisées par rapport aux suivantes (Fitt 1989).

L'influence sur le développement larvaire d'une infestation croisée a été démontrée entre deux espèces inféodées aux cucurbitacées *B. cucurbitae* et *Dacus ciliatus* Loew (Qureshi *et al.* 1987) ainsi qu'entre *C. capitata* et *B. dorsalis* (Keiser *et al.* 1974). Ces expériences de compétition entre larves ont permis d'expliquer en partie la distribution de ces espèces en conditions naturelles.

Influence des facteurs biotiques et abiotiques

Dans la compétition par exploitation, l'espèce qui tire le meilleur parti du milieu environnant possède un avantage compétitif. Le milieu devrait donc fortement influer sur cette exploitation des ressources en faisant pencher la balance pour l'une ou l'autre espèce. Le partage des niches écologiques peut être dû à la compétition interspécifique (Pianka 1976) comme aux différences physiologiques entre les espèces (Brown 1982). Ainsi, la distribution et l'abondance des espèces de Tephritidae sont structurées de façon importante par différents facteurs abiotiques et biotiques. Ceux-ci ont un effet direct sur la distribution des espèces mais aussi un effet indirect en modulant la compétition interspécifique. Les trois facteurs principaux affectant la distribution des mouches des fruits sont la température, l'humidité et le fruit hôte.

La température a une influence très importante sur le développement et la survie des Tephritidae. De nombreuses études comparatives ont été réalisées où les seuils minimums de développement et les constantes thermiques ont été calculés pour différentes espèces (Messenger & Flitters 1958, Crovetti *et al.* 1986, Delrio *et al.* 1986, Kasana & Aliniazee 1994, Yang *et al.* 1994a, Vargas *et al.* 1996, Vargas *et al.* 1997, Brévault & Quilici 2000, Vargas *et al.* 2000, Duyck & Quilici 2002). Ces études montrent que l'espèce dominante pourra être différente suivant la température, fonction notamment de la latitude ou de l'altitude. Ainsi, à La Réunion, *C. capitata* domine *C. rosa* dans les zones de basse altitude de l'Ouest où les températures sont les plus élevées alors que *C. rosa* domine dans les hauts de l'île (Etienne 1972) ce qui est en accord avec les seuils minimums de développement de l'espèce (Duyck & Quilici 2002). De la même façon, à Hawaii, si *B. dorsalis* domine sur la quasi-totalité de l'île, *C. capitata* subsiste dans les Hauts (Debach 1966).

Tsitsipis & Abatzis (1980) ont observé que chez *Bactrocera oleae* (Gmelin) le temps de développement des œufs à 20°C pouvait augmenter de 84h à 102h lorsque l'humidité relative décroît de 100 à 75%. En conditions naturelles, l'influence de l'humidité sur le stade embryonnaire et les stades larvaires doit être davantage modulée par le fruit hôte que par les conditions climatiques. Seules quelques études (Neilson 1964, Shoukry & Hafez 1979, Eskafi & Fernandez 1990, Teruya 1990) ont été réalisées sur l'influence de l'humidité relative sur le développement nymphal alors qu'il pourrait s'agir d'un facteur important affectant la distribution des espèces. A La Réunion, *C. catoirii* est dominée par les autres espèces présentes mais subsiste sur une étroite bande côtière dans l'Est et le sud de l'île où les précipitations sont les plus abondantes.

L'espèce et la qualité du fruit hôte influent à la fois sur le développement des stades immatures, avec une répercussion possible sur la fécondité des adultes, et sur le comportement des adultes. En étudiant cinq espèces de Dacini, Fitt (1986) a mis en évidence que l'abondance des espèces sur différents fruits hôtes est davantage due au comportement de choix des femelles qu'à la spécialisation larvaire. Toutefois, si beaucoup de plantes hôtes peuvent supporter le développement complet de différentes espèces de Tephritidae, la qualité de l'hôte détermine des différences importantes dans la survie, le développement larvaire et la fécondité des adultes. La valeur nutritive du fruit a une influence importante sur le développement larvaire (Fernandes-Da-Silva & Zucoloto 1993). Carey (1984) a montré que le temps de développement larvaire de *C. capitata* à 25°C passe d'environ une semaine sur un hôte favorable tel que la mangue (*Mangifera indica*) à plus de trois semaines sur le coing (*Cydonia oblonga*). A Hawaii, la meilleure compétitivité larvaire sur certains fruits hôtes a permis d'expliquer en partie le déplacement compétitif de *C. capitata* par *B. dorsalis* (Keiser *et al.* 1974). Le choix du site de ponte par la femelle adulte est déterminé par des stimuli visuels et olfactifs provenant du fruit (Prokopy *et al.* 1984, Aluja & Prokopy 1993, Quilici *et al.* 1994, Brévault & Quilici 1999). D'autres études ont porté sur la modification de la gamme de plantes hôtes sous l'effet de la compétition (Angermann 1986, Camargo *et al.* 1996).

Ainsi, malgré l'importance de la compétition interspécifique, notamment dans les phénomènes d'exclusion suivant une invasion biologique, ses modalités restent très mal connues. Il apparaît important d'étudier de façon détaillée chaque mécanisme permettant de donner l'avantage compétitif à une espèce afin de pouvoir les hiérarchiser. Une bonne compréhension de ces phénomènes permettrait notamment d'effectuer des prédictions sur les invasions. Ainsi, la capacité à l'envahissement (ou au surenvahissement) par une espèce pourrait être estimée grâce à l'étude des mécanismes de compétition potentiels avec les espèces occupant déjà la même niche. Une approche intéressante pour prédire les futures espèces envahissantes serait donc d'étudier les traits d'histoire de vie et le comportement des espèces envahissantes d'un taxon proche des espèces indigènes.

Il apparaissait donc important de comparer les différents paramètres démographiques de plusieurs espèces en compétition dans les même conditions, comme cela a été déjà réalisé avec *B. dorsalis* et *C. capitata* (Vargas *et al.* 2000). Ce type d'étude permettrait de savoir si on peut établir des généralisations entre les traits d'histoire de vie et l'aptitude à la compétition. L'infestation d'un même fruit hôte par différentes espèces devrait permettre ded mesurer son influence sur le temps de développement, la survie et la fécondité des adultes émergés (on peut par exemple suspecter une diminution de taille des adultes qui ont subi une compétition pendant leur développement larvaire). Il importait également poursuivre les études sur l'influence des principaux facteurs biotiques et abiotiques (i.e. la température, l'humidité et le fruit-hôte) en temps que modulateurs de la compétition ; en effet, ces expériences permettent des prédictions sur l'issue de la compétition en fonction des conditions environnementales. Enfin, le comportement des adultes se devait d'être étudié sous différents aspects (reconnaissance interspécifique de fruits marqués ou contenant des larves, dérangements pendant la ponte, protection du fruit après la ponte) en réalisant des expériences mettant en présence plusieurs espèces dotées d'aptitudes à la compétition plus ou moins importantes. De telles études permettraient notamment de connaître la part prise par compétition par interférence dans la résultante de la compétition.

3.2. Travaux de recherche :

Certaines généralisations sur les traits intrinsèques des espèces invasives ont parfois été proposées. La liste des traits associés aux invasions comprend une forte fécondité, un fort taux intrinsèque d'accroissement naturel, une bonne survie ou encore une bonne tolérance aux conditions climatiques (Lodge 1993, Kolar & Lodge 2001). Le portrait d'un organisme invasif qui émerge alors est celui d'un démon darwinien, capable de maximiser à la fois tous les traits liés à sa fitness. Fort heureusement, un tel organisme n'existe pas. Les traits d'histoire de vie ne sont généralement pas indépendants les uns des autres mais sont liés par des « trade-offs » qui doivent être pris en considération dans les comparaisons inter-spécifiques (Kneitel & Chase 2004). L'exemple le plus connu est le "trade-off" entre les traits qui favorisent la compétition (comme une grande taille au stade adulte, une forte longévité, un fort investissement par descendant) et ceux qui favorisent une croissance rapide de la population et son expansion quand les ressources sont abondantes (comme une petite taille, une courte durée de maturation sexuelle, un grand nombre de descendants, un grande mobilité des propagules). De tels « trade-offs" ont longtemps été interprétés dans le cadre de la théorie « r-K » élaborée par Mac Arthur & Wilson (1967) puis Pianka (1976). Les processus sélectifs à l'œuvre dans l'évolution des traits r- et K- sont encore mal connus. Cependant, les corrélations observées entre les traits d'histoire de vie d'espèces apparentées sont toujours utilement décrits selon un axe "r-K" ou "compétiteur-coloniseur" (Tilman 1994, Kneitel & Chase 2004), ne serait-ce que du fait de l'impossibilité de maximiser à la fois le nombre et la taille de la descendance avec une quantité donnée d'énergie. Dans ce contexte, le portrait global d'une espèce invasive comme maximisant à la fois les traits "r-" et les traits "K" est nécessairement une construction chimérique qui conserve le meilleur de taxa invasifs distincts. Un autre problème est que les méta-analyses font parfois appel à des taxa très distants au point de vue taxonomique, comme des plantes et des animaux (Sakai *et al.* 2001). Toutefois, il est probable que des processus distincts sous-tendent les invasions chez différents taxa, ce qui empêche toute généralisation. De plus, de grandes différences dans les contextes écologiques et d'allométrie entre espèces éloignées

empêchent d'identifier des « trade-offs » parmi les traits d'histoire de vie, et rendent inutile une comparaison portant sur un seul trait donné (tel que le poids du corps ou la taille d'une semence). Une solution pour contourner ce problème serait d'étudier une série de traits d'histoires de vie d'espèces invasives suffisamment proches taxonomiquement. Cette situation consiste en une "série invasive", c'est-à-dire une succession d'invasions d'un même territoire par des taxa apparentés. Si ces taxa peuvent être rangés en fonction de leurs aptitudes invasives, une comparaison des stratégies d'histoire de vie permettrait d'identifier quelles combinaisons de traits sont associées avec l'invasion. Cette approche repose sur deux importants postulats: tout d'abord, le rang d'invasion doit être quantifié sur une seule échelle. Ceci signifie que A est déclaré "plus invasif" que B lorsqu'il s'est avéré capable d'établir une population permanente dans une région initialement occupée par B, et de déplacer B d'une partie importante de son aire écologique et/ou géographique initiale. L'asymétrie de la relation entre A and B est importante, c'est-à-dire que B ne doit pas être capable d'envahir en présence de A, ni de la déplacer d'une partie significative de son aire. Le second postulat est une conséquence du premier: l'aptitude invasive d'une espèce donnée devrait dépendre de la communauté déjà établie, notamment en termes de taxa apparentés.

3.2.1. Démographie comparée

Dans ces conditions, nous avons fait l'hypothèse que les invasions biologiques sont favorisées par les stratégies d'histoire de vie de type K qui augmentent les capacités de l'envahisseur à entrer en compétition victorieuse avec les espèces établies. Ceci s'applique aux invasions "secondaires", c'est-à-dire lorsque la niche envahie est déjà occupée par une espèce voisine écologiquement et/ou taxonomiquement (qu'elle soit indigène ou bien elle-même un envahisseur antérieur). On peut noter qu'une explication possible de l'hétérogénéité des traits qui émerge des méta-analyses pourrait être le mélange des cas d'invasions "primaires" et "secondaires": les traits qui favorisent ces deux types d'invasions ne sont en effet pas nécessairement les mêmes. Les invasions secondaires sont fréquentes et ont une importance considérable car elles se traduisent souvent par l'exclusion de taxa indigènes ou endémiques (Sax *et al.* 2002). Les séries invasives, lorsque des invasions secondaires successives se produisent dans la même région et le même groupe taxonomique, sont également fréquentes (Harris *et al.* 1991, Livdahl & Willey 1991, Case *et al.* 1994, Byers 2000b, Holway *et al.* 2002). D'après notre hypothèse, au sein d'une série invasive donnée, on devrait observer une corrélation entre les rangs d'invasion des taxa et les traits d'histoire de vie impliqués dans la compétition interspécifique. Dans la plupart des études qui traitent de la compétition et des invasions, une telle hypothèse est difficile à tester, pour diverses raisons. Ces études portent généralement sur deux espèces seulement (une indigène et une invasive) ou sur des espèces taxonomiquement éloignées. Dans quelques cas, l'ordre d'apparition des différents envahisseurs successifs n'est pas bien connu du fait du manque de données historiques. Les mouches des fruits polyphages (Diptera: Tephritidae) de l'île de La Réunion (Océan indien) constituent à cet égard un très bon modèle. Cette famille est bien connue pour les multiples invasions qui posent d'importants problèmes économiques au niveau mondial pour les cultures fruitières des zones tropicales et subtropicales (Duyck *et al.* 2004b), malgré de sévères mesures de quarantaine phytosanitaire. Quatre espèces de Tephritidae écologiquement très proches sont actuellement présentes dans l'île, dont une espèce endémique *C. catoirii,* et trois espèces successivement introduites (*C. capitata*, *C. rosa*, et *B. zonata*) qui se sont partiellement exclues et/ou déplacées les unes les autres. Des données historiques raisonnablement détaillées sont disponibles du fait de l'importance économique de ces espèces, et toutes peuvent être facilement élevées au laboratoire, ce qui en fait un matériel de choix pour des études démographiques (Carey 1982, Carey *et al.* 1995, Carey *et al.* 1998). Nous avons donc cherché à répondre à une série de questions. Pouvons-nous déterminer les rangs d'invasion relatifs des Tephritidae polyphages présentes à La Réunion en utilisant des données de terrain historiques? D'autre part, ces quatre espèces ont-elles des tables de vie différentes en conditions optimales et ces différences sont-elles en relation avec un « trade-off » entre les traits de type r et K? Enfin, les histoires de vie de type K sont-elles associées avec de plus fortes capacités invasives?

Une revue de la littérature, publiée (Orian & Moutia 1960, Etienne 1972, 1982, White *et al.* 2000) ou non, nous a permis de retracer l'histoire des invasions successives de Tephritidae dans les Mascareignes. Des prélèvements de fruits de badamier (*Terminalia catappa*), infestés ou bien collectés au hasard, ont en outre pu être comparés pour les périodes 1992-1993 et 2002-2003. L'étude des traits démographiques a été conduite à 25°C sur des souches de laboratoire des 4 espèces de mouches, élevées au stade larvaire sur milieu artificiel. Les données sur les temps de développement et les taux de survie des stades pré-imaginaux avaient prélablement été acquises pour les trois *Ceratitis* spp. (Duyck & Quilici 2002) comme pour *B. zonata* (Duyck *et al.* 2004a). Pour chaque espèce, les données démographiques ont été obtenues sur 30 couples, isolés en cages séparées. Le calcul des paramètres démographiques a été effectué selon les méthodes classiques (Carey 1982, Ebert 1999).

Ceratitis catoirii, est endémique de Maurice et de La Réunion (Orian & Moutia 1960, Etienne 1972, 1982, White *et al.* 2000). A La Réunion, *C. capitata*, a été introduite en 1939 et s'est répandue dans l'île, remplaçant localement *C. catoirii* (White *et al.* 2000). *Ceratitis rosa* fut détectée en 1955 (Orian & Moutia 1960, Etienne 1972). Au début des années 80, *C. catoirii* se maintenait en très faibles populations dans l'Est et le Sud de l'île, alors que *C. capitata* était surtout présente dans les zones de basse altitude de l'Ouest et que *C. rosa* était l'espèce dominante notamment dans les Hauts (Etienne 1982). Un pattern d'invasions successives similaire a été observé à Maurice, où *C. catoirii* est toutefois maintenant considérée comme éteinte, n'ayant pas été collectée au cours des 20 dernières années (Orian & Moutia 1960, White *et al.* 2000). A La Réunion, *B. zonata*, a été détectée pour la première fois en 1991 et est toujours en phase d'expansion (Hurtrel *et al.* 2000).

Les données sur l'abondance relative montrent qu'en quelques années, *B. zonata* est devenue numériquement dominante dans toutes les zones de l'île. Jusqu'en 1998, *C. rosa* était l'espèce dominante dans trois des quatre zones, suivie par *C. capitata* et *C. catoirii*. Des différences régionales étaient apparentes, *C. capitata* étant moins fréquente dans les zones plus humides du Sud et de l'Est, alors que *C. catoirii* était confinée à ces secteurs, bien que largement dominée par *C. rosa*. En 2002-2003, *B. zonata* représente entre 70 et 98% de l'ensemble des mouches collectées sur badamier, quelles que soient les zones, bien que les proportions relatives des trois autres espèces parmi les autres mouches soient relativement similaires à leur valeurs antérieures. Selon nos données, l'abondance absolue de l'ensemble des Tephritidae sur badamier s'est accrue fortement suite à l'explosion des populations de *B. zonata*. Toutefois, l'abondance des autres espèces a significativement décrû. En 1991-92, dans le Sud de La Réunion, *C. capitata* and *C. rosa* représentaient 5.1 and 31.3 larves / kg de fruits, respectivement, sur badamier. En comparaison, les populations de ces deux espèces étaient très faibles (nombre d'adultes émergés divisé par 13 et 3 pour *C. capitata* et *C. rosa*, respectivement) en 2002-03 après l'explosion des populations de *B. zonata*.

La durée de développement pré-imaginal est comparable chez les quatre espèces, la plus courte étant celle de *B. zonata* (17 j) et la plus longue celle de *C. rosa* (23 j). Au contraire, la probabilité de survie jusqu'à l'adulte est très inférieure chez *C. catoirii* (0.29) par rapport aux trois autres espèces (0.70 à 0.75). Les 3 espèces de *Ceratitis* commencent à pondre 5 à 10 jours après l'émergence. *Ceratitis capitata* et *C. rosa* montrent des patterns d'oviposition très similaires, bien que le pic de fécondité soit un peu supérieur et de plus courte durée chez la première espèce. *Ceratitis catoirii* montre une dynamique de fécondité similaire à celle des deux autres *Ceratitis* spp. mais avec un pic de fécondité très faible. *Bactrocera zonata* commence à pondre et atteint son pic beaucoup plus tard que les 3 autres espèces (à partir de 20 j après émergence) mais également continue longtemps après que les autres aient achevé leur ponte. Les courbes de survie des femelles décroissent de façon similaire chez les 4 espèces jusqu'à 40 j après émergence. Par la suite, le taux de survie de *B. zonata* apparaît supérieur à celui des autres espèces. Les dernières femelles meurent après 82, 80, 95 et 126 j, respectivement, pour *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*. Le temps de doublement de la mortalité est plus de deux fois plus élevé pour *B.*

zonata que pour les autres espèces. *Ceratitis capitata* arrive en tête au niveau du taux net de reproduction suivie de *C. rosa*, elle-même suivie de *B. zonata* alors que ce paramètre est le plus faible chez *C. catoirii*. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel est similaire chez *C. capitata* et *C. rosa* et plus élevé que chez *C. catoirii* et *B. zonata*. Cette dernière a une durée moyenne de génération supérieure à celle des autres espèces. Chez toutes les espèces, les stades pré-imaginaux représentent au moins 75% d'une population stable. Cependant, alors que la proportion d'adultes est assez faible chez *C. capitata* (8%) et *C. rosa* (6 %), elle atteint 15% chez *C. catoirii* et 25% chez *B. zonata*, ce qui peut avoir des implications importantes en termes de stratégie de lutte. La longueur des oeufs est similaire chez *B. zonata* et *C. catoirii*, et supérieure à celle des oeufs de *C. rosa*, eux-mêmes plus grands que ceux de *C. capitata*. Le poids des pupes suit un pattern identique à celui des oeufs entre les différentes espèces.

L'histoire de l'invasion des Tephritidae à La Réunion nous permet d'identifier une série invasive ordonnée : *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata*, dans laquelle chaque espèce s'est montrée capable d'envahir l'île en présence des précédentes. Il est remarquable que la même séquence ait également été observée à Maurice (White *et al.* 2000). Il est également clair que l'ordre chronologique d'invasion à La Réunion correspond à l'abondance relative des différentes espèces après leur établissement. On savait déjà que *C. catoirii* était beaucoup plus rare que les autres espèces après l'introduction des autres *Ceratitis* spp. (Orian & Moutia 1960). Nos données sur les abondances relatives avant et après l'invasion par *B. zonata* suggèrent fortement que le rang d'abondance des espèces (*B. zonata* > *C. rosa* > *C. capitata* > *C. catoirii*) est à l'inverse de leur ordre d'arrivée.

Un problème plus difficile est d'évaluer si un déplacement compétitif s'est effectivement produit au cours des invasions. Des mentions historiques suggèrent fortement que *C. catoirii* n' a pas seulement diminué en proportion relative, mais aussi en effectif absolu. Actuellement cette espèces est rare à La Réunion et était considérée comme éteinte à Maurice bien avant l'établissement de *B. zonata* en 1986 (White *et al.* 2000).Cette espèce a été trouvée responsable de fortes infestations sur Citrus dès 1817 et était signalée sur 14 plantes-hôtes par Orian & Moutia (1960). A La Réunion, *C. capitata* est actuellement trouvée en faibles populations sauf sur quelques hôtes-refuge de relativement faible importance quantitative, comme le piment (*Capsicum frutescens* L.), le café (*Coffea arabica* L.) ou le tamarin (*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth)(Quilici & Jeuffrault 2001), alors que cette espèces est connue, au niveau mondial, pour attaquer quelque 250 fruits-hôtes (Liquido *et al.* 1991) dont beaucoup sont présents à La Réunion. A Maurice, Orian & Moutia (1960) mentionnent que *C. capitata* a été déplacée par *C. rosa* dès 1955. Ces auteurs relevant qu'après l'établissement de *C. rosa*, *C. capitata* était rarement trouvée sur goyave (*Psidium guayava* L.) alors que ce fruit était auparavant fortement attaqué par cette espèce. Enfin, il est trop tôt pour quantifier l'impact de *B. zonata* sur les autres espèces à La Réunion. Cependant, nos données sur badamier suggèrent fortement que son arrivée a coïncidé avec une décroissance de l'abondance absolue des autres espèces. Ces données devront être complétées par d'autres enquêtes sur une plus large gamme de fruits-hôtes. Nous pouvons conclure à partir de la littérature et des données de terrain que les espèces de Tephritidae de La Réunion peuvent sans ambiguïté être ordonnées en termes de capacités invasives et de dominance numérique après invasion. La nature des interactions entre espèces est encore peu claire. Bien que la compétition interspécifique soit certainement impliquée, comme en témoignent les déplacements de niches et/ou la diminution des effectifs absolus suivant les invasions, son impact quantitatif reste insuffisamment étudié, notamment du fait de la possibilité de coexistence stable des différentes espèces à l'échelle de l'île. En outre, les facteurs abiotiques jouent également un rôle. Ainsi, *C. rosa* est la seule des 4 espèces dont la plasticité lui permet de développer des populations aux altitudes supérieures à 6-700 m. Les aires de distribution potentielles ne sont donc pas identiques ; elles ne se recouvrent pour les 4 espèces qu'à basse et moyenne altitude, seule zone où la compétition interspécifique peut intervenir et être analysée.

Sur la base des traits d'histoire de vie, les espèces étudiées se répartissent en trois groupes (i) *B. zonata*, (ii) *C. capitata* et *C. rosa*, qui apparaissent très similaires, et (iii) *C. catoirii*. Les

paramètres biologiques de *B. zonata* sont proches de ceux de l'espèce congénérique *B. cucurbitae* (Vargas & Carey 1990, Vargas *et al.* 2000), et diffèrent des *Ceratitis* spp. par de nombreux aspects. Comparée à *C. rosa* et *C. capitata*, elle a une plus grande longévité et une plus faible fécondité, déplaçant sa distribution d'âges vers une plus forte proportion d'adultes. Par ailleurs, sa sénescence est relativement lente, en termes à la fois de survie et de fécondité. *Bactrocera zonata* ne présente pas d'augmentation significative du taux de mortalité avec l'âge, et maintient une fécondité proche de sa valeur maximale pendant une longue période. De plus, sa taille au stade adulte (mesurée par le poids pupal) et son investissement par descendant (taille de l'oeuf) dépassent largement ceux de *C. capitata* et *C. rosa*. Ces deux dernières espèces, quoique proches, diffèrent toutefois sur des aspects importants: *C. capitata* montre un pic de fécondité plus élevé, bien que de plus courte durée. *Ceratitis rosa*, de son côté, investit plus dans chaque descendant (oeuf plus grand) et atteint un plus grand poids pupal.

Les profils d'histoire de vie des 3 espèces *B. zonata*, *C. capitata* et *C. rosa* semblent conforter l'idée d'un « trade-off » entre traits de type K et r. Le contraste majeur sépare *B. zonata* des *Ceratitis* spp., la première ayant un avantage en termes de survie et de durée de la période reproductive (traits de type K) alors qu les deux autres ont un avantage en termes de fécondité et de reproduction plus précoce (traits de type r). D'autres « trade-offs » apparaissent entre d'une part le nombre de descendants, et d'autre part l'investissement par descendant (mesuré par la taille de l'oeuf) et la croissance (traduite par le poids pupal). Ces "trade-offs" apparaissent non seulement dans la comparaison entre *Bactrocera* et *Ceratitis*, mais aussi, dans une moindre mesure, entre les deux *Ceratitis* spp., *C. capitata* ayant plus de traits de type r que *C. rosa*. Comme prévu, les taux intrinsèques d'accroissement naturel (r) en conditions optimales au laboratoire se rangent dans l'ordre *B. zonata* < *C. rosa* < *C. capitata*, le contraste le plus net existant entre les deux premières. On s'attend à ce que, en conditions de compétition, les traits de type K constituent un avantage, produisant un classement inversé, bien que cela doive être considéré comme une simple hypothèse de travail tant que des expériences de compétition n'ont pas été réalisées. Le cas de *Ceratitis catoirii* est plus complexe. Cette espèce montre quelques traits de type r similaires à ceux de *C. capitata* et *C. rosa*, comme une reproduction précoce. Cependant, sa fécondité est très faible, trois fois plus faible que celle de *B. zonata*, bien que son investissement dans chaque descendant (taille de l'oeuf) et son poids pupal soient proches de ceux de cette espèce. La combinaison de traits observée chez *C. catoirii*, comparée aux 3 autres espèces, n'est pas en accord avec l'idée d'un « trade-off » simple. Cette espèce combine à la fois les désavantages des stratégies r et K. En fait, elle ne compense pas sa faible fécondité par une forte survie (ni l'inverse). En accord avec l'idée d'un "trade-off" entre le nombre et la qualité des descendants, *C. catoirii* combine une faible fécondité et des œufs de grande taille. Toutefois, son important investissement par descendant ne semble pas lui procurer un avantage, car sa mortalité durant les stades pré-imaginaux est extrêmement forte en comparaison avec les trois autres espèces. En conséquence, son taux intrinsèque d'accroissement en conditions de laboratoire (r) est environ de moitié inférieur à ceux des autres espèces. Le pourquoi de ces caractéristiques reste à expliquer. Son origine est différente de celle des 3 autres espèces : elle est connue comme endémique des Mascareignes, ce qui est important pour trois raisons. Tout d'abord, le manque d'autre espèce proche avant les récentes invasions observées à La Réunion permet probablement à cette espèce de se maintenir en dépit de ses performances relativement faibles à la fois dans des environnements sélectionnant pour les traits r et K. Son exclusion s'est en fait déjà produite à Maurice et est peut-être en cours à La Réunion. En second lieu, cette espèce pourrait souffrir de consanguinité, car les populations de Maurice et de La Réunion furent probablement fondées par quelques individus migrants, et sont restées relativement isolées par la suite. Enfin, l'influence anthropique est relativement récente aux Mascareignes, et particulièrement à La Réunion (quatre siècles). *Ceratitis catoirii* a évolué dans un habitat de forêts naturelles relativement pauvre. Elle pourrait avoir investi dans une forme de spécialisation à cet habitat naturel sans bénéfices en conditions optimales de laboratoire. Une telle hypothèse reste à démonter.

Une hypothèse courante est que les espèces invasives ont subi une sélection de type r (Lodge 1993). Le postulat sous-jacent est que la probabilité d'invasion réussie et sa vitesse sont

généralement limitées par les capacités de multiplication et de dispersion, comme on peut s'y attendre pour une population en croissance rapide dans des habitats non saturés. D'un autre côté, si l'habitat est déjà occupé par une espèce proche, l'invasion peut être limitée par la capacité à déplacer les espèces pré-existantes, auquel cas seuls les envahisseurs à traits de vie plus de type K que les espèces résidentes pourraient réussir. L'exclusion de l'espèce endémique *C. catoirii*, espèce à très faible r, par les trois autres espèces semble à première vue conforter la première hypothèse. Cependant, ce cas ne la soutient ni ne la contredit, car cette espèce semble se situer en-dessous de la ligne de « trade-off r-K » commune aux autres Tephritidae étudiées, et l'on peut lui prédire des performances démographiques relativement faibles à la fois en situations de compétition et de non-compétition. L'exclusion de *C. catoirii*, reflète peut-être une forme de non-adaptation, probablement liée à son statut d'espèce endémique insulaire préalablement isolée, plutôt qu'à sa position sur un axe « r-K ». Les différences entre les trois espèces invasives sont plus aisément interprétables dans un schéma « r-K ». Le principal contraste, à la fois en termes de rang invasif et de traits d'histoire de vie, se situe entre *B. zonata* et les deux *Ceratitis* spp. invasives. Cette comparaison supporte clairement l'idée que la possession de traits plus de type K que ceux de la communauté résidente favorise l'invasion, même aux dépens d'un plus faible taux d'accroissement en conditions optimales de non-compétition. Un cas similaire a été mentionné à Hawaii où l'espèce introduite *B. dorsalis* a largement déplacé *C. capitata*, espèce invasive préalablement établie. Vargas *et al.* (2000) ont montré qu'en dépit d'une fécondité relativement forte, *B. dorsalis* présente un plus faible taux d'accroissement, une taille plus importante, une oviposition retardée et une longévité supérieure par rapport à *C. capitata*. Ces auteurs concluent que *B. dorsalis* est plus de type K que *C. capitata*, ce qui va dans le sens de nos résultats. Il est probable que, d'une façon générale, le genre *Bactrocera* ait un profil plus de type K que le genre *Ceratitis*, ce qui expliquerait pourquoi le premier a souvent déplacé le second, mais jamais l'inverse (Duyck *et al.* 2004b). Nos données nous permettent aussi de comparer deux espèces de *Ceratitis* invasives. Bien que les contrastes soient certainement moins marqués qu'avec *Bactrocera*, les données peuvent être interprétées de la même façon. L'espèce qui a envahi avec succès en présence de l'autre et qui est devenu numériquement dominante (*C. rosa*) montre un taux d'accroissement légèrement inférieur, une plus faible fécondité, une taille plus grande et un investissement par descendant supérieur, par rapport à la seconde espèce (*C. capitata*), ce qui suggère un avantage pour les traits K en termes d'invasion. Nos résultats confortent l'hypothèse de Byers (2000b) que des capacités compétitives supérieures pourraient être un trait caractéristique des envahisseurs biologiques bien que cet auteur se soit basé plus sur une comparaison de l'efficacité dans l'exploitation des ressources que sur les traits d'histoire de vie.

En conclusion, notre première hypothèse se voit partiellement confirmée: dans une série invasive, des valeurs décroissantes de r et des stratégies progressivement orientées vers le type K sont observées avec les surinvasions successives, ce qui suggère que la compétition inter-spécifique, plus que les capacités de colonisation ou de multiplication sont les facteurs limitants de l'invasion dans de tels contextes. Cette hypothèse n'explique toutefois pas tout: (i) certaines espèces sont à la fois faibles en termes de colonisation et de compétition. Leur exclusion par les autres espèces est logique, bien qu'elle ne puisse être interprétée selon la théorie « r-K » (ii) différentes niches écologiques peuvent exister, permettant une co-existence au lieu d'une exclusion hiérarchique (Duyck *et al.* 2004b). Dans tous les cas, la capacité invasive d'une espèce est toujours relative à une communauté résidente. Une espèce donnée peut être ou non invasive selon que des espèces écologiquement similaires, mais plus de type K, sont déjà présentes dans le milieu considéré. Ainsi, on ne devrait pas rechercher des attributs communs aux envahisseurs primaires (pas d'espèces résidentes proches) et secondaires (présence d'espèces écologiquement ou génétiquement proches). De plus, dans le cas d'invasions secondaires, les valeurs absolues des traits biologiques de l'envahisseur ont moins d'importance que les différences entre ce dernier et la communauté résidente. Si nos conclusions sont confirmées par des études similaires sur différents groupes taxonomiques, un tel cadre pourrait fournir un outil important pour les Analyses de Risque Phytosanitaire (ARP) en vue de prédire les envahisseurs potentiels en fonction des communautés établies au niveau régional, en complément de l'utilisation de mesures

de compatibilité environnementale des régions pour les espèces-cibles (e.g. seuils thermiques de développement).

3.2.2. Facteurs influençant la compétition

Température

La survie et le développement de *C. capitata*, *C. rosa*, et *C. catoirii* ont été comparées à 5 températures constantes, dans une gamme de 15 à 35+°C. Les durées des stades immatures de *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* s'étagent entre 14.5 - 63.8, 18.8 - 65.7 et 16.8 - 65.8 jours, respectivement, à 30 - 15 °C. Le seuil inférieur de développement et la constante thermique ont été calculés en utilisant la méthode des sommes de température. La constante thermique pour l'ensemble du développement des stades immatures de *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* sont de 260, 405 et 356 degrés-jours, respectivement. Les espèces diffèrent surtout pendant les stades larvaires et la période de maturation ovarienne, avec des différences moins marquées au stade œuf. *Ceratitis rosa* apparaît mieux adaptée aux faibles températures que les deux autres espèces car elle présente un seuil inférieur de développement de 3.1°C contre 10.2°C pour *C. capitata* et 8.9°C pour *C. catoirii*. Dans l'ensemble, *C. catoirii* a un faible taux de survie, dans la gamme de températures étudiées. Les réponses des 3 espèces de *Ceratitis* à la température expliquent dans une certaine mesure leur distribution sur l'île.

Humidité

L'influence de l'humidité sur les quatre espèces étudiées n'avait jamais été déterminée. Nous nous sommes intéressés plus particulièrement au stade pupe, pour lequel l'humidité du sol constitue probablement un facteur abiotique important. L'influence de l'humidité sur la durée du développement et la survie du stade pupal a été déterminée, en utilisant des solutions saturées de divers sels en boîtes hermétiques. Par ailleurs, la capacité des pupes à supporter une immersion complète pendant un certain temps peut également être un avantage écologique important dans les zones de fort pluviométrie. On constate que *C. capitata* et tout particulièrement *B. zonata* montrent une forte tolérance à de faibles humidités relatives, au contraire de *C. catoirii* et *C. rosa*. La résistance des 3 espèces de *Ceratitis* à une phase d'immersion apparaît faible, alors que les pupes de *B. zonata* peuvent supporter une durée d'immersion beaucoup plus longue sans que leur survie soit affectée. Ces résultats sont en accord avec la distribution géographique à la Réunion de *C. catoirii*, qui est surtout présente dans les zones humides de basse altitude de l'Est et du Sud-est (« zone au vent »). *Ceratitis rosa*, bien que présente dans la plupart des zones de l'île, jusqu'à une altitude de 1500 m, domine plus particulièrement sur la côte est ainsi qu'en altitude où l'humidité est plus élevée. Ainsi, il est probable que l'humidité influence fortement la distribution des espèces de mouches des fruits à la Réunion. De même, la distribution potentielle dans le Bassin méditerranéen de *B. zonata*, actuellement invasive en Egypte, sera probablement affectée par ce facteur.

Influence de la plante-hôte

La vitesse de développement et la survie pré-imaginale des quatre espèces ont été comparées sur une gamme de 4 fruits-hôtes importants : le manguier (*Mangifera indica*), le badamier (*Terminalia catappa*), le goyavier (*Psidium guayava*) et le goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*). L'espèce de fruit-hôte module la survie et la durée de développement des larves, et montre aussi une forte influence sur le poids pupal. Selon les paramètres étudiés, le manguier constitue un fruit-hôte très favorable pour les larves des 4 espèces. *Bactrocera zonata* se développe très bien dans les 4 fruits-hôtes étudiés, et notamment sur goyavier de Chine bien que cet hôte, très largement répandu à la Réunion, ne constitue pas un hôte commun pour cette espèce. Les préférences des femelles en termes de choix du fruit-hôte devront être étudiées en vue de confirmer l'importance potentielle de cet hôte sauvage sur la multiplication de *B. zonata*.

Les relations entre l'espèce de fruit-hôte, le poids pupal et la fécondité des femelles ont en outre été précisées, sur la même gamme de fruits-hôtes. Pour cela, sur chaque type de fruit-hôte, des pupes appartenant à des classes de poids distinctes ont été produites en réalisant des infestations de fruits à différentes densités. Les résultats confirment que la nature du fruit-hôte larvaire influencent fortement les paramètres de développement et la fécondité des adultes (Fernandes da Silva & Zucoloto 1997). Dans la gamme retenue, la mangue semble être le meilleur fruit-hôte sur le plan nutritionnel. En effet, le poids pupal et la fécondité des quatre espèces sont plus élevés lorsque les larves ont été nourries sur mangue et moins élevés sur goyavier. Selon Fernandes-Da-Silva & Zucoloto (1993), le sucre augmente la valeur nutritive du fruit-hôte larvaire, la prise alimentaire des larves dans le fruit ainsi que son appétence. Ainsi, les larves seront mieux nourries sur le plan qualitatif et quantitatif dans des fruits-hôtes plus sucrés. Nous avons montré que le poids pupal influence positivement la fécondité des adultes chez les trois *Ceratitis* spp. étudiées, ce qui avait déjà été prouvé chez *C. capitata* (Krainacker *et al.* 1987, Krainacker *et al.* 1989). Toutefois, pour *C. catoirii* et *C. capitata*, il semble que la fécondité augmente exponentiellement avec l'augmentation du poids pupal. Ainsi, une faible variation du poids de grosses pupes, comme celles obtenues sur mangue, a d'importantes répercutions sur la fécondité des adultes. En contrepartie, une forte variation du poids de petites pupes comme celles obtenues sur goyavier et sur goyave, a des répercutions mineures sur la fécondité des adultes. Chez ces deux espèces, ceci peut expliquer qu'il n'y ait pas ou peu de différences entre la fécondité des mouches appartenant à des classes de poids pupal différentes lorsque les larves ont été nourries sur goyave ou sur goyavier, fruits sur lesquels les pupes sont relativement petites. D'autre part, il semble que chez les trois *Ceratitis* spp., à poids pupal identique, la fécondité apparaît plus élevée lorsque les larves ont été nourries sur mangue que sur goyave et goyavier. Ceci renforce l'hypothèse de Krainacker *et al.* (1987) qui estiment que le poids pupal n'est pas le seul facteur à prendre en compte pour expliquer le potentiel biotique des adultes. La portée de ces résultats s'étend aux facteurs autres que la nature du fruit-hôte pouvant influencer le poids pupal et la fécondité. Ainsi, en connaissant la nature des relations entre poids pupal et fécondité, on peut par exemple prédire l'effet qu'aura un certain niveau de compétition larvaire à l'intérieur du fruit sur le potentiel biotique des espèces de mouches des fruits étudiées. Ces résultats sont également intéressants pour les élevages de masse de Tephritidae en vue de l'élevage de parasitoïdes ou de la production de mâles stériles. Si le poids des pupes constitue un bon critère de la fertilité et de la qualité des adultes, il peut être utilisé pour évaluer rapidement la qualité des insectes d'élevage.

3.2.3. Interférence entre adultes

Phéromones de marquage

Après détermination du rythme circadien de ponte des espèces étudiées, la réponse des femelles à des fruits préalablement exposés à d'autres femelles, de la même espèce ou d'une autre espèce, a été étudiée. Des observations détaillées ont montré l'existence d'un comportement de marquage chez les 4 espèces étudiées. Très marqué chez *C. capitata* et *C. rosa*, il a une fréquence beaucoup plus faible chez *C. catoirii* et *B. zonata*. Les femelles de *C. rosa* pondent moins dans des fruits préalablement exposés à leurs congénères, ce qui suggère très fortement l'existence chez cette espèce d'une HMP, dont la structure chimique reste à étudier. Une réponse interspécifique a en outre été démontrée, seule *B. zonata* étant capable de reconnaître les fruits infestés par des œufs de *C. capitata* et de *C. rosa*, probablement par le biais d'une HMP à effet répulsif. L'exploitation de blessures artificielles a également été comparée en laboratoire chez les 4 espèces. Si les femelles de *C. capitata* et *C. catoirii* pondent autant sur des blessures qu'à travers l'épicarpe, celles de *C. rosa* pondent principalement à travers l'épicarpe, y compris à côté d'une blessure qu'elles semblent même éviter. Au contraire, les femelles de *B. zonata* exploitent presque systématiquement les blessures, ce qui constitue un avantage puisque leur temps d'exposition aux prédateurs durant la ponte est réduit (Prokopy & Roitberg 2001) de même que le coût énergétique associé à l'insertion de l'ovipositeur à travers l'épicarpe.

Ces travaux permettent de souligner certains avantages compétitifs propres à chacune des espèces. Celles dont les mécanismes de compétition par interférence seront les plus efficace auront un avantage compétitif (Petren & Case 1996, Holway & Suarez 1999). La réduction des risques de compétition intra- ou inter-spécifique s'effectue soit par la reconnaissance des fruits infestés soit par le marquage des sites d'oviposition ou encore les deux. La stratégie de *B. zonata* en matière de compétition semble être la plus performante. Non seulement, elle est capable de reconnaître des sites de pontes potentiels occupés par les œufs d'autres espèces mais les coûts écologiques associés à la ponte sont assez faibles pour elle puisqu'elle exploite les blessures comme site de ponte et ne produit pas d'HMP. De plus, il est possible qu'elle soit capable de reconnaître des fruits contenant des larves à partir des changements chimiques que ces dernières occasionnent dans le fruit comme c'est le cas de *B. tryoni* et *B. jarvisi* (Fitt 1984). Ceci devrait être vérifié en utilisant le même dispositif, avec la présence de larves dans un des deux fruits. Dans l'éventualité où le fruit serait déjà occupé par des larves d'autres espèces dont elles n'aurait pas détecté la présence, les temps de développement larvaire de *B. zonata* plus courts que ceux des autres Tephritidae étudiées (Duyck & Quilici 2002, Duyck *et al.* 2004a) lui assurent par ailleurs une supériorité compétitive à l'intérieur du fruit. *Ceratitis rosa*, qui possède une HMP, semble particulièrement apte à éviter la compétition larvaire intra-spécifique à l'intérieur du fruit-hôte. On peut également s'attendre à une distribution relativement uniforme des œufs de cette espèce dans une zone donnée (Prokopy *et al.* 1978). En revanche, elle ne semble pas capable de distinguer des fruits occupés par les œufs d'autres espèces ce qui limite sa capacité à éviter la compétition larvaire inter-spécifique. On peut imaginer que les larves de *C. rosa*, dont le temps de développement est long (Duyck & Quilici 2002), seraient défavorisées dans les cas de co-infestation du fruit par d'autres espèces. Le choix du site de ponte en découle puisqu'elle pond préférentiellement à travers l'épicarpe et semble éviter des blessures qui pourraient s'apparenter aux trous d'oviposition d'autres espèces. Le coût écologique est relativement plus important que chez *B. zonata* puisque *C. rosa* produit une HMP et pond par elle-même dans le fruit. Les atouts de *C. capitata* pour limiter la compétition inter-spécifique paraissent moins bons puisqu'elle ne semble pas apte à reconnaître les fruits occupés par d'autres espèces et leur phéromone. Ainsi, lors du choix du site de ponte, il est possible que *C. capitata* prenne le risque de mettre sa progéniture en compétition avec celle d'autres espèces si elle pond dans des trous d'oviposition qu'elle ne parviendrait pas à distinguer de trous et de blessures non infestés. Cependant, son temps de développement larvaire relativement court (Duyck & Quilici 2002) pourrait compenser ces effets négatifs liés à la compétition larvaire. Une fois encore, les atouts de *C. catoirii* sont faibles comparés à ceux des trois autres espèces étudiées. Elle ne semble pas posséder d'HMP. Ses larves, dont le temps de développement à l'intérieur du fruit est parmi les plus longs des quatre espèces étudiées (Duyck & Quilici 2002), pourraient fortement souffrir de la compétition si d'autres espèces aux temps de développement plus courts co-infestent le fruit.

Vitesse de localisation et appropriation du fruit

L'observation de cohortes des 4 espèces relâchées simultanément en grandes cages en présence de fruits-hôtes nous a permis de préciser l'aptitude des différentes espèces à localiser rapidement les sites de ponte potentiels et d'observer des comportements d'interférence directe entre femelles des différentes espèces. *Ceratitis capitata* et *B. zonata* localisent plus rapidement que les autres espèces les fruits-hôtes proposés, ce qui peut constituer un avantage compétitif. Une fois parvenues sur le fruit-hôte, les femelles de *B. zonata* et *C. rosa* démontrent, en termes de ponte, une efficacité supérieure dans l'utilisation de la ressource par rapport aux deux autres espèces. Par ailleurs, les réactions d'agressivité entre femelles apparaissent fréquentes, *B. zonata* se montrant de loin l'espèce la plus agressive. Parmi le espèces présentes, *C. capitata* est l'espèce la plus chassée par les autres, probablement du fait de sa petite taille.

A la Réunion, les résultats des études de dynamique des populations montrent que *C. rosa* conserve un avantage compétitif sur les deux autres *Ceratitis* spp., alors que *B. zonata* est probablement en train de supplanter les trois *Ceratitis* spp. présentes sur l'île. Les diffèrents mécanismes mis en évidence pourraient jouent conjointement un rôle important dans la compétition observée entre les quatre espèces présentes à la Réunion.

4 - Perspectives :

La conjonction à la Réunion d'une large gamme d'espèces de Tephritidae, en interaction entre elles et s'attaquant aux cultures fruitières et/ou maraîchères, ainsi que d'un multitude de microclimats et de plantes-hôtes réunit des conditions idéales pour l'étude en grandeur nature des thèmes que nous avons retenus.

4.1. Relations insecte-plante

4.1.1. Stimuli visuels

Les travaux menés au CIRAD Réunion au cours des 15 dernières années ont permis d'acquérir de nombreuses données sur les stimuli visuels intervenant dans la localisation du fruit-hôte chez les Tephritidae, et notamment chez les Ceratitidini. Il serait intéressant de poursuivre ce travail sur les couleurs et formes les plus attractives en étudiant les réponses de *B. zonata*. En parallèle aux travaux sur la compétition inter-spécifique, il serait ainsi possible de comparer les « images visuelles » respectives du fruit-hôte chez cette espèce d'une part, et chez chacune des *Ceratitis* spp. d'autre part. Ces résultats pourront être mis en relation avec la réponse de ces espèces aux stimuli olfactifs, avec la qualité des différents fruits-hôtes larvaires pour chacune des espèces, ainsi qu'avec les données de terrain sur le taux d'infestation des fruits dans la nature. En d'autres termes, les fruits les plus attractifs pour les femelles par leurs caractéristiques visuelles et/ou olfactives correspondent-ils à ceux qui permettent le meilleur développement larvaire et à ceux qui sont les plus fortement attaqués dans la nature ?

Nos travaux ont montré l'importance de l'état physiologique des femelles, notamment de leur charge en œufs, sur l'intensité de la réponse aux stimuli visuels du fruit-hôte (cas de *N. cyanescens*) ou même sur le choix des couleurs préférentielles (cas de *C. capitata*). Il serait intéressant de voir si ce phénomène est plus général en recherchant l'existence de telles relations sur une gamme d'espèces.

D'un point de vue appliqué, un champ de recherche peu exploré devrait viser à intégrer les connaissances sur les stimuli visuels attractifs pour les femelles en vue de l'amélioration des systèmes de piégeage pour femelles, par l'association de stimuli visuels et olfactifs. Ainsi, des travaux récents de l'USDA ont débouché sur la mise au point d'un attractif alimentaire composite, le « 3 lures » (triméthylamine, ammonium acetate et putrescine) très efficace sur les femelles de *C. capitata* ou encore de *C. rosa*, et maintenant couramment utilisé dans des modèles de pièges classiques (modèles McPhail ou « Tephri-Trap »). La mise en évidence de la forte attractivité de certains types de sphères colorées devrait permettre l'optimisation des systèmes de piégeage en association avec ces attractifs puissants.

4.1.2. Stimuli olfactifs :

Outre les travaux en tunnel de vol, sur *N. cyanescens* et dans une moindre mesure sur *C. capitata*, une étude a été conduite en 2004, en grandes cages extérieures, sur la réponse comparée des *Ceratitis* spp. de la Réunion et de *B. zonata* à une gamme d'odeurs de fruits-hôtes. Celle-ci devrait être poursuivie et développée, en utilisant l'outil tunnel de vol, afin de l'élargir à une large gamme de plantes-hôtes de ces espèces polyphages. Comme dans le cas des stimuli visuels, il serait alors possible de mettre en relation la réponse des femelles matures aux stimuli olfactifs et la gamme de fruits-hôtes préférentiels (en terme de ponte des femelles et/ou de qualité du fruit-hôte pour les larves).

Les études en tunnel de vol devraient être approfondies afin d'obtenir une bien meilleure connaissance des réponses des femelles de diverses espèces aux kairomones issues de divers types de fruit-hôtes. Outre d'intéressantes comparaisons (entre espèces sténophages / polyphages p.ex.), les résultats pourraient déboucher sur la mise en évidence de composés volatils d'origine végétale fortement attractifs pour les femelles. Cette voie de recherche apparaît particulièrement prometteuse sur les

espèces pour lesquelles on ne dispose actuellement d'aucun attractif sexuel, ni même d'attractifs alimentaires efficaces (comme *D. ciliatus*). Toutefois, même lorsque ce n'est pas le cas (ex : *C. capitata*), la mise en évidence de la forte attractivité de l'odeur de certains fruits-hôtes devrait aussi faciliter la mise en évidence de nouveaux attractifs pour les femelles.

Une fois effectués les travaux de screening en grandes cages ou en tunnel de vol, il importerait d'aborder l'analyse chimique des composés volatils présents dans les fruits les plus attractifs. Les principaux composés des bouquets odorants pourraient alors faire l'objet, isolément ou en mélange sous différentes proportions, de tests de vérification de leur attractivité en tunnel de vol. Cette nouvelle voie de recherche devrait faire l'objet de collaborations étroites avec un laboratoire de chimie, tel que le Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles de l'Université de la Réunion. Dans ce domaine, l'utilisation de la technique de l'électro-antennographie (EAG) permettrait un large screening préliminaire de substances volatiles perceptibles par les antennes pour chacune des espèces. Une meilleure efficacité serait obtenue en couplant les techniques d'EAG et d'analyse chimique des échantillons (chromatographie en phase gazeuse, spectrométrie de masse), ou mieux encore en intégrant ces deux outils avec l'utilisation d'un tunnel de vol.

D'un point de vue appliqué, la recherche d'attractifs alimentaires efficaces pour les femelles d'un certain nombre de Tephritidae devrait être poursuivie, à l'image d'un programme coordonné - auquel notre laboratoire participe - actuellement conduits par la FAO-AIEA sur les attractifs pour les femelles de *Bactrocera* spp. (ou les *Anastrepha* spp. en Amérique centrale et du sud). Ainsi, si des progrès importants ont été effectués dans la connaissance des hydrolysats de protéine les plus efficaces vis-à-vis des femelles de *Bactrocera cucurbitae* (Fabre *et al.* 2003), de l'influence du pH sur l'attractivité des solutions (Duyck *et al.* 2004c), on ne dispose toujours pas d'un attractif alimentaire efficace sur les femelles de *Dacus ciliatus*. Le progrès des recherches en ce domaine devrait avoir d'importantes implications dans la conduite de la lutte raisonnée (traitements par taches), les systèmes de piégeage de surveillance ou de lutte biotechnique (piégeage de masse).

4.2. Interactions tri-trophiques

Les travaux du laboratoire ont permis une comparaison des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte et de son habitat chez deux parasitoïdes larvo-pupaux, associés à un hôte sténophage (*P. fletcheri*, parasitoïde de *B. cucurbitae*) ou à un hôte polyphage (*D. tryoni*, parasitoïde de *C. capitata*).

Les travaux en cours (thèse de P. Rousse) visent à déterminer la stratégie de recherche de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal (*F. arisanus*) et à la comparer à celle des espèces précédentes. Dans un premier temps, on s'est attaché à préciser la spécificité du parasitoïde introduit vis-à-vis de l'ensemble des espèces de Tephritidae d'importance économique présentes à La Réunion, en termes d'acceptation de l'hôte et de succès du développement larvaire. Les travaux visent à déterminer les stimuli intervenant dans la localisation de l'habitat de l'hôte, dans la localisation de l'hôte lui-même, et enfin dans sa reconnaissance et son acceptation.

L'importance des stimuli visuels (couleur, forme, taille du substrat) dans la recherche de l'habitat est en cours d'étude. De même, les travaux viennent de démarrer sur les stimuli olfactifs intervenant dans cette phase. Ainsi, existe-t-il un marquage olfactif du fruit par la femelle de Tephritidae lors de la ponte (kairomone ou HMP) ? De même, on cherche à mettre en évidence un éventuel marquage de l'oeuf lors de la ponte, lié par exemple à une production des glandes annexes. L'intervention de tels mécanismes olfactifs lors de l'étape de localisation de l'hôte sera également recherchée. En outre, on s'intéressera au rôle éventuel de stimuli mécaniques, lors de la reconnaissance physique du trou de ponte.

Si l'on a longtemps pensé que *F. arisanus* était la seule espèce de Braconidae Opiinae s'attaquant aux œufs de Tephritidae, des travaux de taxonomie récents ont montré l'existence en Afrique de plusieurs

autres espèces de parasitoïdes ovo-pupaux (*F. caudatus*, *F. ceratitivorus*). L'importation prévue de ces espèces à la Réunion, en vue d'améliorer le contrôle biologique de *C. rosa*, devrait permettre de comparer les stratégies de recherche de l'hôte et de son habitat chez ces différentes espèces de parasitoïdes ovo-pupaux.

Suite à l'importation de *F. arisanus* à La Réunion, les travaux en cours visent à déterminer sa spécificité parasitaire, en situation de choix et de non-choix, par rapport à la gamme des espèces de Tephritidae présentes à la Réunion. Cette spécificité devrait être comparée pour deux souches du parasitoïde, obtenues du Laboratoire de l'USDA Hawaii : l'une élevée sur *B. dorsalis*, hôte préférentiel de l'espèce dans divers pays de son aire d'origine asiatique, l'autre élevée depuis de nombreuses générations de laboratoire sur *C. capitata*, qui constitue un hôte de qualité moyenne à Hawaii. Cette comparaison devrait permettre de juger des possibilités de sélection progressive en laboratoire de traits d'histoire de vie pouvant s'avérer utiles dans le cadre de programmes de lutte biologique.

Le comportement sexuel constitue une autre source d'interactions intra-spécifiques. Dans ce domaine, il apparaît souhaitable de développer certaines études ciblées, notamment celles qui peuvent avoir un impact sur l'optimisation des méthodes de lutte autocide (SIT ou Sterile Insect Technique). Ainsi, la connaissance fine des mécanismes de sélection sexuelle (lors des leks, chez les *Ceratitis* spp., ou plus généralement lors du comportement de cour), permettrait de préciser les caractéristiques souhaitables des mâles stériles pour assurer leur compétitivité optimale par rapport aux mâles sauvages, en présence des femelles sauvages. Si certains travaux ont été consacrés dans ce domaine à *C. capitata*, beaucoup reste à faire pour des espèces comme *C. rosa* ou *B. zonata*, actuellement considérées comme des cibles potentielles pour de futurs programmes de lutte autocide.

Par ailleurs, des travaux de l'USDA Hawaii réalisés ces dernières années ont montré que le succès reproducteur des mâles pouvait être grandement amélioré par l'ingestion (dans le cas de *B. dorsalis*) ou même la simple perception olfactive (dans le cas de *C. capitata*) de la para-phéromone de l'espèce. Dans la perspective d'utilisation de la SIT pour la lutte contre *B. zonata*, il serait important de préciser si un tel phénomène se retrouve chez cette espèce, ainsi que les caractéristiques de l'influence de la para-phéromone (rémanence, dose nécessaire, applications fractionnées…) dans ce cas d'espèce. Un programme coordonné de la FAO-AIEA - auquel notre laboratoire participe - vient de démarrer sur cette thématique.

4.3. Compétition inter-spécifique

Les travaux récents du laboratoire on permis d'émettre l'hypothèse d'un avantage compétitif des espèces de stratégie K dans la compétition inter-spécifique liée aux phénomènes d'invasions. Il serait particulièrement intéressant de conforter cette hypothèse par des études réalisées dans d'autres situations géographiques et/ou sur d'autres complexes d'espèces. Ainsi, la compétition entre *B. dorsalis* et diverses spp. de *Ceratitis* indigènes en Afrique de l'Est (Kenya, Tanzanie) et Afrique centrale (Bénin) pourrait faire l'objet de travaux menés en collaborations avec diverses institutions internationales présentes en Afrique (ICIPE Kenya, IITA Bénin). A La Réunion, l'étude du complexe d'espèces de Dacini associées aux Cucurbitaceae pourrait permettre de conforter les résultats obtenus sur les espèces plus polyphages.

On a vu qu'une bonne connaissance de la biologie des espèces (exotiques et locales) peut aider à prédire s'il y aura ou non invasion. Cependant d'autres questions passionnantes restent à explorer. Il serait notamment intéressant de vérifier si une faible diversité génétique peut permettre d'expliquer que des espèces insulaires endémiques soient très sensibles aux invasions. Nous pourrions aussi comparer la diversité génétique et les traits d'histoire de vie des différentes espèces introduites, d'une part dans leurs zones d'origine respectives et d'autre part dans la zone envahie. On peut envisager pour ces études le développement des collaborations déjà existantes avec le laboratoire de génétique de l'Université de Pavie (Italie).

Il serait en outre très souhaitable d'élargir l'étude des espèces invasives aux aspects extra-compétition. Ainsi, il serait intéressant de comparer la communauté dans laquelle a évolué l'espèce envahissante à celle de la (ou des) zone(s) envahie(s). Outre les données génétiques et biologiques, il importerait pour cela de réaliser des inventaires permettant de décrire au mieux les communautés des deux zones (compétiteurs, prédateurs, parasites, ressources…).

Références

Agee, H. R., E. Boller, U. Remund, J. C. Davis, & D. L. Chambers. 1982. Spectral sensitivities and visual attractant studies on the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), the olive fly, *Dacus oleae* (Gmelin), and the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* (L.) (Diptera, Tephritidae). Color trap reflectance, compound eye electrophysiology. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 93 (4): 403-412.

Alonso-Pimentel, H., & D. R. Papaj. 1996. Operational sex ratio *versus* gender density as determinants of copulation duration in the walnut fly, *Rhagoletis juglandis* (Diptera: Tephritidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 39: 171-180.

Aluja, M., & R. J. Prokopy. 1992. Host search behaviour by *Rhagoletis pomonella* flies: inter-tree movement patterns in response to wind-borne fruit volatiles under field conditions. Physiological Entomology 17: 1-8.

Aluja, M., & R. J. Prokopy. 1993. Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. Journal of Chemical Ecology 18: 2671-2696.

Aluja, M., & A. Birke. 1993. Habitat use by adults of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) in a mixed mango and tropical plum orchard. Annals of the Entomological Society of America 86: 799-812.

Aluja, M., R. J. Prokopy, J. P. Buonaccorsi, & R. T. Cardé. 1993. Wind tunnel assays of olfactory responses of female *Rhagoletis pomonella* flies to apple volatiles: effect of wind speed and odour release rate. Entomologia Experimentalis et Applicata 68: 99-108.

Aluja, M., A. Jimenez, J. Pinero, M. Camino, L. Aldana, M. E. Valdes, V. Castrejon, I. Jacome, A. B. Davila, & R. Figueroa. 1997. Daily activity patterns and within-field distribution of papaya fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Morelos and Veracruz, Mexico. Annals of the Entomological Society of America 90: 505-520.

Angermann, H. J. 1986. Ecological differentiation of the tephritid flies *Xyphosia miliaria* and *Orellia ruficauda* (Diptera: Tephritidae) in the flowerheads of Canada thistle (*Cirsium arvense*). Entomologia Generalis 11: 249-262.

Arakaki, N., H. Kuba, & H. Soemori. 1984. Mating behavior of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel (Diptera: Tephritidae). Applied Entomology and Zoology 19: 42-51.

Averill, L. A., W. H. Reissig, & W. L. Roelofs. 1988. Specificity of olfactory responses in the tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. Entomologia Experimentalis et Applicata 47: 211-222.

Baker, T. C. 1985. Chemical control of behavior. In G.A. Kerkut & L.I. Gilbert (eds.), Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Oxford 9: 621-672.

Balasubramanian, S. 1990. Differential equation model for interspecific competition in phytophagous insects. Environment and Ecology 8: 98-100.

Barton Browne, L. 1993. Physiologically induced changes in resource-oriented behavior. Annual Review of Entomology 38: 1-25.

Begon, M., J. L. Harper, & C. R. Townsend. 1996. Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London, UK.

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

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

Boller, E. F., C. Hippe, R. J. Prokopy, W. Enkerlin, B. I. Katsonnayos, J. S. Morgante, S. Quilici, D. Crespo de Stilinovic, & M. Zapater. 1994. Response of wild and laboratory-reared *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Tephritidae) flies from different geographic origins to a standard host marking pheromone solution. Journal of Applied Entomology 118: 84-91.

Brady, J., N. T. Griffiths, & Q. Paynter. 1995. Wind speed effects on odour source location by tse-tse flies *(Glossina)*. Physiological Entomology 20: 293-302.

Brévault, T., & S. Quilici. 1999. Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. Physiological Entomology 24: 333-338.

Brévault, T., & S. Quilici. 2000. Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. Entomologia Experimentalis et Applicata 94: 25-30.

Brown, K. M. 1982. Resource overlap and competition in pond snails: an experimental analysis. Ecology 63: 412-422.

Brown, P. E., & M. Anderson. 1996. Spectral sensitivity of the compound eye of the cabbage root fly, *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae). Bulletin of Entomological Research 86: 337-342.

Brown, P. E., C. P. Frank, H. L. Groves, & M. Anderson. 1998. Spectral sensitivity and visual conditioning in the parasitoid wasp *Trybliographa rapae* (Hymenoptera: Cynipidae). Bulletin of Entomological Research 88: 239-245.

Bursell, E. 1987. The effect of wind-borne odours on the direction of flight in tse-tse flies *Glossina* spp. Physiological Entomology 12: 149-156.
Byers, J. E. 2000a. Effects of body size and resource availability on dispersal in a native and a non-native estuarine snail. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 248: 133-150.
Byers, J. E. 2000b. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. Ecology 81: 1225-1239.
Byers, J. E., & L. Goldwasser. 2001. Exposing the mechanism and timing of impact of nonindigenous species on native species. Ecology 82: 1330-1343.
Camargo, C. A., E. Odell, & L. F. Jiron. 1996. Interspecific interactions and host preference of *Anastrepha obliqua* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), two pests of mango in central America. Florida Entomologist 79: 266-268.
Cardé, R. T. 1984. Chemo-orientation in flying insects. In W.J. Bell & R.T. Cardé (eds.), Chemical Ecology of Insects, Chapman & Hall, London: 111-124.
Cardé, R. T. 1996. Odour plumes and odour-mediated flight in insects. In G.R. Bock (ed.) & G. Cardew, Olfaction in Mosquito Host Interactions.: 54-70.
Carey, J. R. 1982. Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. Ecological Modelling 16: 125-150.
Carey, J. R. 1984. Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. Ecological Entomology 9: 261-270.
Carey, J. R., P. Yang, & D. Foote. 1988. Demographic analysis of insect reproductive levels, patterns and heterogeneity : case study of laboratory strains of three Hawaiian tephritids. Entomologia Experimentalis et Applicata 46: 85-91.
Carey, J. R., P. Liedo, D. Orozco, M. Tatar, & J. W. Vaupel. 1995. A Male-Female Longevity Paradox in Medfly Cohorts. Journal of Animal Ecology 64: 107-116.
Carey, J. R., P. Liedo, H. G. Muller, J. L. Wang, & J. W. Vaupel. 1998. A simple graphical technique for displaying individual fertility data and cohort survival: case study of 1000 Mediterranean Fruit Fly females. Functional Ecology 12: 359-363.
Case, T. J., & M. E. Gilpin. 1974. Interference competition and niche theory. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 71: 3073-3077.
Case, T. J., D. T. Bolger, & K. Petren. 1994. Invasions and Competitive Displacement Among House Geckos in the Tropical Pacific. Ecology 75: 464-477.
Cheng, C.-C., A. L. Yao, L. W. Y. Lee, & J. C. Chang. 1992. Olfactory responses of *Diachasmimorpha longicaudatus* and *Opius incisi* to animal plant host related volatile sources. Bulletin Institute Zoology Academia Sinica 31: 131-135.
Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. American Naturalist 122: 661-696.
Corbet, S. A. 1985. Insect chemosensory responses: A chemical legacy hypothesis. Ecological Entomology 10: 143-153.
Couty, A., L. Kaiser, D. Huet, & M. H. Pham-Delègue. 1999. The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on *Leptopilina boulardi*, a larval parasitoid of frugivorous *Drosophila* spp. Physiological Entomology 24: 76-82.
Crovetti, T., B. Conti, & G. Delrio. 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) - II. Pupal development under constant temperatures, pp. 141-147. *In* R. Cavalloro [ed.], Fruit Flies of Economic Importance. Balkema, Rotterdam.
Cytrynowicz, M., J. S. Morgante, & H. M. L. De Souza. 1982. Visual responses of south american fruit flies, *Anastrepha fraterculus*, and mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata*, to colored rectangles and spheres. Environmental Entomology 11: 1202-1210.
Dajoz, R. 1976. Précis d'écologie. Dunod, Paris, France.
Debach, P. 1966. Competitive displacement and coexistence principles. Annual Review of Entomology 11: 183-212.
Delrio, G., B. Conti, & A. Crovetti. 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) - I. Egg development under constant temperatures, pp. 133-139. *In* R. Cavalloro [ed.], Fruit Flies of Economic Importance. Balkema, Rotterdam.
Denno, R. F., M. S. McClure, & J. R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects - competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology 40: 297-331.
Dicke, M. 1994. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: Their role in plant-carnivore mutualism. Journal of Plant Physiology 143: 465-472.
Doutt, R. L. 1964. Biological characteristics of entomophagous adults, pp. 145-167. *In* P. D. (ed.) [ed.], Biological control of insect pests and weeds. Chapman & Hall, London.

Drew, R. A. I., & G. H. S. Hooper. 1983. Population studies of fruit flies in south-east Queensland. Oecologia 56: 153-159.
Du, Y. J., G. M. Poppy, & W. Powell. 1996. Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. Journal of Chemical Ecology 22: 1591-1605.
Duan, J. J., & R. J. Prokopy. 1994. Apple maggot fly response to red sphere traps in relation to fly age and experience. Entomologia Experimentalis et Applicata 73: 279-287.
Duyck, P. F., & S. Quilici. 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis spp.* (Diptera : Tephritidae) reared at five constant temperatures. Bulletin of Entomological Research 92: 461-469.
Duyck, P. F., J. F. Sterlin, & S. Quilici. 2004a. 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., P. David, & S. Quilici. 2004b. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera : Tephritidae). Ecological Entomology 29: 511-520.
Duyck, P. F., P. Rousse, P. Ryckewaert, F. Fabre, & S. Quilici. 2004c. Influence of adding borax and modifying pH on effectiveness of food attractants for melon fly (Diptera: Tephritidae). Journal of Economic Entomology 97: 1137-1141.
Ebert, T. A. 1999. Plant and Animal Populations - Methods in Demography. Harcourt Brace & Company, San Diego.
Eisemann, C. H., & M. J. Rice. 1992. Attractants for the gravid Queensland fruit fly *Dacus tryoni*. Entomologia Experimentalis et Applicata 62: 125-130.
Elkinton, J. S., & R. T. Cardé. 1984. Odor dispersion. In R.T. Cardé & W.J. Bell (eds.), Chemical Ecology of Insects. London: 73-91.
Eller, F. J., J. H. Tumlinson, & W. J. Lewis. 1988. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals: Source of volatiles mediating the host-location flight behavior of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae). Environmental Entomology 17: 745-753.
Elzen, G. W., H. J. Williams, & S. B. Vinson. 1983. Response by the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to chemicals (synomones) in plants: implications for host habitat location. Environmental Entomology 12: 1873-1877.
Elzen, G. W., H. J. Williams, & S. B. Vinson. 1987. Comparative flight behavior of parasitoids *Campoletis sonorensis* et *Microplitis croceipes*. Entomologia Experimentalis et Applicata 45: 175-180.
Eskafi, F. M., & A. Fernandez. 1990. Larval-pupal mortality of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) from interaction of soil, moisture, and temperature. Environmental Entomology 19: 1666-1670.
Etienne, J. 1972. Les principales Trypétides nuisibles de l'île de la Réunion. Annales de la Sociéte Entomologique de France 8: 485-491.
Etienne, J. 1982. Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris,: 100p.
Fabre, F., P. Ryckewaert, P. F. Duyck, F. Chiroleu, & S. Quilici. 2003. Comparison of the efficacy of different food attractants and their concentration for melon fly (Diptera : Tephritidae). Journal of Economic Entomology 96: 231-238.
Feder, J. L., K. Reynolds, W. Go, & E. C. Wang. 1995. Intra- and interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). Oecologia 101: 416-425.
Fein, B. L., W. H. Reissig, & W. L. Roelofs. 1982. Identification of apple volatiles attractive to apple maggot fly. Journal of Chemical Ecology 8: 1473-1487.
Fernandes da Silva, P. G., & F. S. Zucoloto. 1997. Effect of host nutritive value on egg production by Ceratitis capitata (Diptera, Tephritidae). Journal of Insect Physiology 43: 939-943.
Fernandes-Da-Silva, P. G., & F. S. Zucoloto. 1993. The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). Journal of Insect Physiology 39: 883-887.
Finch, S. 1978. Volatile plant chemicals and their effect on host plant finding by the cabbage root fly. Entomologia Experimentalis et Applicata 24: 150-159.
Finch, S. 1980. Chemical attraction of plant-feeding insects to plants. Journal of Applied Biology 5: 67-143.
Finch, S., & G. Skinner. 1982. Upwind flight of the cabbage root fly. Physiological Entomology 7: 387-399.
Fitt, G. P. 1984. Oviposition behavior of two Tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *Dacus jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in the host fruit. Oecologia 62: 37-46.
Fitt, G. P. 1986. The roles of adult and larval specializations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae) in cultivated fruits. Oecologia 69: 101-109.

Fitt, G. P. 1989. The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations, pp. 281-300. *In* A. S. Robinson and G. Hooper [eds.], Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests. Elsevier, Amsterdam.

Fletcher, B. S. 1986. Some issues in fruit fly ecology, pp. 117-133. *In* M. Mangel, J. R. Carey and R. Plant [eds.], Pest control : operations and systems analysis in fruit fly management.

Fletcher, B. S. 1989. Life history strategies of Tephritid fruit flies. In A.S. Robinson & G. Hooper (eds.), Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3B. Elsevier, Amsterdam: 195-208.

Forss, D. A., E. A. Dunstone, E. H. Ramshaw, & W. Stark. 1962. The flavor of cucumbers. Journal of Food Science 27: 90-93.

Freeman, R., & J. F. Carey. 1990. Interaction of host stimuli in the ovipositional response of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Environmental Entomology 19: 1075-1080.

Frias, L. D. 1995. Oviposition behaviour of *Rhagoletis tomatis* on tomato (*Lycopersicum esculentum*) (Diptera: Tephritidae). Acta Entomologica Chilena 19: 159-162.

Frias, L. D., C. Gonzalez, A. Henry, & A. Alvina. 1993. Geographic distribution and visual response of *Rhagoletis tomatis* Foote (Diptera: Tephritidae) to spherical traps and rectangles of different colours. Acta Entomologica Chilena 18: 185-194.

Gibson, G., & J. Brady. 1988. Flight behaviour of tse-tse flies in host odour plumes; the initial response to leaving or entering odour. Physiological Entomology 13: 29-42.

Gibson, G., M. J. Packer, P. Steullet, & J. Brady. 1991. Orientation of tse-tse flies to wind, within and outside host odour plumes in the field. Physiological Entomology 16: 47-56.

Girolami, V., A. Vianello, A. Strapazzon, E. Ragazzi, & G. Veronese. 1981. Ovipositional deterrents in *Dacus oleae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 29: 177-188.

Greany, P. D., H. R. Agee, A. K. Burditt, & D. L. Chambers. 1977a. Field studies on color preferences of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). Entomologia Experimentalis et Applicata 21: 63-70.

Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers, & G. M. Boush. 1977b. Chemically mediated host finding by *Biosteres* (*Opius*) *longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. Journal of Chemical Ecology 3: 189-195.

Greany, P. D., Z. K. Burditt, H. R. Agee, & D. L. Chambers. 1978. Increasing effectiveness of visual traps for the caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*, by use of fluorescent colours. Entomologia Experimentalis et Applicata 23: 20-25.

Green, T. A., R. J. Prokopy, & D. W. Hosmer. 1994. Distance of response to host tree models by female apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae): interaction of visual and olfactory stimuli. Journal of Chemical Ecology 20: 2393-2413.

Guerin, P. M., U. Remund, E. F. Boller, B. Katsoyannos, & G. Delrio. 1983. Fruit fly electroantennogram and behavior responses to some generally occuring fruit volatiles. In R. Cavalloro (ed.), Proceedings CEC and IOBC International Symposium Fruit Flies of Economic Importance, Athens, Greece. Balkema Press, Rotterdam.

Guerrieri, E. 1997. Flight behaviour of *Encarsia formosa* in response to plant and host stimuli. Entomologia experimentalis et applicata 82: 129-133.

Harris, M. O., & J. R. Miller. 1982. Synergism of visual and chemical stimuli in the oviposition behaviour of *Delia antiqua* (Onion pest). In J.H. Visser & A.K. Minsk (eds.), Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Wageningen, The Netherlands, 1-4 March 1982, pp. 464: 117-122.

Harris, M. O., & J. R. Miller. 1988. Host acceptance behaviour in an herbivorous fly *Delia antiqua*. Journal of Insect Physiology 34: 179-190.

Harris, R. J., C. D. Thomas, & H. Moller. 1991. The influence of habitat use and foraging on the replacement of one introduced wasp species by another in New-Zealand. Ecological Entomology 16: 441-448.

Hatanaka, A. 1993. The biogeneration of green odour by green leaves. Phytochemistry 34.

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

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

Hernandez, M. M., I. Sanz, M. Adelantado, S. Ballach, & E. Primo. 1996. Electroantennogram activity from antennae of *Ceratitis capitata* (Wied.) to fresh orange airborne volatiles. Journal of Chemical Ecology 22: 1607-1619.

Hill, A. R., & G. H. S. Hooper. 1984. Attractiveness of various colours to Australian fruit flies in the field. Entomologia Experimentalis et Applicata 35: 119-128.

Hoffmeister, T. S., & P. Gienapp. 1999. Exploitation of the host's chemical communication in a parasitoid searching for concealed host larvae. Ethology 105: 223-232.
Holway, D. A., & A. V. Suarez. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. Trends in Ecology & Evolution 14: 328-330.
Holway, D. A., A. V. Suarez, & T. J. Case. 2002. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: A test with argentine ants. Ecology 83: 1610-1619.
Hooper, G. H. S., & R. A. I. Drew. 1989. Australian and south pacific islands, pp. 67-72. *In* A. S. Robinson and G. Hooper [eds.], Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests. Elsevier, Amsterdam.
Huffaker, C. B., & A. P. Gutierrez. 1999. Ecological Entomology. John Wiley and Sons, New York.
Hurtrel, B., S. Quilici, J. P. Nénon, & F. Gourdon. 1998. L'activité de ponte de *Psyttalia fletcheri* (Silvestri) et *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Braconidae: Opiinae), parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera: Tephritidae)**.** Comptes-Rendus du IVème Congrès International Francophone d'Entomologie, St Malo, France.
Hurtrel, B., S. Quilici, E. Jeuffrault, R. Manikom, S. Georger, & F. Gourdon. 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.
Jang, E. B., & D. M. Light. 1991. Behavioral responses of female oriental fruit flies to the odor of papayas at the three ripeness stages in a laboratory flight tunnel (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Behavior 4: 751-762.
Jones, O. T., R. A. Lomer, & P. E. Howse. 1981. Responses of male mediterranean fruit flies to trimedlure in a wind tunnel of novel design. Physiological Entomology 6: 175-181.
Judd, G. J. R., & G. H. Whitfield. 1997. Visual and olfactory behaviour of *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) in relation to time of day and ovarian development. European Journal of Entomology: 199-209.
Kainoh, Y. 1989. The role of chemical stimuli in the host-finding and oviposition behavior of *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). Agr. & For. Sci. 5: 115-162.
Kasana, A., & M. T. Aliniazee. 1994. Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. Entomologia Experimentalis et Applicata 73: 247-254.
Katsoyannos, B. I. 1987. Field responses of mediterranean fruit flies to colored red spheres suspended on fig, citrus and olive trees. In Proceedings of 2nd International Symposium on Insect-Plant Relationships, Pau, France, 1-5 july 1986. Dr Junk Publishers, Dordrecht.
Katsoyannos, B. I. 1989. Response to shape, size and color. In A.S. Robinson & G. Hooper (eds.), Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3B. Elsevier, Amsterdam: 307-324.
Katsoyannos, B. I., & I. S. Pittara. 1983. Effect of size of artificial oviposition substrates and presence of natural host fruits on the selection of oviposition site by *Dacus oleae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 34: 326-332.
Katsoyannos, B. I., E. F. Boller, & U. Remund. 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.
Katsoyannos, B. I., G. Pastouras, & M. Vrekoussi. 1985. Effect of color, hue and brightness on the selection of artificial oviposition substrates site by *Dacus oleae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 38: 205-214.
Katsoyannos, B. I., K. Panagiotidou, & I. Kechiaga. 1986. Effect of color properties on the selection of oviposition site by *Ceratitis capitata*. Entomologia Experimentalis et Applicata 42: 187-193.
Katsoyannos, B. I., K. Panagiotidou, & I. Kechiaga. 1997. Response of *Ceratitis capitata* to citrus chemicals under semi-natural conditions. Entomologia Experimentalis et Applicata 82: 181-188.
Keiser, I., R. M. Kobayashi, D. H. Miyashita, E. J. Harris, E. J. Schneider, & D. L. Chambers. 1974. Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. Journal of Economic Entomology 67: 355-360.
Kemp, T. R., L. P. Stoltz, & D. E. Knavel. 1972. Volatile components of muskmelon fruit. Journal of Agricultural Food Chemistry 20: 196-198.
Kemp, T. R., D. E. Knavel, L. P. Stoltz, & R. E. Lundin. 1974. 3,6-nonadien-1-ol from *Citrullus vulgaris* and *Cucumis melo*. Phytochemistry 13: 1167-1170.
Kennedy, J. S. 1986. Some current issues in orientation to odour sources. In T.L. Payne, T.C. Birch & C.E.J. Kennedy (eds.), Mechanisms in insect olfaction. Oxford: 11-25.
Kneitel, J. M., & J. M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. Ecology Letters 7: 69-80.
Kolar, C. S., & D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology & Evolution 16: 199-204.

Krainacker, D. A., J. R. Carey, & R. I. Vargas. 1987. Effect of Larval Host On Life-History Traits of the Mediterranean Fruit-Fly, Ceratitis-Capitata. Oecologia 73: 583-590.

Krainacker, D. A., J. R. Carey, & R. I. Vargas. 1989. Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two tephritid (Diptera: Tephritidae) species: implications for mass rearing. Journal of Economic Entomology 82: 104-108.

Landolt, P. J., R. R. Heath, & J. R. King. 1985. Behavioral responses of female papaya fruit flies, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae), to male-produced sex pheromone. Annals of the Entomological Society of America 78: 751-755.

Landolt, P. J., H. C. Reed, & R. R. Heath. 1992. Attraction of female papaya fruit fly (Diptera: Tephritidae) to male pheromone and host fruit. Environmental Entomology 21: 1154-1159.

Lawrence, P. O. 1981. Host vibration - a cue to host location by the parasite, *Biosteres longicaudatus*. Oecologia 48: 249-251.

Lecomte, C., & E. Thibout. 1981. Attraction d'*Acrolepiopsis assectella*, en olfactomètre, par des substances allélochimiques volatiles d'*Allium porrum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 30: 293-300.

Lecomte, C., & E. Thibout. 1986. Analyse, dans deux types d'olfactomètres, du comportement de quête des femelles de *Diadromus pulchellus* en présence d'odeurs du phytophage-hôte et du végétal attaqué ou non. Entomophaga 31: 69-78.

Levinson, H. Z., & A. Haisch. 1982. Optical and chemosensory stimuli involved in host recognition and oviposition of the cherry fruit fly. In R. Cavalloro (ed.), Proceedings CEC and IOBC International Symposium Fruit Flies of Economic Importance, Athens, Greece. Balkema Press, Rotterdam: 268-275.

Lewis, W. J., R. L. Jones, D. A. Nordlund, & A. N. Sparks. 1975. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: I. Evaluation for increasing rates of parasitization by *Trichogramma* spp. in the field. Journal of Chemical Ecology 1: 343-347.

Liquido, N. J., L. A. Shinoda, & R. T. Cunningham. 1991. Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America 77: 1-52.

Livdahl, T. P. 1984. Interspecific interactions and the *r-K* continuum: laboratory comparisons of geographic strains of *Aedes triseriatus*. Oikos 42: 193-202.

Livdahl, T. P., & M. S. Willey. 1991. Prospects for an invasion - Competition between *Aedes albopictus* and Native *Aedes triseriatus*. Science 253: 189-191.

Lodge, D. M. 1993. Biological invasions - Lessons for ecology. Trends in Ecology & Evolution 8: 133-137.

Loke, W. H., T. R. Ashley, & R. I. Sailer. 1983. Influence of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and corn plant damage on host finding in *Apanteles marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae). Environmental Entomology 12: 911-915.

Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 80: 1522-1536.

Lux, S. A., R. S. Copeland, I. M. White, A. Manrakhan, & M. K. Billah. 2003. A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. Insect Science and its Application 23: 355-361.

Mac Arthur, R. H., & E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogegraphy. Princeton University Press, Princeton.

Malavasi, A., J. S. Morgante, & R. J. Prokopy. 1983. Distribution and activities of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) flies on host and non host trees. Annals of the Entomological Society of America 76: 286-292.

Mc Donald, R. S., & J. H. Borden. 1997. Host-finding and upwind anemotaxis by *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) in relation to age, ovarian development, and mating status. Environmental Entomology 26: 624-631.

Meats, A., & C. L. Hartland. 1999. Upwind anemotaxis in response to cue-lure by the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni*. Physiological Entomology 24: 90-97.

Messenger, P. S., & N. E. Flitters. 1958. Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. Annals of the Entomological Society of America 51: 109-119.

Messina, F. J., & V. P. Jones. 1990. Relationship between fruit phenology and infestation by the apple maggot (Diptera: Tephritidae) in Utah. Annals of the Entomological Society of America 83: 742-752.

Metcalf, R. L. 1987. Plant volatiles as insect attractants. CRC Crit. Rev. Plant Sci. 5: 251-301.

Mitchell, W. C., & R. F. L. Mau. 1971. Response of the female Southern Green Stink Bug and its parasite, *Trichopoda pennipes*, to male Stink Bug pheromones. Journal of Economic Entomology 64: 856-859.

Moericke, V., R. J. Prokopy, S. Berlocher, & G. L. Bush. 1975. Visual stimuli eliciting attraction of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) flies to [apple] trees. Entomologia Experimentalis et Applicata 18: 497-507.

Monge, J. P., & A. M. Cortesero. 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminosae seeds; influence of pre- and post-emergence on parasitoids' response to host-plant cues. Entomologia Experimentalis & Applicata 80: 293-296.

Murlis, J., & C. D. Jones. 1991. Fine-scale structure of odour plumes in relation to insect orientation to distant pheromone and other attractant sources. Physiological Entomology 6: 71-86.

Murlis, J., J. S. Elkinton, & R. T. Cardé. 1992. Odor plumes and how insects use them. Annual Review of Entomology 37: 505-532.

Nakagawa, S., R. J. Prokopy, T. T. Y. Wong, J. R. Zeigler, M. M. Mitchell, T. Urago, & E. J. Harris. 1978. Visual orientation of *Ceratitis capitata* flies to fruit models. Entomologia Experimentalis et Applicata 24: 193-198.

Neilson, W. T. A. 1964. Somme effects of relative humidity on development of pupae of the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). The Canadian Entomologist 96: 810-811.

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

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

Nigg, H. N., L. L. Mallory, S. E. Simpson, S. B. Callaham, J. P. Toth, S. Fraser, M. Klim, S. Nagy, J. L. Nation, & J. A. Attaway. 1994. Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew), attraction to host fruit and host kairomones. Journal of Chemical Ecology 20: 727-743.

Nishida, T. 1956. An experimental study of the ovipositional behavior of *Opius fletcheri* Silvestri (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the Melon fly. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 16: 126-134.

Nishida, T., & H. A. Bess. 1957. Studies on the ecology and control of the melon fly *Dacus cucurbitae*. Hawaii Agricultural Experiment Station Technical Bulletin 34: 1-44.

Noldus, L. P. J. J. 1989. Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. Journal of Applied Entomology 108: 425-451.

Nufio, C. R., & D. R. Papaj. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. Entomologia Experimentalis Et Applicata 99: 273-293.

Odendaal, F. J., & M. D. Rausher. 1990. Egg load influences search intensity, host selectivity, and clutch size in *Battus philenor* butterflies. Journal of Insect Behavior 3: 183-193.

Orian, A. J. E., & L. A. Moutia. 1960. Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. Revue Agricole et Sucrière de l'Ile Maurice 39: 142-150.

Owens, E. D., & R. J. Prokopy. 1984. Habitat background characteristics influencing *Rhagoletis pomonella* (Walsh) fly response to foliar and fruit mimic traps. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 98: 98-103.

Papaj, D. R., & H. Alonso-Pimentel. 1997. Why walnut flies superparasitize: time savings as a possible explanation. Oecologia 109: 166-174.

Papaj, D. R., B. I. Katsoyannos, & J. Hendrichs. 1989. Use of fruit wounds in oviposition by Mediterranean fruit flies. Entomologia Experimentalis et Applicata 53: 203-209.

Papaj, D. R., A. L. Averill, R. J. Prokopy, & T. T. Y. Wong. 1992. Host-marking pheromone and use of previously established oviposition sites by the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Behavior 5: 583-598.

Papaj, D. R., B. D. Roitberg, S. B. Opp, M. Aluja, R. J. Prokopy, & T. T. Y. Wong. 1990. Effect of marking pheromone on clutch size in the Mediterranean fruit fly. Physiological Entomology 15: 463-468.

Petren, K., & T. J. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. Ecology 77: 118-132.

Pianka, E. R. 1976. Competition and niche theory, pp. 114-141. *In* R. M. May [ed.], Theorical Ecology: Principles and Applications.

Pimm, S. L. 1987. Determining the effects of introduced species. Trends in Ecology & Evolution 2: 106-108.

Prokopy, R. J. 1968. Sticky spheres for estimating apple maggot adult abundance. Journal of Economic Entomology 61: 1082-1085.

Prokopy, R. J. 1969. Visual responses of European cherry fruit flies *Rhagoletis cerasi* L. Polskie Pismo Entomologiczne 39: 539-566.

Prokopy, R. J. 1972. Response of apple maggot flies to rectangles of different colors and shades. Environmental Entomology 1: 720-725.

Prokopy, R. J. 1977. Stimuli influencing trophic relations in Tephritidae. In Colloques internationaux du CNRS. Comportement des Insectes et Milieu Trophique 265: 305-336.

Prokopy, R. J. 1980. Mating behaviour of frugivorous Tephritidae in nature. In J. Koyama (ed.), Fruit fly problems. *Proceedings of the Symposium of National Institute of Agricultural Sciences.* Kyoto, Japan: 37-46.

Prokopy, R. J., & E. F. Boller. 1971. Response of European cherry fruit flies to colored rectangles. Journal of Economic Entomology 64: 1444-1447.

Prokopy, R. J., & E. G. Haniotakis. 1976. Host detection by wild and lab-cultured olive flies. Symp. Biol. Hung. 16: 209-214.

Prokopy, R. J., & E. D. Owens. 1978. Visual generalist with visual specialist phytophagous insects : host selection behaviour and application to management. Entomologia Experimentalis et Applicata 24: 409-420.

Prokopy, R. J., & R. P. Webster. 1978. Oviposition-Deterring Pheromone of *Rhagoletis pomonella*, a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. Journal of Chemical Ecology 4: 481-494.

Prokopy, R. J., & E. D. Owens. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. Annual Review of Entomology 28: 337-64.

Prokopy, R. J., & B. D. Roitberg. 1984. Foraging behavior of true fruit flies [Tephritidae]. American Scientist 72: 41-49.

Prokopy, R. J., & R. I. Vargas. 1996. Attraction of *Ceratitis capitata* flies to odor of coffee fruit. Journal of Chemical Ecology 22: 807-819.

Prokopy, R. J., & B. D. Roitberg. 2001. Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. Annual Review of Entomology 46: 631-665.

Prokopy, R. J., V. Moericke, & G. L. Bush. 1973. Attraction of apple maggot flies to odor of apples. Environmental Entomology 2: 743-749.

Prokopy, R. J., A. P. Economopoulos, & M. W. McFadden. 1975. Attraction of wild and laboratory-cultured *Dacus oleae* flies to small rectangles of different hues, shades and tints. Entomologia Experimentalis et Applicata 18: 141-152.

Prokopy, R. J., W. H. Reissig, & V. Moericke. 1976. Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. Entomologia Experimentalis et Applicata 20: 170 -178.

Prokopy, R. J., J. R. Ziegler, & T. T. Y. Wong. 1978. Deterrence of Repeated Oviposition By Fruit-Marking Pheromone in Ceratitis capitata (Diptera-Tephritidae). Journal of Chemical Ecology 4: 55-63.

Prokopy, R. J., P. T. Mc Donald, & T. T. Y. Wong. 1984. Inter-population variation among *Ceratitis capitata* flies in host acceptance pattern. Entomologia Experimentalis et Applicata 35: 65-69.

Prokopy, R. J., S. R. Diehl, & S. S. Cooley. 1988. Behavioral evidence for host races in *Rhagoletis pomonella* flies. Oecologia 76: 138-147.

Prokopy, R. J., T. A. Green, T. T. Y. Wong, & D. O. McInnis. 1990. Influence of experience on acceptance of artificial oviposition substrates in *Ceratitis capitata* (Wiedemann). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 30: 91-95.

Prokopy, R. J., T. W. Phillips, R. I. Vargas, & E. B. Jang. 1997. Defining sources of coffee plant odor attractive to *Ceratitis capitata* flies. Journal of Chemical Ecology 23: 1577-1587.

Prokopy, R. J., T. A. Green, W. A. Olson, R. I. Vargas, D. Kanehisa, & T. T. Y. Wong. 1989. Discrimination by *Dacus dorsalis* females (Diptera: Tephritidae) against larval-infested fruit. Florida Entomologist 72: 319-323.

Quilici, S., & E. Jeuffrault. 2001. Plantes-hôtes des mouches des fruits : Maurice, Réunion, Seychelles. PRMF/COI, Imp. Graphica, St André, La Réunion, France.

Quilici, S., L. Rivry, & G. Rossolin. 1994. Visual stimuli influencing the choice of oviposition site in *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera: Tephritidae), pp. 9-21. *In* H. S. Yong and S. G. Khoo [eds.], Current research on tropical fruit flies and their management.

Qureshi, Z. A., T. Hussain, & Q. H. Siddiqui. 1987. Interspecific competition of *Dacus cucurbitae* Coq. and *Dacus ciliatus* Loew in mixed infestation of cucurbits. Journal of Applied Entomology 104: 429-432.

Ramadan, M. M., T. T. Y. Wong, & J. W. Beardsley. 1989a. Survivorship, potential, and realized fecundity of *Biosteres tryoni* [Hymenoptera: Braconidae], a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* [Diptera: Tephritidae]. Entomophaga 34: 291-297.

Ramadan, M. M., T. T. Y. Wong, & J. W. Beardsley. 1989b. Insectary production of *Biosteres tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 29: 41-48.

Reissig, W. H. 1974. Field tests of the response of *Rhagoletis pomonella* to apples. Environmental Entomology 3: 733-736.

Reissig, W. H., B. L. Fein, & W. L. Roelofs. 1982. Field tests of synthetic apple volatiles as apple maggot (Diptera: Tephritidae) attractants *Rhagoletis pomonella*. Environmental Entomology 11: 1294-1298.

Reitz, S. R., & J. T. Trumble. 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. Annual Review of Entomology 47: 435-465.

Rice, M. J. 1989. The sensory physiology of pest fruit flies: conspectus and prospectus. In A.S. Robinson & G. Hooper (eds.), Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3B. Elsevier, Amsterdam: 249-272.
Robacker, D. C., & R. R. Heath. 1996. Attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to lures emitting host-fruit volatiles in a citrus orchard. Florida Entomologist 79: 600-602.
Robacker, D. C., R. L. Mangan, D. S. Moreno, & A. M. T. Moreno. 1991. Mating behaviour and male mating success in wild *Anastrepha ludens* on a field-caged host tree. Journal of Insect Behavior 4: 471-487.
Robert, P. C. 1986. Les relations plantes-insectes phytophages chez les femelles pondeuses : le rôle des stimulus chimiques et physiques. Une mise au point bibliographique. Agronomie 6: 127-142.
Rochat, J., F. Vanlerbergue-Masutti, P. Chavigny, R. Boll, & L. Lapchin. 1999. Inter-strain competition and dispersal in aphids: evidence from a greenhouse study. Ecological Entomology 24: 450-464.
Roitberg, B. D. 1985. Search dynamics in fruit-parasitic insects. Journal of Insect Physiology 31: 865-872.
Roitberg, B. D., & R. J. Prokopy. 1983. Host deprivation influence on response of *Rhagoletis pomonella* to its oviposition deterring pheromone. Physiological Entomology 8: 69-72.
Roitberg, B. D., & R. J. Prokopy. 1984. Host visitation sequence as a determinant of search persistence in fruit parasitic tephritid flies. Oecologia 62: 7-12.
Roitberg, B. D., & R. J. Prokopy. 1987. Insects that mark host plants. Bioscience 37: 400-406.
Roitberg, B. D., & R. G. Lalonde. 1991. Host marking enhances parasitism risk for a fruit-infesting fly *Rhagoletis basiola*. Oikos 61: 389-393.
Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, & S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 305-332.
Saul, S. H., S. Y. T. Tam, & D. O. McInnis. 1988. Relationship between sperm competition and copulation duration in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 81: 498-502.
Saunders, D. S. 1982. Insect clocks. 2nd edition. Pergamon Press. Oxford.
Sax, D. F., S. D. Gaines, & J. H. Brown. 2002. Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: A comparative study of plants and birds. American Naturalist 160: 766-783.
Scarpati, M. L., R. Lo Scalzo, G. Vita, & A. Gambacorta. 1996. Chemiotropic behavior of female olive fly (*Bactrocera oleae* Gmel.) on *Olea europaea* L. Journal of Chemical Ecology 22: 1027-1036.
Schmitt, R. J. 1985. Competitive interactions of two mobile prey species in a patchy environment. Ecology 66: 950-958.
Schmitt, R. J. 1996. Exploitation competition in mobile grazers: Trade-offs in use of a limited resource. Ecology 77: 408-425.
Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. American Scientist 70: 586-595.
Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist 122: 240-285.
Schoener, T. W. 1985. Some Comments On Connell and My Reviews of Field Experiments On Interspecific Competition. American Naturalist 125: 730-740.
Schowalter, T. D. 2000. Insect ecology: an approach. Academic Press, San Diego.
Shahjahan, M., & F. A. Streams. 1973. Plants effects on host finding by *Leiophron pseudopallipes*, a parasitoid of the tarnished plant bug. Environmental Entomology 2: 921-926.
Shelly, T. E. 1999. Defense of oviposition sites by female oriental fruit flies (Diptera : Tephritidae). Florida Entomologist 82: 339-346.
Shoukry, A., & M. Hafez. 1979. Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. Entomologia experimentalis et applicata 26: 33-39.
Simberloff, D. S., & E. O. Wilson. 1970. Experimental zoogeography of islands - a two year record of colonization. Ecology 51: 934-937.
Smith, P. H. 1989. Behavioural partitioning of the day and diel rhythmicity. In A.S. Robinson & G. Hooper (eds.), Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3B. Elsevier, Amsterdam: 325-341.
Statzner, B., A. G. Hildrew, & V. H. Resh. 2001. Species traits and environmental, constraints: Entomological research and the history of ecological theory. Annual Review of Entomology 46: 291-316.
Stewart, A. J. A. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. Trends in Ecology & Evolution 11: 233-234.
Strand, M. R., & S. Bradleigh-Vinson. 1982. Behavioral response of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* to a kairomone. Entomologia Experimentalis & Applicata 31: 308-315.
Taher, M. 1998. *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt. Disease and pest outbreaks, pp. 30. Arab and Near Est Plant Protection Newsletter, FAO, no. 27.
Takabayashi, J., & M. Dicke. 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced attracts. Trends in Plant Science 1: 109-113.

Takabayashi, J., M. Dicke, S. Takahashi, & M. A. Posthumus. 1995. Effect of the developmental stage of the herbivore on the production of herbivore-induced synomone. Journal of Chemical Ecology 21: 273-287.
Teruya, T. 1990. Effect of relative humidity during pupal maturation on subsequent adult eclosion and flight capability of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera, Tephritidae). Applied Entomology and Zoology 25: 521-523.
Thornhill, R., & J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge.
Thorpe, W. H., & H. B. Caudle. 1938. A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host. Parasitology 30: 523-528.
Tilman, D. 1987. The Importance of the mechanisms of interspecific competition. American Naturalist 129: 769-774.
Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75: 2-16.
Tsitsipis, J. A., & C. Abatzis. 1980. Relative-humidity effects, at 20-degrees, on eggs of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae), reared on artificial diet. Entomologia Experimentalis et Applicata 28: 92-99.
Turlings, T. C., J. H. Tumlinson, F. J. Eller, & W. J. Lewis. 1991. Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its host. Entomologia Experimentalis & Applicata 58: 75-82.
Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, & W. J. Lewis. 1990. Exploitation of herbivore-induced plants odors by host-seeking parasitic wasps. Science 250: 11251-1253.
Turlings, T. C. J., F. L. Wäckers, L. E. M. Vet, W. J. Lewis, & J. H. Tumlinson. 1993. Learning host-finding cues by hymenopterous parasitoids. *In* D. R. Papaj and A. C. Lewis [eds.], Insect-Learning. Chapman & Hall, New-York.
Turlings, T. C. J., J. H. Loughrin, P. J. McCall, U. S. R. Röse, W. J. Lewis, & J. H. Tumlinson. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 92: 4169-4174.
Tzanakakis, M. E., & D. S. Koveos. 1986. Inhibition of ovarian maturation in the olive fruit fly under long photophase and an increase of temperature. Annals of the Entomological Society of America 79: 15-18.
Vargas, R. I., & J. R. Carey. 1989. Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 82: 55-59.
Vargas, R. I., & J. R. Carey. 1990. Comparative survival and demographic-statistics for wild Oriental fruit fly, Mediterranean fruit fly, and Melon fly (Diptera, Tephritidae) on Papaya. Journal of Economic Entomology 83: 1344-1349.
Vargas, R. I., D. Miyashita, & T. Nishida. 1984. Life-history and demographic parameters of three laboratory-reared Tephritids (Diptera, Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 77: 651-656.
Vargas, R. I., W. A. Walsh, E. B. Jang, J. W. Armstrong, & D. T. Kanehisa. 1996. Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies reared at five constant temperatures. Annals of the Entomological Society of America 89: 64-69.
Vargas, R. I., W. A. Walsh, D. Kanehisa, E. B. Jang, & J. W. Armstrong. 1997. Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. Annals of the Entomological Society of America 90: 162-168.
Vargas, R. I., W. A. Walsh, D. Kanehisa, J. D. Stark, & T. Nishida. 2000. Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera : Tephritidae) at alternating temperatures. Annals of the Entomological Society of America 93: 75-81.
Vera, M. T., R. Rodriguez, D. F. Segura, J. L. Cladera, & R. W. Sutherst. 2002. Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. Environmental Entomology 31: 1009-1022.
Vernon, R. S., & D. L. Bartel. 1985. Effect of hue, saturation and intensity on color selection by the onion fly, Delia antiqua (Meigen) in the field. Environmental Entomology 14: 210-216.
Vet, L. E. M., & M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical used by natural enemies in a tritrophic context. Annual Review of Entomology 37: 141-172.
Vinson, S. B. 1975. Source of materials in the tobacco budworm involved in host recognition by the egg-larval parasitoid, *Chelonus texanus*. Annals of the Entomological Society of America 68: 381-384.
Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. Annual Review of Entomology 21: 109-133.
Vinson, S. B., R. L. Jones, P. E. Sonnet, B. A. Bierl, & M. Beroza. 1975. Isolation, identification and synthesis of host-seeking stimulants for *Cardiochiles nigriceps*, a parasitoid of tobacco budworm. Entomologia Experimentalis & Applicata 18: 443-450.
Visser, J. H. 1979. Leaf odour perception and olfactory orientation in the Colorado beetle. In Olfaction in the Colorado beetle at the onset of host plant selection, PhD Thesis, Univ. Wageningen, pp. 88: 80-85.

Visser, J. H. 1983. Differential sensory perceptions of plant compounds by insects. In P.A. Hedin (e.), Plant resistance to insects. American Chemical Society, Washington: 215-230.
Visser, J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. Annual Review of Entomology 31: 121-44.
Visser, J. H., & D. Avé. 1978. General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Entomologia Experimentalis et Applicata 24: 738-749.
Vitousek, P. M., C. M. Dantonio, L. L. Loope, & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. American Scientist 84: 468-478.
Wharton, R. A. 1997. Generic relationships of Opiine Braconidae (Hymenoptera) parasitic on fruit-infesting Tephritidae (Diptera). Contributions of the American Entomological Institute 30: 1-53.
White, I. M., & M. M. Elson-Harris. 1992. Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. C.A.B. International, Wallingford, UK.
White, I. M., M. De Meyer, & J. M. Stonehouse. 2000. A Review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion and Seychelles, pp. 15-21. *In* N. S. Price and S. I. Seewooruthun [eds.], Proceedings, Indian Ocean Commission regional fruit fly symposium. Indian Ocean Commission / European Union, Flic en Flac, Mauritius.
Whittier, T. S., & T. E. Shelly. 1993. Productivity of singly vs. multiply mated female Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). Journal of the Kansas Entomological Society 66: 200-209.
Wiens, J. A. 1977. Competition and variable environments. American Scientist 65: 590-597.
Williamson, M. 1996. Biological Invasions. Chapman & Hall, London.
Williamson, M., & A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. Ecology 77: 1661-1666.
Wong, T. T. Y., M. M. Ramadan, D. O. McInnis, & N. Mochizuki. 1990. Influence of cohort age and host age on oviposition activity and offspring sex ration of *Biosteres tryoni* (Hymenoptera : Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae). Journal of Economic Entomology 83: 779-783.
Yang, P. J., J. R. Carey, & R. V. Dowell. 1994a. Comparative demography of two cucurbit-attacking fruit-flies, *Bactrocera tau* and *B. cucurbitae* (Diptera, Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 87: 538-545.
Yang, P. J., J. R. Carey, & R. V. Dowell. 1994b. Temperature influences on the development and demography of *Bactrocera dorsalis* (Diptera, Tephritidae) in China. Environmental Entomology 23: 971-974.
Zacharuk, R. Y. 1985. Antennae and sensilla. In G.A. Kerkut & L.I. Gilbert (eds.), Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Pergamon Press, Oxford 6: 1-69.

1) Encadrement de la recherche :

Contribution à l'encadrement de thèses

- BREVAULT T., 1999. Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). *Thèse de doctorat, ENSA Montpellier*, 139 pp.

- HURTREL B., 2000. Biologie du développement et écologie comportementale de deux parasitoïdes de mouches des fruits à la Réunion. *Thèse Univ. Rennes 1*, 150 pp.

- DUYCK P.F. (thèse en cours) : Mécanismes de la compétition inter-spécifique chez les Diptères Tephritidae. *Univ. de la Réunion*.

- ROUSSE P. (thèse en cours) : Localisation de l'hôte et de son habitat chez un parasitoïde ovo-pupal de Tephritidae *Fopius arisanus* (Braconidae : Opiinae). *Univ. de la Réunion*.

Stages DEA ou DAA :

- GUYOT J., 1986 : Etude bio-écologique de la cochenille diaspine *Pseudaulacaspis pentagona* Targioni-Tozzetti et de ses ennemis naturels à la Réunion. *Mémoire D.E.A., Univ. François Rabelais, Tours*, 43 pp.

- GOEBEL O., 1987 : Contribution à l'étude biologique de deux parasites *Encarsia diaspidicola* SILVESTRI et *Arrhenophagus chionaspidis* Aurivillius de la cochenille diaspine *Pseudaulacaspis pentagona* Targ.-Tozz. à la Réunion. *Mémoire D.A.A. « Protection des Cultures », CNEARC/ESAT, Montpellier*, 60 pp.

- JOULAIN H., 1990 : Etude de la fécondité de *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera : Eulophidae), ectoparasitoïde primaire du psylle asiatique *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera : Psyllidae), vecteur du greening des agrumes. *Mémoire D.A.A. ENSA-Rennes* - 56 pp. (stage effectué à l'IRFA du 12/04 au 19/09/90).

- BONHOMME A., 1992 : Etude de l'influence de la température sur le potentiel biotique de *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire DAA, ENSAIA-Nancy*, 52 pp.

- BONACINA K., 1993 : Influence des substances volatiles de la mandarine sur la sélection du site de ponte chez *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire DEA « Ecophysiologie et Dynamique des Populations d'Invertébrés Terrestres », Univ. Paris 6*, 30 pp.

- BUNGE-VIVIER V., 1993 : Impact économique des mouches des fruits à la Réunion et perspectives de lutte raisonnée. *Mémoire Dipl. Ing. Agro. Trop., Option DAA "Protection des Cultures", ENSA-Montpellier*, 42 pp.

- MOUNIAMA C., 1994 : Etude comportementale de la communication phéromonale chez deux *Ceratitis* spp. de la Réunion. *Mémoire DEA « Biologie et Agronomie », Univ. Rennes 1 - ENSA Rennes*, 33 pp.

- BREVAULT T., 1996 : Recherche de stimuli visuels et olfactifs pour les adultes de la « mouche de la tomate », *Trirhithromyia cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). *Mémoire DEA « Biologie de l'Evolution et Ecologie », Univ. Montpellier II*, 25 pp.

- 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. *Mémoire DEA « Génétique, Adaptations et Productions Végétales », Univ. Rennes 1*, 29 pp.

- LITRICO I., 2001 : Evaluation des systèmes de piégeage pour certaines espèces de Tephritidae nuisibles aux cultures légumières à la Réunion. *Mémoire de stage préliminaire, DEA « Biologie de l'Evolution et Ecologie », Univ. Montpellier II,* 9 pp. (+ Annexes).

- STERLIN J.F., 2002 : Etude de la biologie et du comportement de *Bactrocera zonata* (Saunders), mouche des fruits invasive à l'île de la Réunion. *Mémoire D.A .A. « Protection des Plantes et Environnement », INA Paris-Grigon*, 34 pp.

- JUNOD G., 2004 : La compétition larvaire interspécifique chez les Tephritidae : cas de quatre espèces de mouches des fruits de l'île de la Réunion. *Mémoire fin d'études DAA « Protection des Cultures » (ENSAIA-Nancy) et DEA « Sciences Agronomiques » (INPL, Univ. de Metz),* 35 pp.

Stages ingénieurs et DESS :

- FAUVERGUE X., 1989 : Contribution à l'étude biologique et éthologique de *Tamarixia radiata* Waterston (Hymenoptera : Eulophidae), ectoparasitoïde primaire du psylle asiatique des agrumes *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera : Psyllidae). *Mémoire fin d'études ISTOM*, 78 pp.

- GOMBAULD P., 1990 : Contribution à l'étude de la biologie de *Cratopus hymeralis* Bohem., 1834 (Coleoptera : Curculionidae), ravageur des arbres fruitiers à la Réunion. *Mémoire fin d'études CNEARC/ENITAC*, 53 pp.

- LANGLOIS A., 1990 : Etude bioécologique des charançons phyllophages (*Cratopus* spp.) nuisibles aux cultures fruitières à la Réunion. *Mémoire fin d'études ISTOM*, 89 pp.

- BONACINA K., 1991 : Influence de certains facteurs sur la sélection du site de ponte chez *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch. *Mémoire fin d'études, ISTOM*, 74 pp.

- RIVRY L., 1991 : Influence de quelques facteurs sur la sélection du site de ponte chez la mouche du Natal, *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire fin d'études, ENITHP-Angers*, 83 pp.

- MARTIN-TEISSERE J.M., 1992 : Etude de l'influence de quelques stimuli olfactifs sur la sélection du site de ponte chez *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Memoire fin d'études, ENITHP-Angers*, 64 pp.

- PIERRU A., 1993 : Etude de l'influence de stimuli chimiques sur la sélection du site de ponte par olfaction chez *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire fin d'études, ENSA-Rennes, Spé. « Protection des Cultures »*, 36 pp.

- MILLE C., 1994 : Etude olfactométrique de quelques stimuli pour la mouche du Natal, *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch. *Mémoire fin d'études ISTOM*, 43 pp.

- DEHECQ J.S., 1995 : Etude de la communication phéromonale chez trois Tephritidae de la Réunion : *Dacus ciliatus* Loew, *Dacus demmerezi* (Bezzi) et *Trirhithromyia cyanescens* (Bezzi). *Mémoire ENSA Montpellier, Section de 3ème cycle « Protection des Plantes »*, 35 pp.

- KURTZ C., 1997 : Etude bio-écologique des parasitoïdes indigènes de la mineuse des agrumes *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera : Gracillariidae) à l'île de la Réunion. *Mémoire fin d'études ISTOM*, 86 pp (+ Annexes).

- NERGEL L., 1997 : Etude de l'influence de paramètres physiologiques sur l'attractivité de stimuli visuels et olfactifs chez les femelles de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera : Tephritidae). *Mémoire DESS « Protection et Valorisation du Végétal », Univ. de Pau et des Pays de l'Adour*, 27 pp.

- TRZEBOWSKI L., 1997 : Etude de la spécificité de *Psyttalia fletcheri* (Silvestri) (Hymenoptera : Braconidae : Opiinae), vis-à-vis de deux espèces de Tephritidae nuisibles aux Cucurbitaceae à la Réunion : *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) et *Dacus demmerezi* Bezzi. *Mémoire ENSA Montpellier*, 36 pp.

- BLARD F., 1998 : Influence de quelques éléments du comportement de cour de *Ceratitis* (*Ceratitis*) *capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) sur la réussite de l'accouplement. *Rapport de stage, DESS « Ethologie Appliquée et Chronobiologie du Comportement », Univ. Paris 13*, 19 pp.

- GUEGUEN S., 1998 : Influence de quelques stimuli visuels et olfactifs pour les femelles matures de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). *Mémoire fin d'étude ENSAIA Nancy, Spécialisation « Protection des Cultures »*, 35 pp.

- SIMON A., 1998 : Enquête écologique sur les parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. *Mémoire fin d'études ESITPA*, 51 pp. + Annexes (31 pp.).

- CARDINE V., 1999 : Analyse de composés volatils de plantes-hôtes de mouches des fruits. *Mémoire DESS « Ressources Animales et Végétales », Univ. Corte*, 37 pp.

- DOS REIS CORREIA E., 1999 : Comportement de cour de deux espèces de mouches des fruits, *Ceratitis rosa* et *Ceratitis catoirii* (Diptera : Tephritidae) présentes à la Réunion. *Mémoire DESS « Ecosystèmes méditerranéens », Univ. Corte*, 52 pp.

- GOUDIN R., 1999 : Recherche de stimuli visuels et olfactifs pour la mouche du Natal, *Ceratitis rosa* Karsch. *Mémoire fin d'études ENSAIA-Nancy*, 38 pp.

- MALVOLTI A., 1999 : Enquête écologique sur les parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. *Mémoire fin d'études ISTOM*, 50 pp. (+ Annexes).

- DUYCK P.F., 2000 : Etude comparée de la biologie du développement chez trois espèces de mouches des fruits (*Ceratitis* spp.)(Diptera : Tephritidae), nuisibles aux cultures fruitières à la Réunion. *Mémoire DESS « Technologies du Végétal », Univ. Angers*, 37 pp.

- GARDON M., 2000 : Utilisation de *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) en lutte biologique contre *Ceratitis capitata* (Wiedemann) à la Réunion. Etude des stimuli intervenant dans la recherche de l'hôte. *Mémoire DESS « Ressources Animales et Végétales », Univ. Corte*, 34 pp.

- RIOUX V., 2001 : Optimisation des systèmes de piégeage vis-à-vis des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) économiquement importantes de l'île de la Réunion. *Mémoire DESS « Valorisation des Productions Animales et Végétales », Univ. Corte*, 31 pp (+ Annexes).

- LAGABRIELLE E., 2002 : Etude de l'impact de facteurs climatiques sur la dynamique spatio-temporelle de 3 espèces de mouches des fruits à La Réunion de 1994 à 1998. Utilisation d'un SIG et d'une base de données associée. *Mémoire DESS « Etudes d'impacts environnementaux », Univ. Montesquieu-Bordeaux IV / Univ. Antananarivo*, 76 pp.

- CHABOUD A., 2003 : Optimisation des systèmes de piégeage des femelles de Tephritidae nuisibles aux cultures fruitières et maraîchères de l'île de la Réunion. *Rapport de stage de 2ème année, INP-ENSAToulouse*, 37 pp + Annexes.

- BRUNEL C., 2004 : Aspects de la compétition chez les Diptères Tephritidae : mise en évidence de phéromones de marquage. Relations entre poids des pupes et potentiel biotique. *Mémoire DTAA « Santé du Végétal, Agronomie, Economie et Environnement », INH Angers / ENIHP*, 44 pp.

- DUPONT R., 2004 : Stimuli olfactifs et compétitivité dans l'appropriation du fruit-hôte chez les femelles de quatre espèces de Tephritidae de la Réunion. *Mémoire DTAA « Santé du Végétal, Agronomie, Economie et Environnement », INH Angers / ENIHP*, 45 pp.

<u>Stages de maîtrise et de licence :</u>

- NOROSOMAHEFA C.Z., 1990 : Mise au point de méthodes d'élevage de deux espèces de thrips d'importance économique : *Thrips palmi* Karny et *Scirtothrips aurantii* Faure (Thysanoptera, Thripidae). *Mémoire Maîtrise, Univ. de la Réunion*, 59 pp.

- ROSSOLIN G., 1991 : Contribution à l'étude éthologique de la sélection du site de ponte chez *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Maîtrise « Chimie et Biologie Végétale », Univ. de la Réunion*, 73 pp. (stage effectué à l'IRFA du 01/06 au 31/07/91).

- LABARRERE P., 1992 : Quelques aspects du comportement de *Ceratitis rosa* Karsch en conditions semi-naturelles (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Licence « Biol. Org. et Populations », Univ. Paris 6.*, 38 pp.

- SOURDRIL V., 1993 : Etude du comportement sexuel de *Ceratitis rosa* Karsch en grande cage (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Maîtrise « Biologie des Organismes et Populations », Univ. Rennes 1*, 18 pp.

- HAUG E., 1993 : Etude du comportement d'appel phéromonal chez les mâles de *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Maîtrise « Chimie et Biologie Végétale, Univ. de la Réunion*, 22 pp.

- PEPPUY A., 1993 : Influence de l'alimentation sur l'appel phéromonal du mâle de la mouche du Natal *Ceratitis* (*Pterandrus*) *rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mém. Maîtrise Biologie des Organismes et Populations », Univ. Paris 6*, 32 pp.

- LABARRERE P., 1994 : Quelques aspects du comportement de *Ceratitis rosa* Karsch en conditions semi-naturelles (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Maîtrise « BOP », Univ. Paris 6*, 17 pp.

- NICOLE F., 1995 : Etude du rythme quotidien de capture et du comportement vis-à-vis des pièges de deux Tephritidae : *Ceratitis capitata* et *Ceratitis rosa*. *Mémoire Maîtrise « Chimie et Biologie végétales », Univ. de la Réunion*, 31 pp.

- SUMATRA E., 1995 : Etude anatomique de l'appareil reproducteur femelle chez les Tephritidae de la Réunion. *Mémoire Maîtrise « Chimie et Biologie végétales », Univ. de la Réunion*, 30 pp.

- LASALLE V., 1996 : Etude du parasitisme indigène de la mineuse des agrumes, *Phyllocnistis citrella* (Stainton) (Lepidoptera : Gracillariidae) à la Réunion. *Mémoire MST « Valorisation chimique et biologique du végétal », Univ. de la Réunion*, 30 pp.

- THOMAS H., 1996 : Recherche de stimuli olfactifs attractifs pour les adultes de la « mouche de la tomate » : *Trirhithromyia cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). *Mémoire MST « Valorisation chimique et biologique du végétal », Univ. de la Réunion*, 31 pp.

- TSANG-KWOCK J.F., 1998 : Réponse à divers stimuli visuels et olfactifs chez les femelles de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) en chambre de vol (Diptera : Tephritidae). *Mém. MST « Valorisation chimique et biologique du végétal », Univ. de la Réunion*, 18 pp.

- RICHEL E., 1998 : Recherche de stimuli olfactifs pour les femelles de la « mouche de la tomate ». *Mémoire Licence de Phytoprotection, Univ. d'Avignon et des Pays de Vaucluse*, 13 pp.

- THEVENOT F., 1999 : Contribution à l'étude des Hétéroptères de la Réunion. *Rapport de stage*. *Doc. CIRAD Réunion*, 5 pp.

- ZETTOR A. et A.K. LOKHAT, 2001 : Contribution à l'inventaire des Hemiptera Heteroptera de la Réunion. *Mémoire Maîtrise « Biologie des Populations et des Ecosystèmes (MBPE) », Univ. de la Réunion*, 27 pp. (+ Annexes).

- GERARD S. et S. RAKOTOMALALA, 2001 : Enquêt sur la myrmécofaune des vergers à la Réunion. Etude préliminaire du comportement de *Solenopsis geminata* et de sa prédation sur les larves de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae). *Mémoire Maîtrise « Biologie des Populations et des Ecosystèmes (MBPE) », Univ. de la Réunion*, 26 pp. (+ Annexes).

- GROSSET C. et D. RIVIERE, 2002 : Caractérisation des insectes à larves mineuses de feuille à l'île de la Réunion. *Mémoire Maîtrise « Biologie des Populations et des Ecosystèmes », Univ. de la Réunion*, 23 pp.

- RAZAFINDRAINIBE S., 2003 : Les *Cratopus* spp. (Coleoptera : Curculionidae) de l'île de la Réunion : étude bio-écologique et gamme de plantes-hôtes. *Mémoire Maîtrise « Biologie des Populations et des Ecosystèmes », Univ. de La Réunion*, 38 pp.

2) Elaboration et gestion de contrats de recherche :

Participation à des projets Européens (DG VI) ou internationaux :

- Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterranean Fruit Fly (medfly) *Ceratitis capitata* (Wiedemeann)(Diptera : Tephritidae). Contract N° AIR-CT-92-300. 1992-1997.

- Programme POSEIDOM Phytosanitaire. Lutte contre les mouches des fruits. 1994-1997

- FAO-IAEA co-ordinated Research Projects :
  - "Medfly mating behaviour studies under field cage conditions" (RC-557-2). Technical Contract N°: 8496/R1/RB. 1996 - 1999.
  - "Quality assurance in mass-reared and relased fruit flies for use in SIT programmes" Research Agreement N° FRA/10835. 1999 - 2004.
  - "Development of improved attractants and their integration into fruit fly SIT management programmes". Research Contract / Agreement N° FRA/11175. 2000 - 2005.
  - "Improving sterile male performance in fruit fly SIT programmes". Research Agreement N° 12856. 2004 - 2009.

- Indian Ocean Commission Regional Fruit Fly Programme. Convention 7.ACP.RPR.400 N° Ident. REG (RIN) 7502. 1997 - 2000.

3) Evaluation de la recherche :

Participation à des jurys de thèse :

BREVAULT T., 1999 : Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae). *Thèse de doctorat, ENSA Montpellier*, 139 pp.

ATTIE M., 1999 : Etude sur l'entomofaune associée à la flore indigène de l'île de la Réunion. *Thèse de doctorat, Université de La Réunion, Spécialité « Biologie des Populations et Ecologie »,* 346 pp.

HURTREL B., 2000 : Biologie du développement et écologie comportementale de deux parasitoïdes de mouches des fruits à la Réunion. *Thèse Université de Rennes 1*, 150 pp.

4) Activités d'enseignement :

1987 - 2004 : Participation à l'enseignement en entomologie dans le module « Protection des Plantes » de la Maîtrise de Sciences et Techniques (MST) « Valorisation chimique et biologique du végétal » de l'Université de la Réunion (10 heures de cours + 2 heures de travaux dirigés)

5) Production scientifique :

5.1. Articles scientifiques dans des périodiques à facteur d'impact :

1 - BOLLER E.F., C. HIPPE, R.J. PROKOPY, W. ENKERLIN, B.I. KATSOYANNOS, J.S. MORGANTE, **S. QUILICI**, DE CRESPO DE STILINOVIC and M. ZAPATER, 1994 : Response of wild and laboratory reared *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Tephritidae) flies from different geographic origins to a standard host marking pheromone solution. *J. appl. Ent*., 118 : 84-91.

2 - BREVAULT T. & **S. QUILICI**, 1999 : Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology*, 24 : 333-338.

3 - WHARTON R.A., **S. QUILICI**, B. HURTREL & I. MERCADO, 1999 : The status of two species of *Psyttalia* Walker (Hymenoptera : Braconidae : Opiinae) reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera) on the Indian Ocean islands of La Réunion and Mauritius. *African Entomology* 7 (1) : 85-90.

4 - HURTREL B., **S. QUILICI**, J.P. NENON et F. GOURDON, 1999 : L'activité de ponte de *Psyttalia fletcheri* (Silvestri) et *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Braconidae : Opiinae), parasitoïdes de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae). *Actes de le IVème Conférence Internationale Francophone d'Entomologie (CIFE), St Malo, 5-9 juillet 98. Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.), 35 (suppl.) : 443-446.*

5 - BREVAULT T. and **S. QUILICI**, 2000a : Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomol. Exp. Applic*. 94 : 25-30.

6 - BREVAULT T. and **S. QUILICI**, 2000b : Diel patterns of reproductive activities in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology*, 25 : 1-9.

7 - HURTREL B., **S. QUILICI**, J.P. NENON & J. LELANNIC, 2001 : Preimaginal developmental biology of *Diachasmimorpha tryoni*, a parasitoid of the Mediterranean fruit fly. *Insect Science and its Application*, 21 (1) : 81-88.

8 - DUYCK P.F. and **S. QUILICI**, 2002 : Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera ; : Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of entomological Research* 92 (6) : 461-470.

9 - **QUILICI S**., A. FRANCK, A. PEPPUY, E. DOS REIS CORREIA, C. MOUNIAMA and F. BLARD, 2002 : Comparative Studies of Courtship Behavior of *Ceratitis* spp. (Diptera : Tephritidae) in Reunion Island. *Florida Entomologist*, 85 (1) : 138-142.

10 - LUX S.A., F.N. MUNYIRI, J.C. VILARDI, P. LIEDO, A. ECONOMOPOULOS, O. HASSON, **S.QUILICI**, K. GAGGL, J.P. CAYOL and P. RENDON, 2002 : Consistency in Courtship Pattern among Populations of Medfly (Diptera : Tephritidae): Comparisons among Wild Strains and Strains Mass Reared for SIT Operations. *Florida Entomologist*, 85 (1) : 113-125.

11 - FABRE F., P. RYCKEWAERT, P.F. DUYCK, F. CHIROLEU and **S. QUILICI**, 2003 : Comparison of the Efficacy of Different Food Attractants and Their Concentration for Melon Fly (Diptera : Tephritidae). *J. Econ. Entomol*. 96 (1) : 231-238.

12 - ROSETTO M., D. MARCHINI, T. DE FILIPPIS, S. CIOLFI, F. FRATI, **S. QUILICI** and R. DALLAI, 2003 : The ceratotoxin gene family in the medfly *Ceratitis capitata* and the Natal fruit fly *Ceratitis rosa*. *Heredity,* 90 (5) : 382-389.

13 - DUYCK P.F., J.F. STERLIN and **S. QUILICI**, 2004 : Survival and development of different life stages of *Bactrocera zonata* (Diptera : Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bull. entomol. Res*. 94 : 89-93.

14 - BALIRAINE F., M. BONIZZONI, C.R. GIUGLIELMINO, E.O. OSIR, S.A. LUX, F.J. MULAA, L.M. GOMULSKI, L. ZHENG, **S. QUILICI**, G. GASPERI and A.R. MALACRIDA, 2004 : Population genetics of the potentially invasive African fruit fly species, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera : Tephritidae). *Molecular Ecology*, 13 : 683-695.

15 - DUYCK P.F., P. ROUSSE, P. RYCKEWAERT, F. FABRE and **S. QUILICI**, 2004 : Influence of adding borax and modifying pH on effectiveness of food attractants for melon fly (Diptera : Tephritidae). *J. Econ. Entomol*. 97(3) : 1137-1141.

16 - DUYCK P.F., P. DAVID and **S. QUILICI**, 2004 : A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Ecological Entomology* 29 : 511-520.

5.2. Ouvrages (ou chapitres d'ouvrages) scientifiques

17 - **QUILICI S**., B. VERCAMBRE et C. BONNEMORT, 1992 : Les insectes ravageurs. In : « *La culture du géranium Rosat à la Réunion. CIRAD/APR/CAHEB/DAF/SAFER. Imp. Graphica, St-Denis, La Réunion, 106 pp. »*, 79-90.

18 - **QUILICI S**., 1993 : Protection phytosanitaire des agrumes : les ravageurs. In : *« M. Grisoni (Ed.) - La Culture des Agrumes à la Réunion. Ouvrage collectif CIRAD/FLHOR-Réunion, 102 p. »*, 55-89.

19 - LANDOLT P.J. and **S. QUILICI**, 1996 : Overview of research on the behavior of fruit flies (Diptera : Tephritidae). In : « *B.A. Mc Pheron & G. Steck (eds.) : Economic Fruit Flies :*

a world assessment of their biology and management. Ste Lucie Press, Delray Beach, Florida, 586 pp. », 19-26.

20 - PHILIPPE R., D. MARIAU, B. DECAZY, **S. QUILICI** and J. NGUYEN-BAN, 1996 : Lutte chimique raisonnée. In : « *D. Mariau (Ed. scientifique) : Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales. CIRAD, Collection Repères, 196 pp. »* : 21-61.

21 - MARIAU D., B. DECAZY, **S. QUILICI** and J. NGUYEN-BAN, 1996 : Insectes utiles. *In : « D. Mariau (Ed. scientifique) : Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales. CIRAD, Collection Repères, 196 pp. »* : 73-112.

22 - MORIN J.P., D. MARIAU and **S. QUILICI**, 1996 : Méthodes de piégeage. In : « *D. Mariau (Ed. scientifique) : Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales. CIRAD, Collection Repères, 196 pp. »* : 145-164.

23 - **QUILICI S.** et E. JEUFFRAULT (eds.), 2001 : Plantes-hôtes des mouches des fruits : Maurice, Réunon, Seychelles. (Texte : E. Blanchard, F. Lustenberger et S. Dupuis ; photos : A. Franck). *Publ. PRMF / COI, Imp. Graphica (La Réunion)*, 227 pp. (+ 312 photos couleur).

24 - **QUILICI S.**, 2002 : Fruit Crop Pest Management (Insects and Mites). In : *« D. Pimentel (Ed.). Encyclopedia of Pest Management. Marcel Dekker Inc. Publ., New-York, USA, 929 pp. »* : 313-316.

25 - RATNADASS A., X. MOURICHON, M. VAISSAYRE, **S. QUILICI** and J.P. DEGUINE, 2003 : Integrated Pest Management experiences of CIRAD-France in Developing Countries. Chapter 35. *In : «K.M. Maredia, D. Dakouo and D. Mota-Sanchez (eds.). Integrated Pest Management in the Global Arena. CABI Publ., Wallingford, UK. 560 pp. »* : 453-465.

26 - **QUILICI S**., D. VINCENOT et A. FRANCK, 2003 : Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion. *CIRAD Ed., 18 Editions / Graphica, Impr. Précigraph Ltd (Maurice)*, 168 pp. (Prix « Adalia » 2003)

5.3. Articles scientifiques dans des périodiques à comité de lecture :

27 - AUBERT B. et **S. QUILICI**, 1983 : Nouvel équilibre biologique observé à la Réunion sur les populations de psyllidés après l'introduction et l'établissement d'hyménoptères chalcidiens. *Fruits*, 38 (11) : 771-780.

28 - LAMBERTI F., N. VOLVAS, F. ROCA, M. CHINAPPEN, C. SCOTTO LA MASSESE, B. AUBERT and **S. QUILICI**, 1986 (Publ. 1990) : A survey of plant parasitic nematodes from the Island of Reunion, Indian Ocean. *Frustula Entomologica, N.S.*, IX (XXII) : 165-185.

29 - **QUILICI S**., G. IPERTI et J.M. RABASSE, 1986 : Essais de lutte biologique en serre d'aubergine à l'aide d'un prédateur aphidiphage : *Propylea quatuordecimpunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae). *Frustula Entomologica, N.S.*, 1984-1985 VII-VIII (XX-XXI) : 9-25.

30 - SEMERIA Y. et **S. QUILICI**, 1986 : Première contribution à l'étude des Chrysopidae (Neuroptera, Planipennia) de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Neuroptera International* IV (2) : 107-115.

31 - GUYOT J. et **S. QUILICI**, 1987 : Etude bio-écologique de la cochenille diaspine *Pseudaulacaspis pentagona* Targioni-Tozzetti et de ses ennemis naturels à la Réunion. *Fruits*, 42 (10) : 583-592.

32 - **QUILICI S**., 1987 : Symposium International sur les mouches des fruits d'importance économique. Rome, 7-10 Avril 1987. *Fruits*, 42 (12) : 735-745.

33 - **QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM, 1987a : Utilisation du piégeage dans la lutte contre les mouches des fruits à l'île de la Réunion : I : Comparaison de différents types de pièges. *Fruits*, 42 (1) : 47-51.

34 - **QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM, 1987b : Utilisation du piégeage dans la lutte contre les mouches des fruits à l'île de la Réunion : II : Comparaison de différents attractifs. *Fruits*, 42 (3) : 163-169.

35 - **QUILICI S**., B. VERBIZIER, B. TRAHAIS et R. MANIKOM, 1988 : Note sur les ravageurs du litchi à la Réunion. *Fruits*, 43 (7-8) : 459-464.

36 - **QUILICI S**., 1989 : Note d'information. Cours International : « Lutte intégrée en vergers d'agrumes » CIRAD/IRFA-Réunion, 20 juin-2 juillet 1988. *Fruits*, 44 (4) : 233-236.

37 - FAUVERGUE X. et **S. QUILICI**, 1991 : Etude de certains paramètres de la biologie de *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera : Eulophidae), ectoparasitoïde primaire de *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera : Psyllidae), vecteur asiatique du greening des agrumes. *Fruits*, 46 (2) : 179- 185.

38 - **QUILICI S.,** H. JOULAIN et R. MANIKOM, 1992 : Etude de la fécondité de *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera : Eulophidae), ectoparasitoïde primaire du psylle asiatique *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera : Psyllidae), vecteur du greening des agrumes. *Fruits*, *N° Spécial Agrumes 1992*, 184-194.

39 - VANDESSCHRICKE F., **S. QUILICI**, J. GAUVIN et Y. ROEDERER, 1992 : Le psylle du Leucaena à la Réunion. Importance des dégâts et perspectives de lutte biologique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 234 : 47-59.

40 - **QUILICI S**., 1993 : Insectes ravageurs du bananier. *Fruits : N° Spécial banane : défense des cultures*, 48 (1) : 29-31.

41 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1993 : Ile de la Réunion : Développement de la lutte intégrée en vergers d'agrumes. *Phytoma*, 456 : 43-46.

42 - **QUILICI S**., 1994 : Programmes de recherche et d'action sur les mouches des fruits à la Réunion. *Fruits*, 49 (5-6) : 493-495 (en français); 417-420 (en anglais).

43 - BONFILS J., **S. QUILICI** et B. REYNAUD, 1994 : Les Hémiptères Auchénorhynques de l'île de la Réunion. *Bull. Soc. entomol. France*, 99 (3) : 227-240.

44 - **QUILICI S.,** A. FRANCK, D. VINCENOT et B. MONTAGNEUX, 1995 : Un nouveau ravageur des agrumes à la Réunion : la mineuse *Phyllocnistis citrella*. *Phytoma*, 474 : 37-40.

45 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1995 : Lutte raisonnée en vergers d'agrumes à la Réunion : expérimentation et développement. *Fruits*, 50 (1) : 27-38.

46 - MARIAU D., B. DECAZY, **S. QUILICI**, B. MALLET, J.P. MORIN, M. ARBONNIER et R. PHILIPPE, 1997 : Lutte biologique contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales. *Plantations, recherche, développement*, juillet-août 1997, 4 (4): 229-235.

47 - **QUILICI S**., S. KREITER, E.A. UECKERMANN and D. VINCENOT, 1997 : Predatory mites (Acari) from various crops on Réunion Island. *Intern. J. Acarol*., 23 (4) : 283-291.

48 - ATTIE M., J. BONFILS et **S. QUILICI**, 1998 : Hémiptères Auchénorrhynques nouveaux pour la faune de l'île de la Réunion. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 103 (3) : 255-262.

49 - **QUILICI S**., B. REYNAUD et J. BONFILS, 1998 : Sur deux espèces d'Hémiptères Auchénorhynques, nouvelles pour la Réunion et d'importance économique potentielle. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 103 (4) : 369-372.

50 - BREVAULT T., **S. QUILICI** et S. GLENAC, 1999 : Mouche de la tomate à l'île de la Réunion : utiliser les signaux émis par la plante-hôte pour piéger les femelles. *Phytoma*, 515 : 35-36.

51 - DUBOIS B. et **S. QUILICI**, 1999 : Etude préliminaire de l'évolution des populations de *Scirtothrips aurantii* Faure sur vigne à l'île de la Réunion. *Fruits*, 54 : 67-78.

52 - TAMESSE J.L., J. MESSI, T.X. NGUYEN et **S. QUILICI**, 1999 : Présence de *Trioza erytreae* Del Guercio, le psylle des agrumes, dans les principales zones écoclimatiques du Cameroun. *Fruits*, 54 (5) : 311-321.

53 - NORMAND F., **S. QUILICI** and C. SIMIAND, 2000 : Seasonal occurrence of fruit flies in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) in Réunion Island : host phenology and fruit infestation. *Fruits* 55 (4) : 271-281.

54 - KREITER P., L. DIJOUX, F. DONNADIEU, J.C. MALAUSA et **S. QUILICI**, 2000 : Tentative d'introduction dans les Alpes-Maritimes de la souche réunionnaise d'*Arrhenophagus chionaspidis* (Hymenoptera, Encyrtidae) pour lutter contre la Cochenille blanche du mûrier. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 69 (6) : 121-126.

55 - BREVAULT T., **S. QUILICI** et S. GLENAC, 2000 : Mouche de la tomate à l'île de la Réunion : utiliser les signaux émis par la plante-hôte pour piéger les femelles. *FAO, GCP/RAF/244/BEL « Coopération régionale pour le développement des productions horticoles en Afrique », Bulletin de Liaison, N° 17, 31 mai 2000* : 76-78.

56 - **QUILICI S**., E.A. UECKERMANN, S. KREITER and J.F. VAYSSIERES, 2000 : Phytoseiidae (Acari) of La Réunion island. *Acarologia*, 41 (1-2) : 97-108.

57 - ETIENNE J., **S. QUILICI**, D. MARIVAL and A. FRANCK, 2001 : Biological control of *Diaphorina citri* (Hemiptera : Psyllidae) in Guadeloupe. *Fruits*, 56 (5) : 307-315.

58 - HURTREL B., **S. QUILICI**, E. JEUFFRAULT, R. MANIKOM, S. GEORGER et F. GOURDON, 2002 : Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata* : Bilan des opérations de deux années de lutte menées à la Réunion. *Phytoma*, N°551 : 18-21.

59 - OUKIL S., R. BUES, J.F. TOUBON and **S. QUILICI**, 2002 : Allozyme polymorphism in populations of *Ceratitis capitata* from Algeria, the northwest Mediterranean coast and Reunion island. *Fruits*, 57 (3) : 183-191.

60 - KREITER S., E.A. UECKERMANN and **S. QUILICI**, 2002 : Seven new phytoseiid species, with a new generic assignement and a key to the species of La Reunion Island (Acari : Mesostigmata). *Acarologia*, 42 (4) : 335-350.

61 - DE MEYER M., R.S. COPELAND, S.A. LUX, M. MANSELL, **S. QUILICI**, R. WHARTON, I.M. WHITE and N.J. ZENZ, 2002 : Annotated checklist of host plants for afrotropical fruit flies (Diptera : Tephritidae) of the genus *Ceratitis*. *Documentation zoologique, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique) 27* : 91 pp.

62 - VINCENOT D., L. DIJOUX, E. JEUFFRAULT, G. WUSTER, A. GILLE et **S. QUILICI**, 2003 : Raisonner les apports d'intrants en vergers d'agrumes et de manguiers à La Réunion. Un préalable, les « mesures agri environnementales ». *Phytoma* 561 : 6-9.

63 - RICHARD A., C. RIVIERE, P. RYCKEWAERT, B. COME et **S. QUILICI**, 2003 : Un nouveau ravageur de la vanille, la cochenille *Conchaspis angraeci*. Etude préliminaire à la mise en place d'une stratégie de lutte raisonnée à l'île de La Réunion. *Phytoma* 562 : 36-39.

5.4. Documents de développement / vulgarisation scientifique :

64 - 1984 : « Les mouches des fruits : biologie et méthodes de lutte », plaquette d'information, 4 pp.

65 - 1984 : « Les mouches des fruits : les différents aspects du problème à l'île de la Réunion - Etat d'avancement et orientation des recherches », 12 pp. Exposé pour le séminaire d'information sur la production et la commercialisation des fruits à l'île de la Réunion - St-Denis - 3-8/12/84.

66 - 1991 : « Touche pas à mon fruit » - plaquette d'information et affiche pour la campagne de lutte raisonnée contre les mouches des fruits à la Réunion.

67 - 1992 : « Le ver est dans le fruit », vidéo réalisée avec l'A.P.R.-Audiovisuel (20 min.).

68 - CIRAD-FLHOR, 1995 : An exotic ladybird for the biocontrol of a newly arrived pest of *Leucaena leucocephala* in Reunion Island. *IPM Working for Development*, 6 : 10-11.

69 - ROCHAT J., D. VINCENOT, M. GRISONI & **S. QUILICI**, 1994 - Pucerons des agrumes et faune auxiliaire associée. *Fiche technique. CIRAD-FLHOR Réunion*.

70 - **QUILICI S**., 1984 : « Les mouches des fruits : biologie et méthodes de lutte », plaquette d'information, 4 pp.

71 - **QUILICI S**., 1996 : Lutte intégrée contre les mouches des fruits et des légumes à la Réunion. Fiche technique. *Fruitrop*, 22 : p. 15.

72 - Fiches techniques sur les ravageurs des cultures dans l'océan indien :
QUILICI S. et T. BREVAULT, 1997 : La mouche de la tomate *Trirhithromyia cyanescens* Bezzi (Diptera : Tephritidae); nom anglais : Tomato Fruit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.
QUILICI S., 1997 : La mouche méditerranéenne des fruits ou cératite *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann); nom anglais : Mediterranean Fruit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.
QUILICI S. et J.F. VAYSSIERES, 1997 : La mouche éthiopienne des Cucurbitaceae *Dacus (Didacus) ciliatus* Loew (Diptera : Tephritidae); nom anglais : Ethiopian Fruit Fly, Lesser Pumpkin Fly, Cuvurbit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.

73 - **QUILICI S.,** J.F. VAYSSIERES, B. HURTREL, T. BREVAULT, A. BARBET, E. FERNANDEZ, A. FRANCK et C. SIMIAND, 1997 : Le programme de recherche sur les mouches des fruits dans l'Océan indien. *CIRAD Réunion - Magazine*, N° 6 (février 1997), pp. 2-3.

74 - **QUILICI S.** et J.F. VAYSSIERES, 1997 : Portrait : L'équipe entomologie fruitière et maraîchère.*CIRAD Réunion - Magazine*, N° 6 (février 1997), p. 8.

75 - **QUILICI S**., 1997a : Les ravageurs des Annonacées. In : « Le Bellec F. & V. Renard : Le grand livre des fruits tropicaux. Editions Orphie, 189 pp » : 45.

76 - **QUILICI S**., 1997b : La mouche des fruits. In : « Le Bellec F. & V. Renard : Le grand livre des fruits tropicaux. Editions Orphie, 189 pp. » : 85.

77 - TASSIN J., J.N. RIVIERE, **S. QUILICI** & J. GAUVIN, 1998 : *Leucaena* in Reunion Island. *Leucnet News*, December 1998, 5 : 26-27.

78 - CIRAD Réunion / SPV Réunion, 1998 : Sept bonnes raisons de protéger sa région. Plaquette d'information. Programme Régional de Recherche Appliquée sur les Mouches des Fruits de l'Océan Indien. 2 pp.

79 - Fiches techniques sur les ravageurs des cultures dans l'océan indien (version française et anglaise):
QUILICI S. et J.F. VAYSSIERES, 1997 : La mouche éthiopienne des Cucurbitaceae *Dacus (Didacus) ciliatus* Loew (Diptera : Tephritidae); nom anglais : Ethiopian Fruit Fly, Lesser Pumpkin Fly, Cuvurbit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.

QUILICI S. et T. BREVAULT, 1999 : La mouche de la tomate *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) (Diptera : Tephritidae); nom anglais : the Tomato Fruit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.
QUILICI S., 1999 : La mouche méditerranéenne des fruits ou cératite *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann); nom anglais : the Mediterranean Fruit Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.

QUILICI S. et A. FRANCK, 1999 : La mouche du Natal *Ceratitis (Pterandrus) rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae); nom anglais : the Natal Fruit Fly, the Natal Fly. *Doc. CIRAD Réunion*, 2 pp.

80 - SPV Réunion / CIRAD Réunion, 1999 : Affiche sur la reconnaissance des espèces de mouches des fruits d'importance économqiue dans l'océan indien (en français et en anglais).

81 - **QUILICI S**., 2000 : Fiche technique « Integrated management of fruit flies ». In : Plaquette « Integrated crop protection at CIRAD », *Doc. CIRAD-MIDEC*, 1 p.

82 - SPV Réunion / CIRAD Réunion, 2000 : Un nouveau ravageur important : *Bactrocera zonata. Phytosanitairement Vôtre (SPV Réunion)*. N°8, Avril 2000 : 5-6. (Fiche technique rédigée par B. HURTREL, **S. QUILICI** et E. JEUFFRAULT).

83 - SPV Réunion / CIRAD Réunion, 2000 : « Mouches des fruits : comment les reconnaître ? ». Affiche sur la reconnaissance des espèces de mouches des fruits d'importance économique dans l'Océan indien (en français et en anglais). *Poster PRMF / COI.*

84 - COI / UE, 2001 : « Mouches des fruits dans le îles de l'Océan indien / Fruit flies in the indian ocean islands », vidéo réalisée par Imago productions (28 min.). (Conseils scientifiques : E. Jeuffrault DAF-SPV Réunion, **S. Quilici** CIRAD Réunion).

5.5. Communications à congrès internationaux (publiées) :

85 - AUBERT B. and **S. QUILICI**, 1984 : Biological Control of the African and Asian Citrus Psyllids (Homoptera : Psylloïdea), through Eulophid and Encyrtid Parasites (Hymenoptera : Chalcidoïdea) in Reunion Island. In : « *Garnsey S.M., L.W. Timmer and J.A. Dodds (eds.) : Proceed. Ninth Conference I.O.C.V. - IOCV, 1984 »*, pp. 100-108.

86 - IPERTI G. et **S. QUILICI**, 1984 : Les coccinelles en serres maraîchères. In : « *Faune et flore auxiliaires en agriculture - Journées d'études et d'informations - 4-5 Mai 1983 - Paris. A.C.T.A. 368 pp. »*, 261-266.

87 - FERRAN A., G. IPERTI, S. KREITER, **S. QUILICI** and H. SCHANDERL, 1986 : Preliminary results of a study of the potentials of some aphidophagous coccinellids for use in biological control. In : « *Hodek I. (Ed.) : Ecology of aphidophaga, Academia, Prague et Dr W. Junk, Dordrecht. 562 pp. »*, 479-484.

88 - IPERTI G. and **S. QUILICI**, 1986 : Some factors influencing the selection of oviposition site by *Propylea quatuordecimpunctata* L. In : « *Hodek I. (Ed.) : Ecology of aphidophaga, Academia, Prague et Dr W. Junk, Dordrecht. 562 pp. »*, 137-142.

89 - **QUILICI S.** and G. IPERTI, 1986 : The influence of host-plant on the searching ability of first-instar larvae of *Propylea quatuordecimpunctata* L. In : « *Hodek I. (Ed.) : Ecology of aphidophaga, Proceedings of a Symposium held at Svikovske Podhradi, Sept. 2-8/1984. Academia, Prague et Dr W. JUNK, Dordrecht - 562 pp. »*, 99-106.

90 - AUBERT B. and **S. QUILICI**, 1988 : Monitoring adult psyllas on yellow traps in Reunion Island. In : « *L.W. Timmer, S.M. Garnsey and L. Navarro (eds.) : Proceedings of the 10th Conference of the IOCV, Publ. IOCV, Riverside, 428 pp. »*, 249-254.

91 - **QUILICI S.**, 1988a : Biological control of citrus psyllids in Reunion Island. In : « *B. Aubert, Ke Chung and C. Gonzales (eds.) : Proc. 2nd FAO/UNDP Regional Workshop, Lipa, Philippines, Asian/Pacific Citrus greening, nov. 20-26th 1988, 97 pp. »*, 39-42.

92 - **QUILICI S.**, 1988b : Integrated pest management on Citrus in Reunion Island. In : « *B. Aubert, Ke Chung and C. Gonzales (eds.) : Proc. 2nd FAO/UNDP Regional Workshop, Lipa, Philippines, Asian/Pacific Citrus greening, nov. 20-26th 1988, 97 pp. »*, 43-46.

93 - **QUILICI S.**, P. GESLIN and B. TRAHAIS, 1988 : Population fluctuations of *Scirtothrips aurantii* Faure in Reunion Island. In : *« R. Goren & K. Mendel (eds.) : Proc. 6th Intern. Citrus Congress, Tel-Aviv, March 6-11, 1988. Balaban Publ., Philadelphia / Rehovot, 1825 pp. »* : 1391-1297.

94 - **QUILICI S.**, F. LECLANT, G. DELVARE and B. VERCAMBRE, 1988 : Aphids and their natural enemies of Reunion Island : a review and new observations. In : « *Niemczyk E. & A.F.G. Dixon (eds.) : Ecology and effectiveness of aphidophaga. Proc. Int. Symp., Teresin (Poland), SPB Acad. Publishing bv, The Hague, The Netherlands, 341 pp. »*, 111-117.

95 - **QUILICI S.**, P. GESLIN, B. TRAHAIS et R. MANIKOM, 1989 : Evolution des populations et méthodes de lutte contre le phytopte des agrumes à la Réunion. In : « *Colloque sur les Acariens des Cultures, Montpellier - 24, 25, 26 octobre 1989 » - Annales A.N.P.P.*, 2 (1/1) : 273-280.

96 - **QUILICI S.**, 1989 : Aménagement de la lutte chimique contre les mouches des fruits à la Réunion. In : *« R. Cavalloro (Ed.) : Fruit Flies of Economic Importance 87. Proc. CEC/IOBC Intern. Symposium Rome, 7-10 April 1987. A.A. Balkema Publ. »*, 515-524.

97 - **QUILICI S.** and B. TRAHAIS, 1990 : Experiments on color attractivity for the adults of *Diaphorina citri* Kuwayama. In : « *B. Aubert, S. Tontyaporn & D. Buangsuwon (eds.) : Proc. 4th Intern. Asia Pacific Conference on Citrus Rehabilitation. Chiang Mai, Thailand, 4-10th Feb. 1990. FAO-UNDP RAS/86/022 Regional Project. 289 pp. »*, 198-202.

98 - **QUILICI S.** and X. FAUVERGUE, 1990 : Studies on the biology of *Tamarixia radiata* Waterston (Hymenoptera : Eulophidae). In : « *B. Aubert, S. Tontyaporn and D. Buangsuwon (eds.) : Proc. 4th Intern. Asia Pacific Conference on Citrus Rehabilitation. Chiang Mai, Thailand, 4-10th Feb. 1990. FAO-UNDP RAS/86/022 Regional Project. 289 pp. »*, 251-256.

99 - SHAMSUDIN B. OSMAN and **S. QUILICI**, 1991 : Trapping studies of Citrus greening vector, *Diaphorina citri* Kuway., natural enemies and alternate hosts in Malaysia. In : « *Ke Chung & Shamsudin B. Osman (eds.) : Rehabilitation of Citrus Industry in the Asia Pacific Region. Proc. 6th Asia Pacific Workshop on Integrated Citrus Health Management, Kuala Lumpur, Malaysia, 24-30th june, 1991. UNDP/FAO Regional Project RAS/86/022, 213 pp. »*, 118-127.

100 - **QUILICI S.** and A. LANGLOIS, 1992 : Bioecological Survey of Weevils Damaging Fruit Crops in Reunion Island. *Proc. Int. Soc. Citriculture*, 3 : 1229-1232.

101 - **QUILICI S.** and B. TRAHAIS, 1993 : Improving fruit fly trapping systems in Reunion Island. In : « *M. Aluja & P. Liedo (eds.) : Fruit Flies : Biology and Management. Springer-Verlag, New-York, 492 pp. »*, 235-242.

102 - **QUILICI S.** and A. LANGLOIS, 1993 : Bioecological survey of weevils damaging fruit crops in Reunion Island. In : « *V. Vacante (Ed.) : Proc. meeting Working Group Integrated Control in Citrus Fruit Crops, Acireale (Catania), Italy, 10-11 march 1992. Bull. OILB/SROP 16 (7) 1993, 152 pp. »*, 30-40.

103 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1993 : Développement de la lutte intégrée en verger d'agrumes à l'île de la Réunion. In : « *C.R. 3ème Conf. Intern. sur les ravageurs en agriculture, Montpellier, 7-9 déc. 1993 », Annales ANPP*, tome III : 1419-1427.

104 - **QUILICI S.**, L. RIVRY and G. ROSSOLIN, 1994 : Visual stimuli influencing the choice of oviposition site in *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). In : « *H.S. Yong & S.G. Khoo (eds.) : Current Research on Tropical Fruit Flies and their Management, Proc. Symp. on Tropical Fruit Flies, 18-20 may 1992, Kuala Lumpur, Malaysia, 76 pp. »*, 9-21.

105 - **QUILICI S.**, 1994 : Programmes de recherche et d'action sur les mouches des fruits à l'île de la Réunion. In : « *J. Piedade-Guerreiro (Ed.) : OILB/SROP Groupe de Travail Mouches des Fruits d'Importance Economique, Intern. Open Meeting, Lisbon, Portugal, 14-16 Oct. 1993. Bull. OILB/SROP*, 17 (6) 1994 », 251-254.

106 - **QUILICI S**., A. FRANCK, B. MONTAGNEUX and J. TASSIN, 1995 : Successful establishment on Reunion Island of an exotic ladybird, *Olla V-nigrum*, for the biocontrol of *Leucaena psyllid*. In : « *Leucaena psyllid : a threat to agroforestry in Africa. Proc. Workshop, Dar-Es-Salam, Unit. Rep. Tanzania, 10-24 October 1994 - FAO, 237 pp. »*, 147-154.

107 - TASSIN J., M. HERMET and **S. QUILICI**, 1995 : First results on *Leucaena diversifolia* Buitenzorg resistance to Leucaena psyllid (Heteropsylla cubana) in Reunion. In : « *Leucaena psyllid : a threat to agroforestry in Africa. Proc. Workshop, Dar-Es-Salam, Unit. Rep. Tanzania, 10-24 October 1994 - FAO, 237 pp. »*, 143-146.

108 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1995 : Lutte intégrée en vergers d'agrumes à l'île de la Réunion : expérimentation et développement. In : « *V. Vacante (Ed.) : Lutte intégrée en agrumiculture. C.R. de la réunion à Antibes (France), 27-28 Oct. 1994 ». Bull. OILB/SROP*, 18 (5) : 140-159.

109 - **QUILICI S.** and L. RIVRY, 1996 : Influence of some visual stimuli on the selection of oviposition site by *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). In : « *B.A. Mc Pheron & G.J. Steck (eds.) : Economic Fruit Flies : a world assessment of their biology and management. Ste Lucie Press, Delray Beach, Florida, 586 pp. »*, 59-65.

110 - **QUILICI S.**, A. FRANCK, B. MONTAGNEUX, D. VINCENOT and D. PASTOU, 1996 : First studies on the citrus leaf-miner *Phyllocnistis citrella* (Stainton) (Lepidoptera : Gracillariidae) on Reunion Island. *Proc. int. Soc. Citriculture*, 1 : 542-548.

111 - **QUILICI S.** and D. VINCENOT, 1996 : Integrated Citrus Pest Management in Reunion Island : Experimentation and Extension. *Proc. int. Soc. Citriculture*, 1 : 597-600.

112 - MARIAU D., B. DECAZY, **S. QUILICI**, B. MALLET, J.P. MORIN, M. ARBONNIER and R. PHILIPPE, 1996 : Use of biological control on tropical tree crops. *Abstracts of IOBC International Conference « Technology Transfer in Biological Control : from Research to Practice », Montpellier, 9-11 september 1996. Bull. OILB / SROP, 19* (8), 327 pp. : 230.

113 - **QUILICI S.**, A. FRANCK, D. VINCENOT, B. MONTAGNEUX and D. PASTOU, 1997 : Studies on the citrus leaf-miner *Phyllocnistis citrella* (Stainton) (Lepidoptera : Gracillariidae) in La Réunion. In : « *V. Vacante (Ed.). Lutte intégrée en Agrumiculture. Proc. of the meeting at Florence (Italy), 29 August 1996. Bull. OILB / SROP*, 20 (7), 106 pp. » : 83-90.

114 - HURTREL B. et **S. QUILICI**, 1997 : Influence de la température sur le développement préimaginal de *Psyttalia fletcheri* (Silvestri) (Hymenoptera : Braconidae), parasitoïde de *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera : Tephritidae). In : « *J. Piedade-Guerreiro (Ed.). Mouches des fruits d'importance économique ». Bull. OILB / SROP,* 20 (8) : 7-13.

115 - **QUILICI S.**, 1998 : Phytosanitary constraints related to fruit flies for fruit exporting countries and main post-harvest treatments. In : « *Workshop : Commercialisation of tropical fruits in south Vietnam; SOFRI, 12-13/06/1998 , Doc. SOFRI, 89 pp. »* : 19-23.

116 - GILLE A., E. JEUFFRAULT, G. WUSTER, L. DIJOUX, **S. QUILICI** et D. VINCENOT, 1999 : Evaluation de l'impact des mesures Agri-environnementales (MAE) en vergers d'agrumes et de manguiers à l'île de la Réunion. *Acte du Séminaire CIRAD-FLHOR / INRA ea-sad-spe « Systèmes de production durable en fruits et légumes », Montpellier, 30/08 au 2/09 1999*, 4 pp.

117 - **QUILICI S.**, T. BREVAULT and B. HURTREL, 2001 : Major research achievements in Réunion within the Regional Fruit Fly Programme. In : « *Price N.S. & S.I. Seewooruthun (eds.). Proceedings of the Indian Ocean Commission Regional Fruit Fly Symposium, Flic-en-Flac, Mauritius, 5-9th June 2000* », Indian Ocean Commission : 29-33.

118 - **QUILICI S.**, 2001 : The worldwide contribution of CIRAD (Centre de Coopération internationale en recherche Agronomique pour le Développement) to research programmes and activities in fruit fly biology and control. In : « *Price N.S. & S.I. Seewooruthun (eds.). Proceedings of the Indian Ocean Commission Regional Fruit Fly Symposium, Flic-en-Flac, Mauritius, 5-9th June 2000* », Indian Ocean Commission : 139-141.

119 - JEUFFRAULT E., **S. QUILICI** et B. HURTREL, 2001 : Lutte contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*, à l'île de la Réunion. In : « *Price N.S. & S.I. Seewooruthun (eds.). Proceedings of the Indian Ocean Commission Regional Fruit Fly Symposium, Flic-en-Flac, Mauritius, 5-9th June 2000* », Indian Ocean Commission : 73-75.

120 - DUYCK P.F. et **S. QUILICI**, 2003 : Etude comparée de la biologie du développement chez trois espèces de mouches des fruits (*Ceratitis* spp.) (Diptera : Tephritidae), nuisibles aux cultures fruitières à la Réunion. In : « *Proceedings Fifth Annual Meeting of Agricultural Scientists (AMAS), FARC (Food and Agricultural Research Council), Le Réduit, Mauritius, May 3-4, 2001*» : 105-113.

121 - ROUSSE P., P.F. DUYCK, **S. QUILICI** et P. RYCKEWAERT, 2003 : Développement et optimisation d'attractifs alimentaires pour la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera : Tephritidae). In : « *Proceedings Annual Meeting of Agricultural Scientists (AMAS), FARC (Food and Agricultural Research Council), Le Réduit, Mauritius, 2003* ».

122 - **QUILICI S.**, B. HURTREL and F. GOURDON, 2003 : Biology and Use in Biocontrol of the Medfly Parasitoid *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Hymenoptera : Braconidae : Opiinae). *Proc. Intern. Soc. Citriculture, IX Congress 2000* : 777-780.

123 - DUYCK P.F., P. DAVID, S. GLENAC et **S. QUILICI**, 2004 : Peut-on identifier les espèces de mouches des fruits à potentiel invasif à l'aide de leurs traits démographiques ? *(Proc. Séminaire « Modélisation » 12 mars 2004).*

5.6. Posters ou communications (non publiées) présentés à des congrès internationaux :

124 - **QUILICI S.**, J.S. DEHECQ, C. MOUNIAMA, A. PEPPUY, E. HAUG, P. LABARRERE & V. SOURDRIL, 1996 : Research on sexual behaviour of some tephritid fruit flies in Reunion Island. *Comm. présentée au « FAO/AIEA Research Coordination Meeting on « Medfly mating behaviour studies under field cage conditions (RC-557-2) », Tapachula, Mexico, 19-23 feb. 1996 »*. 7 pp.

125 - MALAUSA J.C., **S. QUILICI** and P. BRUN, 1996 : Status and first studies on the citrus leafminer in France : Azur Coast, Corsica and Reunion Island. *Poster presented at the International Work Conferance « Managing the Citrus Leafminer », Gainesville, Florida, USA, april 22-25th 1996*.

126 - **QUILICI S.**, 1996 : Les principaux problèmes phytosanitaires restreignant l'accès au marché : parasites animaux. *Comm. présentée au « Séminaire sur la qualité des produits horticoles importés et exportés de l'Océan Indien », Ile Maurice, 23 au 27 septembre 1996, COLEACP*.

127 - **QUILICI S.** and A. FRANCK, 1997 : Field cage studies on mating behaviour of *Ceratitis* spp. (Diptera : Tephritidae) in Réunion Island. *Comm. présentée au : 3rd FAO / IAEA Research Co-ordination Meeting on « Medfly mating behaviour studies under field cage conditions », Tel-Aviv, Israël, 15-19 september 1997. 11 pp.*

128 - BREVAULT T. and **S. QUILICI**, 1998 : Factors affecting behavioral responses of Tomato Fruit Fly females to visual stimuli. *Poster presented at the 5th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Penang, Malaysia, june 1-5 1998, 4 pp.*

129 - DUPUIS S., E. JEUFFRAULT & **S. QUILICI**, 1998 : Quarantine coordination within the Regional Research Program on Fruit Flies in Indian Ocean. *Poster presented at the 5th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Penang, Malaysia, june 1-5 1998, 5 pp.*

130 - HURTREL B & **S. QUILICI**, 1998 : Biology of fruit fly parasitoids, *Psyttalia fletcheri* and *Diachasmimorpha tryoni* (Braconidae, Opiinae). *Poster presented at the 5th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Penang, Malaysia, june 1-5 1998.*

131 - HURTREL B., **S. QUILICI**, J.P. NENON, B. MONTAGNEUX et J. LE LANNIC, 1998 : Biologie du développement de *Psyttalia fletcheri* Silvestri et *Diachasmimorpha tryoni* Cameron (Hymenoptera, Braconidae, Opiinae) parasitoïdes des mouches des fruits (Diptera, Tephritidae). *Comm. présentée à la « IVème Conférence Internationale Francophone d'Entomologie (CIFE), St Malo, 5-9/07/98 », 8 pp*.

132 - NORMAND F. and **S. QUILICI**, 1998 : Seasonal occurrence of fruit flies in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) in Réunion Island. Relations with host phenology and fruit infestation. *Poster presented at the « XXV International Horticultural Congress (IHC), Brussels (Belgium), August 2-7, 1998 », 5 pp.*

133 - **QUILICI S.**, 1998 : Récentes avancées des programmes de recherche sur les mouches des fruits et les ravageurs des agrumes au CIRAD Réunion. *Comm. présentée à la Réunion Annuelle CIRAD-FLHOR, Montpellier, Sept. 98*. 5 pp.

134 - **QUILICI S.**, B. MONTAGNEUX, C. SIMIAND, E. FERNANDEZ & P. TURPIN, 1998 : Population fluctuations of tephritid of economic importance in Reunion Island. *Poster presented at the « 5th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Penang, Malaysia, june 1-5 1998 », 4 pp.*

135 - **QUILICI S.**, L. NERGEL et S. GUEGUEN, 1998 : Influence de certains paramètres physiologiques sur la réponse aux stimuli visuels et olfactifs chez la femelle de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). *Comm. présentée à la « IVème Conférence Internationale Francophone d'Entomologie (CIFE), St Malo, 5-9/07/98 », 8 pp.*

136 - ATTIE M., J. BONFILS, **S. QUILICI**, B. REYNAUD & T. BOURGOIN, 1999 : Fulgoromorpha (Hemiptera) as environment bioindicators in Reunion island. *Comm. presented at the « 10th International Auchenorrhyncha Congress, Cardiff, Wales, 6-10 september 1999 ». Abstracts of talks and posters, p.72.*

137 - BREVAULT T. and **S. QUILICI**, 1999a : Basic patterns of mating activities in the Tomato Fruit Fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Comm. presented at the final Research Coordination Meeting of the FAO / IAEA TCP on « Sexual behaviour of Ceratitis capitata », Antigua, Guatemala, 4 - 9/07/1999.*

138 - BREVAULT T. and **S. QUILICI**, 1999b : Orientation responses of the Tomato Fruit Fly, *Neoceratitis cyanescens*, to visual and olfactory stimuli during host finding. *Poster presented at the « 3 rd Meeting of the Working Group on Fruit Flies of the Western Hemisphere, Guatemala City, 29/06 - 3/07/1999 », 5 pp.*

139 - GILLE A., E. JEUFFRAULT, G. WUSTER, **S. QUILICI** et D. VINCENOT, 1999 : Evaluation de l'impact des mesures agri-environnementales (MAE) en vergers d'agrumes et de manguiers à l'île de la Réunion. *Comm. présentée au séminaire CIRAD-Flhor / INRA-ea-sad-spe « Systèmes de production durable en fruits et légumes », Montpellier, 30/08 au 2/09/99. 1 p.*

140 - HURTREL B., **S. QUILICI** et J.P. NENON, 1999 : Importance des synomones végétales dans la recherche de l'hôte par *Psyttalia fletcheri* Silvestri (Hymenoptera : Braconidae), parasitoïde de la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). *Comm. présentée aux « XXVIIèmes Journées des Entomophagistes, Université de Picardie Jules Verne, Amiens, 9-10 mars 1999 ».*

141 - HURTREL B., **S. QUILICI** et J.P. NENON, 1999 : Importance des signaux des différents niveaux trophiques dans la recherche de l'hôte par deux Braconidae Opiinae, parsitoïdes de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae). *Comm. présentée au « 31ème Colloque de la SFECA - Ecologie Comportementale, Nice, 17-20 mars 1999 ».*

142 - **QUILICI S.**, 1999a : Intégration des méthodes de lutte contre les Tephritidae (mouches des fruits) à l'île de la Réunion. *Comm. présentée à la journée « Protection Intégrée », MIDEC, Montpellier, 9/10/99.*

143 - **QUILICI S.**, 1999b : Report on the research conducted in CIRAD Réunion in 1999 within the African Fruit Fly Initiative. *Comm. Presented at the « 2nd Steering Comittee of the AFFI, ICIPE, Nairobi, 16 nov. 1999 », Doc. CIRAD Réunion*, 4 pp.

144 - **QUILICI S.** & T. BREVAULT 1999 : Elaboration of quality control parameters in wind-tunnel tests for the Mediterranean fruit fly for improvement of SIT programmes. *Comm. presented at the 1st Resarch Coordination Meeting of the FAO / IAEA TCP on « Quality assurance in mass-reared and relased fruit flies for use in SIT programmes », Vienna, Austria, 1-5 november 1999*. 8 pp.

145 - **QUILICI S.**, F. BLARD, A. FRANCK, E. DOS REIS CORREIA and R. GOUDIN, 1999 : Comparative studies on the courtship behaviour of three *Ceratitis* spp. In Reunion Island. *Comm. presented at the final Research Coordination Meeting of the FAO / IAEA TCP on « Sexual behaviour of Ceratitis capitata », Antigua, Guatemala, 4 - 9/07/1999.*

146 - **QUILICI S.**, S. GUEGUEN, L. NERGEL and T. BREVAULT, 1999 : Responses of Mediterranean Fruit Fly females (*Ceratitis capitata* (Wiedemann))(Diptera : Tephritidae) to combinations of visual and olfactory stimuli in field cages. *Poster presented at the « 3 rd Meeting of the Working Group on Fruit Flies of the Western Hemisphere, Guatemala City, 29/06 - 3/07/1999 ».*

147 - ETIENNE J., **S. QUILICI**, D. MARIVAL et A. FRANCK, 2000 : Contrôle biologique de *Diaphorina citri* (Hem., Psyllidae) à la Réunion et en Guadeloupe au moyen de *Tamarixia radiata* (Hym., Eulophidae). *Comm. présentée à l' « Atelier Régional d'Information sur la Situation Phytosanitaire des Agrumes dans la Caraïbe, Pointe à Pitre, Guadeloupe, 28-11 au 1/12/2000 »*, 8 pp.

148 - **QUILICI S.**, 2000a : Lutte biologique contre les psylles vecteurs du greening à la Réunion. *Comm. présentée lors de l'Atelier « Greening », Hanoï, Vietnam, 31/03 et 1/04/2000*.

149 - **QUILICI S.**, 2000b : Parasitoids of citrus pests in Reunion Island (Indian Ocean). *Comm. presented at the « XXI International Congress of Entomology, Foz do Iguassu, Brasil, August 20-26th 2000 ». (In Book of Abstracts II, p. 362).*

150 - **QUILICI S.** et J.P. CAYOL, 2000 : Risques phytosanitaires liés aux mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) dans les Antilles françaises. *Comm. présentée à l' « Atelier Régional d'Information sur la Situation Phytosanitaire des Agrumes dans la Caraïbe, Pointe à Pitre, Guadeloupe, 28-11 au 1/12/2000 »*, 5 pp.

151 - **QUILICI S.** and A. FRANCK, 2000 : Fruit fly trapping experiences inReunion Island. *Comm. presented at the 1st Research Coordination Meeting of the FAO / IAEA CRP on « Development of Improved Attractants and their Integration into Fruit Fly SIT Management Programmes », Sao Paulo, Brasil, august 28 – september 1st 2000*. 1 p.

152 - DUYCK P.F. and **S. QUILICI**, 2001 : Influence of temperature on the preimaginal development cycle of three *Ceratitis* spp.. *Comm. presented at the « 4th Meeting of the African Fruit Fly Initiative, ICIPE, Nairobi (Kenya) »*.

153 - MALACRIDA A.R., E. OSIR, N. ZENZ, **S. QUILICI**, L.M. GOMULSKI, C. TORTI, M. BONIZZONI and G. GASPERI, 2001 : Genetic approaches to the study of *Ceratitis cosyra*, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis capitata* (Tephritidae*). Comm. presented at the « 4th Meeting of the African Fruit Fly Initiative, ICIPE, Nairobi (Kenya) »*, 4 pp.

154 - **QUILICI S.**, P. RYCKEWAERT, B. HURTREL, P.F. DUYCK et F. FABRE, 2001 : Evolution actuelle des recherches sur les mouches des fruits au CIRAD-FLHOR Réunion. *Comm. présentée à la « Réunion Annuelle CIRAD –FLHOR , Montpellier, 3 au 6 septembre 2001 » ; Programme, résumés, liste des participants*, p. 56.

155 - **QUILICI S.**, 2001 : Avancées récentes des recherches sur les ravageurs des agrumes présentées au Congrès de l'ISC, Orlando, 3-7/12/2000. *Comm. présentée à la « Réunion Annuelle CIRAD - FLHOR, Montpellier, 3 au 6 septembre 2001 » ; Programme, résumés, liste des participants*, p. 57.

156 - CAO-VAN P., **S. QUILICI**, J.M. BOVE et M. GARNIER, 2001 : Le Huanglongbing au Vietnam. *Comm. présentée à la « Réunion Annuelle CIRAD –FLHOR , Montpellier, 3 au 7/09/01 »*, *Programme, résumés, liste des participants*, p. 59.

157 - BALIRAINE F.N., M. BONIZZONI, E.O. OSIR, S.A. LUX, F.J. MULAA, D.K. MASIGA, **S. QUILICI**, L.M. GOMULSKI, G. GASPERI and A.R. MALACRIDA, 2002 : Medfly microsatellites markers for species diagnosis and population genetic analysis in three other tephritid fruit fly species. *Communication presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 »*.

158 - CHIROLEU F., **S. QUILICI**, F. NORMAND, J. CHADEUF, R. HABIB, F. LESCOURRET, C. SIMIAND, P. TURPIN and E. FERNANDEZ, 2002 : Study of population fluctuations of *Ceratitis* spp. in Reunion Island. *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 »*.

159 - DUYCK P.F., **S. QUILICI**, F. FABRE and P. RYCKEWAERT, 2002 : Comparison and optimisation of the efficacy of different food attractants for both sexes of the melon fly (Diptera : Tephritidae). *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 »*.

160 - DUYCK P.F., **S. QUILICI** and S. GLENAC, 2002 : Comparative study of the developmental biology of three species of fruit flies (*Ceratitis* spp.) (Diptera : Tephritidae), pests of fruit crops in Reunion Island. *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 ».*

161 - HURTREL B. et **S. QUILICI**, 2002 : Un ravageur exotique envahissant à l'île de la Réunion : la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*. *Comm. présentée à la Journée « Les Espèces Envahissantes », Journées Scientifiques du CIRAD, CIRAD Montpellier, 16 Janv. 2002*. (Communication présentée par M. Attié).

162 - HURTREL B., F. GOURDON and **S. QUILICI**, 2002 : Host range of the peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saunders), and interspecific competition with other tephritids in Reunion Island. *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 ».*

163 - **QUILICI S.** and T. NGUYEN NGOC, 2002 : Response of female medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) to olfactory stimuli from various host-plants in a wind tunnel. *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 ».*

164 - **QUILICI S.**, B. HURTREL, R.H. MESSING, B. MONTAGNEUX, A. BARBET, F. GOURDON, A. MALVOLTI and A. SIMON, 2002 : Successful acclimatization of *Psyttalia fletcheri* (Braconidae : Opiinae) for biological control of the Melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae) in Reunion Island. *Poster presented at the « 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Stellenbosch, South Africa, 6 –10 May 2002 ».*

165 - **QUILICI S.**, V. RIOUX, I. LITRICO and A. FRANCK, 2002 : Compared attractiveness of trapping systems for Natal fruit fly, *Ceratitis rosa* and Melon fly, *Bactrocera cucurbitae*. *Paper presented at the 2nd Research Coordinated Meeting of the FAO-IAEA TCP on « Development of Improved Attractants and their Integration into Fruit Fly SIT Management Programmes », Stellenbosch, South Africa, April 29th to May 3rd 2002*, 7 pp.

166 - **QUILICI S.**, 2002 : Statut actuel des ravageurs des agrumes dans le Bassin méditerranéen. *Comm. présentée à la Réunion du CLAM (Comité de Liaison de l'Agrumiculture Méditerranéenne), 10 et 11/10/2002, Montpellier, France.*

167 - **QUILICI S.**, J.C. MALAUSA, A. FRANCK and C. SIMIAND, 2004 : Successful acclimatization of the parasitoid *Ageniaspis citricola* in Reunion Island for the biological control of thre Citrus leafminer. *Poster presented at the "10th International Citrus Congress, Agadir, Morocco, February 15 - 20th, 2004".*

168 - DUYCK P.F., P. DAVID, S. GLENAC et **S. QUILICI**, 2004 : Peut-on identifier les espèces de mouches des fruits à potentiel invasif à l'aide de leurs traits démographiques ? *Comm. présentée au Séminaire «Modélisation spatio-temporelle de la dynamique des populations de vecteurs de maladie », CIRAD Réunion, St Pierre, 12 mars 2004.*

169 - DUYCK P.F. and **S. QUILICI**, 2004 : Influence of biotic an abiotic factors on the development of *Bactrocera zonata* compared to 3 *Ceratitis* spp. *Comm. presented at the "10th International Citrus Congress, Agadir, Morocco, February 15 - 20th, 2004".*

170 - **QUILICI S.**, L. NERGEL, S. GUEGUEN, R. GOUDIN and A. FRANCK, 2004 : Response of Ce*ratitis capitata* females to visual and olfactive stimuli. *Comm. presented at the "10th International Citrus Congress, Agadir, Morocco, February 15 - 20th, 2004".*

171 - LE ROUX K., A. RICHARD, C. RIVIERE, J. PERIBE, B. COME, P. RYCKEWAERT, M. GRISONI, **S. QUILICI** and D. MATILE-FERRERO, 2004 : *Conchaspis angraeci* Cockerell (Hemiptera, Coccoïdea, Conchaspididae), a new pest on vanilla plantations in Reunion island (Indian ocean). *Poster presented at the "Xth International Symposium on Scale Insect Studies, Adana, Turkey, April 19 - 23rd 2004".*

172 - DUYCK P.F., P. DAVID, S. GLENAC and **S. QUILICI**, 2004 : Humidity and host-plant as important factors influencing the pre-imaginal development of fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Poster presented at the "XXIInd International Congress of Entomology, Brisbane, Australia, 15 - 21 August 2004".*

5.7. Documents CIRAD et divers, rapports d'activité :

173 - Notes pour la réunion annuelle IRFA « Agrumes » - Montpellier - Sept. 1984 (par **QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM) :
Note N° 1 - Enquête écologique sur les ravageurs des principales cultures fruitières à la Réunion, 5 pp.
N° 2 - Bilan de la lutte biologique contre les mouches des fruits à la Réunion, 5 pp.
N° 3 - Lutte chimique aménagée contre les mouches des fruits à la Réunion, 10 pp.
N° 4 - Etudes sur la teigne du citronnier à la Réunion : dynamique des populations et évolution des attaques, 10 pp.
N° 5 - Essais de lutte contre *Prays citri* au moyen de *Bacillus thuringiensis*, 9 pp.
N° 6 - Essais de lutte contre la teigne du citronnier par piégeage sexuel de masse, 9 pp.
N° 7 - Etudes sur la teigne du citronnier à la Réunion : élevage, ennemis naturels et lutte biologique, 4 pp.
N° 8 - Etudes sur le phytopte des agrumes à la Réunion : évolution des populations et importance des dégâts, 6 pp.
N° 9 - Utilisation du champignon pathogène *Hirsutella thompsonii* contre le phytopte des agrumes à la Réunion, 7 pp.
N° 10 - Vers une lutte intégrée en agrumiculture à la Réunion, 10 pp.

174 - Notes pour la réunion IRFA « Fruitiers divers », Montpellier, Sept. 87 :
N° 33 - Note sur les ravageurs du litchi à la Réunion (**QUILICI S**., B. VERBIZIER, B. TRAHAIS et R. MANIKOM), 10 pp.
N° 34 - Lutte chimique aménagée contre la mouche du Natal (*Pterandrus rosa* Karsch.) en vergers de pêchers à la Réunion. (**QUILICI S.,** E. PARISOT, P. GESLIN et R. MANIKOM), 17 pp.
N° 49 - Etude bio-écologique de la cochenille diaspine *Pseudaulacaspis pentagona* Targioni-Tozzetti et de ses ennemis naturels à la Réunion (GUYOT J. et **S. QUILICI**), 15 pp.

N° 98 - Etude des ennemis naturels de *Pseudaulacaspis pentagona* à la Réunion. Lutte biologique par introduction de prédateurs exotiques (**QUILICI S**., O. GOEBEL et R. MANIKOM), 16 pp.

175 - Notes pour la réunion annuelle IRFA "Agrumes" - Montpellier 5-9 sept. 1988 :
Doc. N° 43 - La culture des agrumes à la Réunion.
(DUCELIER D., Y. BERTIN, M. GRISONI, **S. QUILICI** et O. PRUVOST), 112 pp. (Entomologie : pp. 31-75).
Doc. N° 44 - Etudes sur le thrips sud-africain des agrumes, *Scirtothrips aurantii*, à la Réunion. (**QUILICI S.,** B. TRAHAIS, P. GESLIN et R. MANIKOM), 22 pp.
Doc. N° 45 - Etudes sur les insectes auxiliaires en verger d'agrumes à la Réunion. (**QUILICI S.**, B. TRAHAIS et R. MANIKOM), 8 pp.
Doc. N° 46 - Etudes sur le phytopte des agrumes, *Phyllocoptruta oleivora*, à la Réunion. (**QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM), 8 pp.
Doc. N° 47 - Aménagement de la lutte chimique contre les mouches des fruits en verger d'agrumes à la Réunion. (**QUILICI S**., P. GESLIN, B. TRAHAIS et R. MANIKOM), 8 pp.
Doc. N° 48 - Etudes sur la teigne du citronnier, *Prays citri*, en verger d'agrumes à la Réunion. (**QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM), 12 pp.
Doc. N° 49 - Surveillance des populations d'adultes et étude de la biocénose de *Diaphorina citri* à la Réunion. (**QUILICI S**. et B. AUBERT), 12 pp.
Doc. N° 50 - Amélioration des systèmes de piégeage des mouches des fruits à la Réunion. (**QUILICI S**., B. TRAHAIS et P. GESLIN), 8 pp.
Doc. N° 51 - Etudes sur les cochenilles des agrumes à la Réunion. (**QUILICI S**., P. GESLIN et R. MANIKOM), 8 pp.

176 - **QUILICI S.,** 1986 : Possibilités d'utilisation du champignon *Hirsutella thompsonii* contre le phytopte des agrumes. Mise au point bibliographique. *Doc. IRAT-Réunion*, 18 pp.

177 - **QUILICI S**., 1990a : Projet de lutte autocide contre les mouches des fruits à la Réunion, 27 pp.

178 - **QUILICI S**., 1990b : Renforcement et stimulation de la lutte chimique raisonnée contre les mouches des fruits. *Résumé de projet d'action*, 4 pp.

179 - **QUILICI S.,** 1990c : Campagne régionale de lutte raisonnée contre les mouches des fruits. *Note technique*, 8 pp.

180 - **QUILICI S**., 1991 : Renforcement et stimulation de la lutte raisonnée contre les mouches des fruits. Bilan final des activités de novembre 1990 à fin juin 1991 (Convention avec le Conseil Régional DAPE 90/2/137 N□ 9101833). *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*, 24 pp.

181 - **QUILICI S**. et C. SIMIAND, 1993 : Campagne départementale de lutte raisonnée contre les mouches des fruits. *Note technique*, 8 pp.

182 - **QUILICI S**., 1993 : Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterranean Fruit Fly (medfly) *Ceratitis capitata* (Wiedemann) Diptera : Tephritidae). CEE - Contract N□ AIR 3 - CT - 92 - 0300. *Report for the period 1 december 1992 - 30 november 1993*, 7 pp.

183 - **QUILICI S.,** 1993 : Renforcement et stimulation de la lutte raisonnée contre les mouches des fruits. Rapport technique final pour la période d'octobre 1991 à fin 1992 (Convention avec le Conseil Général N° 92 028 du 12/03/1992). *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*, 13 pp.

184 - **QUILICI S**., 1994 : Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterranean Fruit Fly (medfly) *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). Contract N° AIR-CT-92-0300. *Scientific report for the period 1 Dec. 1993 - 30 Nov. 1994*, 10 pp.

185 - IAEA, 1995 : Plans for eradication of the Mediterranean Fruit Fly with the Sterile Insect Technique. Proposals for Cyprus-Med, East-Med and Egypt-Med Projects. Prepared by an Expert Group 23 January - 4 February 1995, Vienna, Austria; developed by the joint FAO/AIEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture. 78 pp. (Divers auteurs dont **S. QUILICI**).

186 - **QUILICI S.**, 1995a : Biologie, écologie, dégâts. In : « *La Lutte contre les mouches des fruits. 1ère rencontre de la FDGDEC, 4/05/95, 31 pp. »*, 3-7.

187 - **QUILICI S**., 1995b : Luttes biologique et biotechnique. In : « *La lutte contre les mouches des fruits. 1ère rencontre de la FDGDEC, 4/05/95, 31 pp. »*, 24-28.

188 - **QUILICI S**., 1995c : Programme Poseidom Phytosanitaire 1994. *Rapport technique final au 30/09/95.* Action III : Lutte contre les mouches des fruits. 22 pp.

189 - **QUILICI S**., 1995d : Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterrranean Fruit Fly (medfly), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). Contract N° AIR - CT - 92 - 0300. *Scientific Report for the period 1 December 1994 - 30 November 1995.* 14 pp.

190 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1995a : Expérimentation et diffusion des techniques de protection intégrée en vergers d'agrumes et de manguiers (Réunion). Exposé présenté lors de l'Atelier « Les méthodes participatives de recherche et de développement dans l'Océan Indien », CIRAD-Réunion, 6 au 10/11/95, 4 pp.

191 - VINCENOT D. et **S. QUILICI**, 1995b : Mise en oeuvre de la protection phytosanitaire intégrée dans les vergers de la Réunion. Exposé présenté aux «Rencontres de la FDGDEC », 5 pp.

192 - **QUILICI S**., 1996a : Résumé de quelques données de la littérature sur le bulbul orphée, *Pycnonotus jocosus* (Baker) (Pycnonotidae). *Doc. non publié*, 6 pp.

193 - **QUILICI S**., 1996b : Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterranean Fruit Fly (medfly), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). Contract N° AIR - CT - 92 - 0300. *Scientific Report for the period 1 December 1995 - 30 November 1996*. 9 pp.

194 - **QUILICI S**., 1996c : Programme POSEIDOM Phytosanitaire P.O. 95. Rapport technique intermédiaire au 29/02/96. Action III : Lutte contre les mouches des fruits. *Doc. CIRAD Réunion*, 12 pp.

195 - **QUILICI S**., 1996d : Programme POSEIDOM Phytosanitaire P.O. 95. Rapport technique final au 30/09/96. Action III : Lutte contre les mouches des fruits. *Doc. CIRAD Réunion*, 22 pp.

196 - **QUILICI S**., 1997a : Environmentally safe, integrated system for control of the Mediterranean Fruit Fly (medfly), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera : Tephritidae). Contract N° AIR - CT - 92 - 0300. *Final Scientific Report for the period 1 December 1992-31 may 1997.* 10 pp.

197 - **QUILICI S**., 1997b : Technical Report for I.A.E.A. Project : Comparative study of mating behaviour in various populations of medfly (*Ceratitis capitata*). Study of mating behaviour of *Ceratitis* spp. in Reunion Island. Technical Contract N°: 8496/R1/RB. Period: august 1, 1996 - august 1st, 1997. 9 pp.

198 - **QUILICI S**., 1997c : Programme POSEIDOM Phytosanitaire P.O. 96. Rapport technique intermédiaire au 28/02/97. Action III : Lutte contre les mouches des fruits. *Doc. CIRAD Réunion*, 5 pp.

199 - **QUILICI S.**, 1997d : Programme POSEIDOM Phytosanitaire P.O. 96. Rapport technique final au 30/09/97. Action III : Lutte contre les mouches des fruits. *Doc. CIRAD Réunion*, 8 pp.

200 - **QUILICI S**., 1997e : Convention ODEADOM. Formation des techniciens du SUAD. Les ravageurs de la vigne de table sur l'île de la Réunion. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*. 6 pp.

201 - **QUILICI S**., 1997f : Enquête sur les ravageurs et auxiliaires sur litchi à la Réunion. Juin 1996. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 13 pp.

202 - **QUILICI S**., 1998a : Technical Report for I.A.E.A. Project : Comparative study of mating behaviour in various populations of medfly (*Ceratitis capitata*). Study of mating behaviour of *Ceratitis* spp. In Reunion Island. Technical Contract N° : 8496/R1/RB : october 1st, 1997 - september 30th, 1998, 9 pp.

203 - **QUILICI S**., 1998b : Programme POSEIDOM Phytosanitaire P.O. 97. Rapport technique final au 30/09/98. *Doc CIRAD Réunion.*
Action 3a : Lutte contre la mineuse des agrumes. 5 pp. (+ Annexes : 11 pp.)
Action 3b : Lutte contre les mouches des fruits. 8 pp. (+ Annexes : 58 pp.)
Action 3c : Réalisation d'un ouvrage didactique sur les auxiliaires des cultures fruitières. 2 pp.

204 **- QUILICI S**., 1999 : Récentes avancées des programmes de recherche sur les mouches des fruits et les ravageurs des agrumes au CIRAD-Réunion. *In : « Réunion Annuelle 1998 - CIRAD-FLHOR - Recueil des Communications »*, 4 pp.

205 - **QUILICI S**., M. ATTIE, F. CHIROLEU, P. RYCKEWAERT, B. REYNAUD, C. GUILLERMET, J. POUSSEREAU, S. RIBES, R. PARNEAUDEAU et S. COUTEYEN, 2002 : Eléments pour une synthèse des connaissances sur l'entomofaune endémique des Hauts de la Réunion. *Rapport Final 2001. Mission Parc National des Hauts*, 89 pp.

206 - CHIROLEU F., **S. QUILICI**, R. HABIB, J. CHADOEUF, F. NORMAND et F. LESCOURRET, 2002 : AIC Modélisation d'un système plante-ravageur : « goyavier-fraise / mouche des fruits ». *Rapport d'activité 2001. Doc. CIRAD Réunion / INRA Avignon*, 16 pp.

207 - RICHARD A., 2002 : Etude de la cochenille du vanillier *Conchaspis angraeci* : biologie et méthode de lutte. Compte-rendu semestriel. *Doc. CIRAD-3P*, 31 pp.

208 - RICHARD A., 2003 : Etude de la cochenille du vanillier *Conchaspis angraeci* : biologie et méthode de lutte. Rapport Annuel, Mars 2003. *Doc. CIRAD-3P*, 46 pp.

209 - **QUILICI S**., 2004 : FAO-IAEA co-ordinated research project "Development of improved attractants and their integration into fruit fly SIT management programmes". Final report for phases 2 and 3. *Doc. CIRAD Réunion*, 13 pp.

5.8. Rapports d'expertises :

210 - **QUILICI S**., 1984 : Situation phytosanitaire des productions fruitières à Madagascar : rapport entomologie - Compte-rendu de mission du 18 au 30 mars 1984 - 14 pp.

211 - **QUILICI S**., 1986 : Rapport de visite à Maurice du 2 au 7 juin 1986. *Doc. IRAT-REUNION*, 27 pp.

212 - **QUILICI S**., 1988a : Rapport de mission d'information en Afrique du Sud, du 15 au 25 mars 1988. *Doc. IRFA-REUNION*, 44 pp.

213 - **QUILICI S**., 1988b : Report of a mission to the Philippines (Nov. 13-28, 1988) as a consultant for FAO Project RAS/86/022 on control of Citrus Greening Disease. 44 pp.

214 - **QUILICI S**., 1989a : Report of a mission to Indonesia (july 7-17, 1989) as a consultant for FAO Project INS/84/007 on Citrus Rehabilitation. 39 pp.

215 - **QUILICI S**., 1990 : Report of a mission to Malaysia and Thailand (june 28-july 8, 1990) as a consultant for FAO Project RAS/86/022 on control of Citrus Greening Disease. 50 pp.

216 - **QUILICI S**., 1991a : Rapport de mission à Maurice du 31 janvier au 8 février 1991.
I - Mouches des fruits - Compte-rendu de participation à la réunion technique (31/01 et 01/02/91) et contacts ultérieurs. *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*, 14 pp.
II – « Greening » des agrumes et psylles vecteurs. *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*. 25 pp.

217 - **QUILICI S**., 1991b : Rapport de mission à Maurice, du 15 au 17 mai 1991. *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*. 6 pp.

218 - **QUILICI S**., 1991c : Rapport de mission en Guadeloupe, du 21 au 25/10/91. *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*, 28 pp.

219 - **QUILICI S**., 1992a : Compte-rendu de mission à Maurice, les 25 et 26/06/1992. *Doc. CIRAD/IRFA-Réunion*, 18 pp.

220 - **QUILICI S**., 1992d : Rapport de mission en Nouvelle-Calédonie, du 13 au 30/08/1992. *Doc. CIRAD/IRFA*, 35 pp.

221 - **QUILICI S**., 1993a : Report of consultancy in Tanzania, F.T.H.D.P., Sokoine University of Agriculture (SUA), 11-19/01/93. *Doc. CIRAD-FLHOR*, 18 pp.

222 - **QUILICI S.,** 1993b : Entomologie. In : « *Didier C., M. Grisoni et S. Quilici. Compte-rendu de mission à Mayotte, du 29 mars au 6 avril 1993 ; Doc. CIRAD/FLHOR-Réunion, 24 pp. + Annexes »*, 4-10.

223 - **QUILICI S.,** 1993c : Compte-rendu de la réunion de coordination du projet CEE-DG6 de lutte intégrée contre la cératite. Athènes, N.C.S.R. « Demokritos », 22 et 23/02/93. 5 pp.

224 - **QUILICI S**., 1993d : Compte-rendu de mission en Côte d'Ivoire, du 5 au 8/06/1993. *Doc. CIRAD/FLHOR-Réunion*, 6 pp.

225 - **QUILICI S**., 1993e : Report of a mission in Ghana : Pest problems on mango in Accra area. *Doc. CIRAD/COLEACP*, 19 pp.

226 - **QUILICI S**., 1993f : Rapport de mission en Tunisie du 29/10 au 09/11/1993, pour l'A.I.E.A. (Projet TCP/TUN/2256-E : Contrôle et éradication de la cératite). *Doc. CIRAD-FLHOR/AIEA*, 16 pp. + Annexes.

227 - **QUILICI S**., 1994a : Rapport de mission à Maurice du 14 au 16/02/94. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 10 pp.

228 - **QUILICI S**. et P. BRUN, 1994 : Rapport de mission au Maroc du 05 au 19/10/1994. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion / INRA-CIRAD San Giuliano*, 24 pp.

229 - **QUILICI S**., 1995a : Compte-rendu de participation à la 3ème réunion de coordination du projet CEE/DG6 « lutte intégrée contre la cératite » (AIR CT92 0300), Heraklion, Grèce, 18-19 janvier 1995. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 7 pp.

230 - **QUILICI S.,** 1996a : Programme Régional de lutte contre les mouches des fruits de la Commission de l'Océan Indien. Compte-rendu résumé de la seconde réunion du Comité Technique, Ministère de l'Agriculture, Le Réduit, Maurice, 4/04/96. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 3 pp. (+ annexes : 11 pp.).

231 - **QUILICI S.,** 1996b : Compte-rendu de participation à la 4ème réunion de coordination du programme AIR 3/92 - 0300 « Integrated Control of Medfly », Valencia, Espagne, 8-9 mai 1996. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 5 pp.

232 - **QUILICI S**., 1996d : Rapport de mission à Mayotte du 22 au 26/07/1996. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 25 pp.

233 - **QUILICI S**., 1996g : Compte-rendu de participation à la 3ème réunion du Comité Technique du Programme Régional « Mouches des Fruits » de la Commission de l'Océan Indien; informations sur le problème *Bactrocera dorsalis* à Maurice. Ministère de l'Agriculture, Le Réduit, Maurice, 25/09/96. *Doc. CIRAD-FLHOR Réunion*, 4 pp.

234 - **QUILICI S.,** 1997b : Rapport de mission en Tunisie du 10 au 14/03/1997. *Doc CIRAD-FLHOR Réunion*, 18 pp.

235 - **QUILICI S**., 1997c : Compte-rendu de participation à la 3ème réunion de coordination du programme FAO / AIEA « Medfly mating behaviour under field cage conditions », Tel-Aviv, Israël, 15 - 19 Septembre 1997. *Doc. CIRAD Réunion*, 4 pp + Annexe.

236 - **QUILICI S.,** T. BREVAULT et S. DUPUIS, 1997 : Compte-rendu de participation à la 5ème réunion du comité de pilotage du Programme Régional de Recherche Appliquée sur les Mouches des Fruits. Ministère de l'Agriculture, Maurice, 9 et 10/12/1997. *Doc. CIRAD Réunion*, 8 pp.

237 - **QUILICI S**., 1998a : Compte-rendu de participation à la réunion sur l' « African Fruit Fly Initiative », ICIPE, Nairobi (Kenya), 16-18 Février 1998. Doc. CIRAD-Réunion, 5 pp. + Annexes.

238 - **QUILICI S**., 1998d : Rapport de mission en Guyane du 4 au 13/10/98. *Doc. CIRAD Réunion*, 23 pp.

239 - **QUILICI S**., 1998e : L'étude des ravageurs des cultures fruitières et notamment des mouches des fruits dans le delta du Mékong. Rapport de mission au Vietnam, du 8 au 13 juin 1998. *Doc. CIRAD Réunion*, 13 pp.

240 - **QUILICI S**., 1999a : Compte-rendu de mission à l'ICIPE (Kenya), du 7 au 14/03/1999. *Doc. CIRAD Réunion*, 5 pp. + Annexes.

241 - **QUILICI S**., 1999b : Rapport de mission à Madagascar, 22/02 et 15 au 19/03/99. *Doc. CIRAD Réunion*, 17 pp.

242 - **QUILICI S**., 1999d : Compte-rendu de participation à la première réunion de coordination du programme FAO / AIEA «Quality assurance in mass-reared and released fruit flies for use in SIT programmes », Vienne (Autriche), 1 au 5 Novembre 1999. *Doc. CIRAD Réunion*, 5 pp. (+ Annexes).

243 - **QUILICI S.,** 1999e : Compte-rendu de participation au séminaire « Sterile Insect technique as an environmentally friendly and effective insect control system », Madère, 11 au 14/11/1999. *Doc. CIRAD Réunion*, 5 pp. (+ Annexes).

244 - **QUILICI S**., 1999f : Compte-rendu de participation au second atelier de l'AFFI (African Fruit Fly Initiative), ICIPE, Nairobi (Kenya), 14 au 20/11/1999. *Doc. CIRAD Réunion*, 4 pp. (+ Annexes).

245 - **QUILICI S.,** 2000a : Compte-rendu de participation au 8ème Comité de Pilotage du PRMF (Programme de Recherche Appliquée sur les Mouches des Fruits de l'Océan indien), Le Réduit, Maurice, 8/03/2000. *Doc. CIRAD Réunion*, 3 pp.

246 - **QUILICI S.,** 2000b : Compte-rendu de mission au Vietnam et en Australie du 27/03 au 5/04/2000. *Doc. CIRAD Réunion*, 6 pp. (+ Annexe).

247 - **QUILICI S**., 2001a : Compte-rendu de participation au 4ème meeting de l'AFFI (African Fruit Fly Initiative), à l'ICIPE, Nairobi, Kenya, du 26 au 29 mars 2001. *Doc. CIRAD Réunion*, 3 pp. (+ Annexes).

248 - **QUILICI S**., 2001b : Rapport de mission au Vietnam du 28/10 au 3/11/01. *Doc. CIRAD Réunion*, 10 pp.

249 - **QUILICI S.,** 2002 : Rapport de mission au Vietnam du 22 au 27/04/2002. Doc. CIRAD-FLHOR Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 9 pp.

250 - ALLWOOD A., E. JANG, **S. QUILICI** and D. McINNIS, 2002 : Report of the Review of the Carambola Fruit Fly Program (Republic of Guyana, Suriname, French Guiana, and Brazil) (13 - 26 May 2002), 26 pp. (+ attachments).

251 - **QUILICI S**., 2002 : Rapport de mission à Wallis et Futuna du 23 au 28/10/2002. *Doc. CIRAD Réunion / 3P*, 17 pp.

252 - **QUILICI S**., 2002 : Rapport de mission en Polynésie du 20/10 au 12/11/2002. *Doc. CIRAD Réunion / 3P*, 24 pp.

253 - **QUILICI S**., 2003 : Madagascar mission report for I.A.E.A., April 20th – May 3rd 2003. *Doc. CIRAD Réunion / 3P*, 31 pp.

6) Revue d'articles

Pour la revue "Fruits" :
Nombre de projets d'articles :
1990 : 1 ; 1991 : 2 ; 1992 : 4 ; 1993 : 6 ; 1994 : 5 ; 1995 : 7 ; 1996 : 3 ; 1997 : 6 ; 1998 : 2 ; 1999 : 1 ; 2000 : 2 ; 2001 : 1 ; total : 40 projets d'articles.

Pour la revue « Plantations, Recherche, Développement » :
1999 : 1 projet d'article.

Pour la revue « Entomophaga » :
1996 : 1 projet d'article.

Pour la revue "Cahiers de l'Agriculture » :
2004 : 1 projet d'article.

Pour la revue « Insect Science and its Application » :
2001 : 1 ; 2003 : 1 ; 2004 : 1 projet d'article.

Pour la revue "European Journal of Entomology" :
2004 : 1 projet d'article.