AFPP-7e CONFERENCE INTERNATIONALE SUR LES RAVAGEURS EN AGRICULTURE
MONTPELLIER – 26 ET 27 OCTOBRE 2005

REPONSE AUX STIMULI VISUELS ET OLFACTIFS LORS DE LA SELECTION DE L'HOTE PAR *FOPIUS ARISANUS* (SONAN, 1932) PARASITOIDE OVO-PUPAL DE MOUCHES DES FRUITS

P. ROUSSE et S.QUILICI
UMR 53 « Peuplement Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical »
CIRAD Réunion, Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint Pierre, France
pascal.rousse@cirad.fr, serge.quilici@cirad.fr

RESUME
Fopius arisanus est un parasitoïde ovo-pupal de diptères Tephritidae. Nous avons étudié en grandes cages extérieures sa réponse à courte distance à différents stimuli olfactifs et/ou visuels lors de la sélection de l'hôte. *Fopius arisanus* répond positivement aux couleurs sombres et l'attraction visuelle prédomine sur l'attraction olfactive à courte distance. Dans un deuxième temps, nous présentons les sources de composés volatils attractifs pour le parasitoïde. Les fruits de toutes les familles testées sont attractifs, ainsi que les fécès déposées par l'hôte sur les surfaces visitées. Les œufs de l'hôte s'avèrent attractifs à courte distance pour les femelles de *F. arisanus*, cette attractivité étant apparemment due à un composé hydrosoluble présent à la surface des oeufs. Les femelles naïves de *F. arisanus* sont capables de discriminer les pontes issues de différents hôtes.

Mots clés : Braconidae, Tephritidae, synomone, kairomone, lutte biologique

SUMMARY
***Fopius arisanus* (Sonan, 1932), an egg pupal parasitoid of tephritid flies, uses both visual and olfactory airborne cues to find its host and its micro habitat at short range**
Fopius arisanus is an egg pupal parasitoid of tephritid flies. We studied its reaction to visual and/or olfactory stimuli during the first stages of host selection, at short distances in large field cages. *Fopius arisanus* responds positively to dark colours and the visual attraction dominates the olfactory attraction at short distance. Secondly we state the sources of attractive volatiles for the parasitoid. Fruits of every tested families are attractive, so are feces let by host on visited surfaces. Tephritid eggs are attractive at short distance for the females of *F. arisanus*, and this attractiveness seems to be due to a hydro soluble compound coating the egg. Naïve females of *F. arisanu*s are able to discriminate between several host flies' egg masses.

Key-words: Braconidae, Tephritidae, synomone, kairomone, biological control

INTRODUCTION

Fopius arisanus (Sonan) (Hymenoptera : Braconidae, Opiinae) est l'un des parasitoïdes les plus prometteurs en terme de contrôle biologique des populations de ravageurs Tephritidae. A la différence de la plupart des autres espèces de cette sous-famille, il s'agit d'un parasitoïde ovo-pupal. Introduit en 1946 dans les îles Hawaii, *F. arisanus* y est devenu en une vingtaine d'années le parasitoïde de Tephritidae prédominant, contribuant ainsi à une réduction drastique des populations de *Bactrocera dorsalis* (Hendel) mais aussi de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Haramoto et Bess, 1970).

L'élevage de *F. arisanus* en laboratoire est maîtrisé depuis les années 90 (Harris et Okamoto, 1991). Depuis lors de nombreuses études ont été consacrées à sa biologie et son comportement, et des introductions ont été réalisées dans différents pays (Rousse *et al.*, 2005). L'espèce a été introduite à La Réunion par le CIRAD en décembre 2003, en collaboration avec l'USDA-ARS Hawaii, et un élevage a été mis en place sur *Bactrocera*

zonata (Saunders). Un programme de lutte biologique classique visant à l'acclimatation de cette espèce est en cours. Parallèlement, nous étudions le comportement de sélection de l'hôte chez ce parasitoïde (Vinson, 1998). Nous présentons ici les travaux portant sur l'une des premières phases de cette sélection, à savoir la recherche du micro habitat de l'hôte. Nous cherchons à déterminer la nature (visuelle ou olfactive), l'origine (l'hôte, la communauté d'hôte ou son habitat) et la portée des stimuli provoquant l'orientation vers un site potentiellement infesté puis l'atterrissage du parasitoïde et son orientation vers la source. Dans un deuxième temps nous nous intéressons à la spécificité de la réponse de *F. arisanus* à ces stimuli.

MATERIEL ET METHODES

Insectes

Les insectes utilisés proviennent des élevages du CIRAD 3P de Saint Pierre. La souche de *F. arisanus* est élevée depuis décembre 2003 sur *B. zonata* à partir d'un envoi initial de l'USDA-ARS de Hawaii (Dr E. Harris). Les parasitoïdes utilisés dans les expériences décrites ci-dessous sont des femelles élevées dès l'émergence dans une salle séparée de l'élevage principal, sans aucun contact avec un hôte potentiel. Elles sont âgées de 6 à 15 jours, sont accouplées et naïves (sans expérience de ponte).

Réponse aux stimuli visuels

Nous voulons déterminer si *F. arisanus* montre des préférences pour certaines couleurs. Le dispositif général utilisé sera désigné plus avant par le dispositif A. Les expériences ont lieu en grandes cages extérieures (2,5 m de haut x 3 m de diamètre, Synthetic Industries, Gainesville, Georgie, USA). Six sphères en plastique colorées de 7 cm de diamètre sont alignées sur une barre métallique à 1,2 m. du sol, perpendiculairement à l'axe donné par la direction du soleil, devant deux jeunes pieds de manguier. Les couleurs utilisées sont le blanc, le jaune, le vert foncé, le rouge, le bleu et le noir. Quinze mn avant le début de l'expérience, 200 femelles sont relâchées dans la cage. L'observateur s'installe dos au soleil, face aux sphères. Quinze mn avant le début de l'expérience, 200 femelles sont relâchées dans la cage. Toutes les 3 mn pendant 36 mn, l'observateur compte et retire de l'expérience les femelles posées sur chacune des sphères. Cette expérience est répétée trois fois (Exp. 1).

Réponse aux stimuli olfactifs

Afin d'isoler les sources de stimuli olfactifs attractifs pour *F. arisanus*, on effectue une série d'expériences en situation de choix. Nous utilisons ici un dispositif différent, le dispositif B. Ces expériences se déroulent en cages extérieures contenant (sauf exception), cinq jeunes pieds de manguiers. Les attractifs potentiels sont placés dans des pièges de type Tephritrap™ (Sorygar, Espagne) peints en noir, avec une demi tablette d'insecticide (dichlorvos, Biosystèmes, France) tuant rapidement tout insecte entrant dans le piège. Ces pièges sont répartis aux extrémités d'une potence métallique en forme de H horizontal à 1,2 m du sol. Cent femelles de *F. arisanus* sont initialement relâchées dans la cage. Les pièges sont décalés de 90° dans le sens horaire toutes les heures afin de limiter les éventuels effets d'emplacement. Au bout de quatre heures, on dénombre les captures par piège. Chaque expérience est répétée six fois.

<u>Habitat de l'hôte</u>

On compare un témoin (piège vide) à 10-15 g de feuilles de manguier (*Mangifera indica* L., plante hôte) et au même poids de feuilles de ficus (*Ficus benjamina* L., plante non hôte) (Exp. 2). Pour cette expérience, on enlève les pieds de manguiers de la cage.

Micro-habitat de l'hôte

Dans un premier temps, on compare un témoin à une orange manuellement percée de 40 trous à l'épingle (Exp. 3). Pour savoir si *F. arisanus* peut discerner un fruit sain d'un fruit infesté, on compare ensuite un témoin à une orange saine percée et à une autre traitée similairement mais que l'on a placée une heure avant l'expérience dans une cage d'élevage de *B. zonata* (Exp. 4). Enfin, pour savoir si *F. arisanus* est attiré par un fruit ne contenant que des hôtes à des stades larvaires avancés, on compare une orange saine percée, une orange percée infestée par *B. zonata* durant une heure juste avant l'expérience par *B. zonata* et une orange identiquement infestée de la même façon mais une semaine auparavant (Exp. 5).

Communauté d'hôtes

Fopius arisanus est-il attiré par des odeurs déposées par les adultes de Tephritidae sur les surfaces qu'ils visitent ? On compare donc premièrement un carré de papier absorbant propre à un autre ayant séjourné pendant 24 h. dans une boîte en plastique avec 30 femelles de *B. zonata* âgées de 35 à 45 jours (Exp. 6). Pour savoir si la réponse du parasitoïde dépend du sexe ou de la maturité sexuelle de l'hôte, on compare un carré de papier absorbant propre à quatre autres respectivement visités pendant 24 h. par des mâles de *B. zonata* de moins de 5 jours, des mâles de 35-45 jours, des femelles de moins de 5 jours ou des femelles de 35-45 jours (Exp. 7).

Ponte de l'hôte

L'objectif est de savoir si la ponte de l'hôte (œufs et sécrétions associées) émet des kairomones attractives. On compare premièrement un témoin à 250 mg d'œufs de *B. zonata* rincés pendant 2 mn à l'eau distillée et à 250 mg d'œufs récupérés sur le pondoir à l'aide d'un pinceau sec (Exp. 8). Afin de ne tester que les sécrétions déposées avec les œufs lors de la ponte, on compare ensuite deux éponges plates de 5 cm de diamètre, préalablement passées à l'autoclave. La première est imbibée de 15 cl d'eau distillée, tandis que la deuxième est imbibée de 15 cl d'eau distillée dans lesquels on a fait macérer 500 mg d'œufs de *B. zonata* récoltés « à sec » avant filtration (Exp. 9).

Distance de détection des stimuli olfactifs

Dans cette série d'expériences, on cherche à déterminer si *F. arisanus* détecte les différents stimuli olfactifs *avant* de se poser sur le piège suite à un vol orienté ou *après* s'être posé dessus au hasard ou guidé par des stimuli visuels. Autrement dit, ces stimuli olfactifs appartiennent-ils aux groupes I ou II d'infochimiques tels que définis par Vinson (1991). Nous utilisons ici le dispositif A. Les sphères colorées sont remplacées par des pièges opaques de type Addis™ (Quilici, 1993) dont les entrées ont été obturées par du tulle interdisant le passage aux insectes et contenant les sources de volatiles. Les sources de volatiles testées sont : un témoin (piège vide) face à une orange saine (Exp. 10), une orange saine face à une orange fraîchement infestée (Exp. 11), un carré de papier absorbant propre face à un carré de papier absorbant visité par des femelles matures de *B. zonata* (Exp. 12) et enfin un témoin face à 250 mg d'œufs de *B. zonata* récoltés « à sec » (Exp. 13).

Combinaison d'attractifs visuels et olfactifs

Nous étudions ici l'effet combiné de stimuli qui, isolés, induisent une réponse positive chez *F. arisanus*. Nous utilisons le dispositif A avec quatre pièges Addis™. Deux sont peints en blanc, les deux autres en noir. Un piège de chaque couleur est vide tandis que l'autre contient une orange saine percée (Exp. 14).

Spécificité de la réponse de *F. arisanus* aux volatiles attractifs

L'objectif est ici de déterminer si la réponse de *F. arisanus* à une source olfactive donnée –végétale ou animale- est ou non spécifique. On utilise le dispositif B.

Micro habitat de l'hôte

Nous comparons ici plusieurs fruits : goyave (*Psidium guajava* L., Myrtaceae), courgette (*Cucurbita pepo* L., Cucurbitaceae), mangue (Mangifera indica L., Anacardiaceae), tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller, Solanaceae), badamier (*Terminalia catappa* L., Combretaceae) ou fraise (*Fragaria vesca* L., Rosaceae). Chacun est d'abord testé isolément : 15-25 g face à un piège vide (Exp. 15-20). On effectue ensuite deux comparaisons utilisant un témoin, trois fruits hôtes et un non hôte, la fraise. La première comparaison incluse des fruits (la courgette, la tomate et l'orange) piqués par des espèces de Tephritidae écologiquement différentes, à savoir la courgette, la tomate et l'orange (Exp. 21). La deuxième comparaison incluse trois des fruits hôtes fréquemment attaqués par *B. zonata*, à savoir le badamier, la goyave et la mangue (Exp. 22).

Ponte de l'hôte

Afin de savoir si les pontes d'un représentant d'une autre famille de diptères sont attractives, nous comparons un témoin à 250 mg d'œufs de *Stomoxys calcitrans* L. (Diptera : Muscidae) (Exp. 23). Enfin, pour savoir si *F. arisanus* peut discriminer à distance entre plusieurs espèces hôte, nous comparons un témoin à 250 mg d'œufs de *B. zonata*, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), *C. rosa* (Karsch) ou *C. catoirii* Guérin-Méneville.

Analyse statistique

En raison des variations d'activité des insectes dues aux conditions climatiques variables d'un jour sur l'autre, les données comparées dans chacune de ces expériences sont les pourcentages d'attraction de chaque traitement. Ces pourcentages sont transformés par les fonctions puissance ou arcsinus ; le choix se porte sur la transformation donnant les variables modifiées les plus adaptées au traitement statistique par ANOVA (Dagnelie, 1975). Les variables transformées sont ensuite soumises à une ANOVA à deux voies pour les facteurs traitement et réplicat, sans interaction, au seuil significatif de 5 %.

RESULTATS

Les résultats des 24 expériences sont consignés dans le tableau I. *Fopius arisanus* répond différemment aux couleurs proposées, les plus attractives étant les couleurs sombres, avec une nette préférence pour le noir (figure 1A).

La deuxième série d'expériences montre que *F. arisanus* détecte des synomones émises par les feuilles et les fruits de la plante hôte. *Fopius arisanus* peut distinguer un fruit sain d'un fruit infesté, y compris lorsque ce dernier ne contient plus que des larves. Ces expériences montrent également qu'il répond positivement à des kairomones émises par les fécès des hôtes adultes, quel que soit leur âge ou leur sexe. Enfin, elles montrent que *F. arisanus* est attiré à distance par un volatile émis d'un composé ou d'un ensemble de composés hydrosolubles présents dans les pontes de *B. zonata* (figure 2A), séparable(s) des œufs par rinçage (figure 2C). Dans l'attente de plus d'informations sur la nature chimique de son ou ses constituants, cette source de kairomones volatiles est désignée par le terme E.Co.K. (Egg Coating Kairomone).

La troisième série d'expériences, utilisant le dispositif B, nous montre certaines différences avec la deuxième. Les femelles de *F. arisanus* ne distinguent plus ici un fruit sain d'un fruit infesté et ne perçoivent pas l'odeur des pontes de *B. zonata*. Ceci pourrait signifier que ces deux odeurs ne peuvent être perçues *avant* l'atterrissage puisque celui-ci s'effectue équitablement sur les deux pièges présentés. Ces deux stimuli olfactifs ne seraient donc perceptibles que lorsque l'insecte s'est posé, soit à quelques cm seulement de la source olfactive. Cependant, ces différences d'attractivité constatées entre le dispositif A et le dispositif B peuvent également découler des différences de protocole expérimental. Ainsi, les pièges Addis™, qui ne présentent pas de trou à leur base, diffusent moins efficacement les

odeurs que les pièges Tephritrap™ et *F. arisanus* pourrait avoir perçu des effluves issues des seconds mais pas des premiers.

La combinaison d'une odeur et d'une couleur attractive provoque une réponse positive forte du parasitoïde. Par contre, cette même odeur n'est plus attractive si elle s'accompagne d'une couleur non attractive.

Enfin, les dernières expériences montrent que *F. arisanus* répond positivement à tous les fruits proposés, y compris le fruit non hôte. Ce dernier est même préféré dans les deux comparaisons effectuées avec des fruits hôtes de Tephritidae (figure 2D). *Fopius arisanus* ne répond pas à l'odeur des pontes de *S. calcitrans*. Par contre, il est attiré par les pontes de toutes les Tephritidae proposées avec une intensité variable : les œufs de *B. zonata* provoquent une attraction plus importante que les pontes des *Ceratitis* sp.

DISCUSSION

Les femelles de *F. arisanus* utilisées dans nos expériences étaient toutes naïves. Nous avons donc observé ici leurs réponses innées aux stimuli testés dans ces expériences. Ce point est important puisque Dukas et Duan (2000) ont démontré que le comportement de sélection de l'hôte de *F. arisanus* est plastique et peut être modifié par conditionnement afin d'augmenter la fitness de l'insecte.

Les femelles de *F. arisanus* sont attirées par les couleurs sombres, et principalement par le noir. Les couleurs plus claires comme le jaune et le blanc sont peu ou pas attractives. Ces résultats sont inattendus puisqu'en contradiction avec les deux seules études menées sur l'attraction visuelle chez cet insecte. En effet, Vargas *et al.* (1991) ainsi que Cornelius *et al.* (1999) ont observé que *F. arisanus* répondait principalement au blanc et au jaune et très peu au noir. Notons cependant que ces deux études portent sur l'attractivité visuelle chez *B. dorsalis* et ses parasitoïdes associés. Les résultats sur *F. arisanus* sont donc indirectement enregistrés et concernent des captures de populations sauvages, en verger, avec des effectifs très faibles (le maximum de captures étant de 3 parasitoïdes par piège pour 3 semaines d'expérimentation).

Peu d'études ont porté sur la réponse de parasitoïdes à des combinaisons de stimuli olfactifs et visuels. Dans l'une d'elles, Wäckers et Lewis (1994) démontrent l'effet synergiques de la combinaison des stimuli visuels et olfactifs attractifs pour *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera : Braconidae). Dans notre expérience, nous montrons un effet au minimum additif de l'association d'une couleur et d'une odeur attractive. L'effet synergique est plus délicat à tester puisque l'odeur, dans cette expérience, n'a pu être réellement isolée. En effet, si la couleur noire reste attractive lorsqu'elle est isolée, l'odeur (que l'on sait attractive) du fruit n'augmente pas l'intensité de la réponse lorsqu'elle est associée à une couleur non attractive. A cette distance, on note donc une certaine prépondérance des stimuli visuels dans le choix du site d'atterrissage.

La femelle de *F. arisanus* répond aux stimuli olfactifs provenant de l'habitat (les feuilles) ou du micro habitat (le fruit) de l'hôte, mais cette réponse est non sélective et peut la conduire vers des plantes non hôtes. La réponse positive des femelles de *F. arisanus* à la fraise - fruit *a priori* non hôte pour les Tephritidae (White et Elson-Harris, 1992) - peut sembler curieuse, d'autant plus que ce fruit est préféré à la plupart des autres fruits pouvant abriter des Tephritidae. On doit cependant garder à l'esprit que la quasi-totalité des fruits succulents sont potentiellement infestés par des Tephritidae (White et Elson-Harris, 1992). Le risque d'atterrissage sur un fruit non hôte est donc très faible. En termes de coûts et bénéfices, il est plus intéressant pour un parasitoïde d'hôtes frugivores ayant un spectre de plantes hôtes aussi large d'avoir une seule réponse généraliste aux fruits, plutôt qu'une multitude de réponses spécifiques aux seuls fruits hôtes de Tephritidae. Nous émettons donc l'hypothèse que *F. arisanus* reconnaîtrait une odeur ou plutôt un bouquet d'odeurs correspondant à des composés largement répandus chez les fruits succulents. Les différences constatées dans l'attractivité de ces fruits correspondraient alors à des différences dans la nature et /ou la concentration de ces composés.

Le fruit infesté émet des substances volatiles qui sont reconnues par la femelle du parasitoïde et l'attirent. Aux synomones s'adjoignent des kairomones volatiles produites par l'hôte, la communauté d'hôtes et/ou son activité dans le fruit. De ces kairomones, seules l'odeur des fécès semble perceptible avant son atterrissage. L'attractivité du fruit attaqué persiste bien après l'éclosion des œufs hôtes, lorsque le fruit est déliquescent et n'abrite plus que des larves, que *F. arisanus* ne peut pourtant parasiter. Cette stratégie peut s'avérer utile en conditions naturelles lorsque la plante hôte infestée devient de plus en plus attractive pour le ravageur, comme cela a été mis en lumière pour certains diptères Anthomyiidae (Dindonis et Miller, 1980; Baur *et al.*, 1996)**.** Cependant ceci ne semble pas être le cas chez beaucoup de Tephritidae ; Fitt (1984) signale ainsi que *Bactrocera jarvisi* (Tryon) et *B. tryoni* (Frogatt) préfèrent pondre dans des fruits ne contenant pas de larves à l'intérieur. Il est donc étonnant de constater que *F. arisanus* ne soit pas repoussé par un fruit pourrissant sur lequel il a moins de chance de trouver un hôte acceptable.

Les œufs d'insectes émettant peu ou pas de substances volatiles, les parasitoïdes d'œufs doivent suivre des indices indirects laissés par la communauté d'hôtes afin de trouver un site de ponte potentiel (Noldus *et al.*, 1987). Il s'avère que la femelle de *F. arisanus* est attirée à distance par les volatiles déposés par les adultes de *B. zonata* sur les surfaces qu'ils visitent. Il est probable que *F. arisanus* détecte des substances volatiles liées aux fécès déposées par les adultes de Tephritidae. Cette stratégie est connue chez des parasitoïdes d'œufs tels que *Oomyzus galerucivorus* (Hedqvits) (Hymenoptera, Eulophidae), parasitoïde de Chrysomelidae (Meiners *et al.*, 2000) et des Braconidae comme *Habrobracon hebetor* (Say) (Braconinae), parasitoïde larvaire de Pyralidae (Parra *et al.*, 1996).

Enfin, nous avons montré que les femelles de *F. arisanus* détectent à distance des volatiles provenant de l'œuf ou déposés avec les œufs lors de l'oviposition. Cette E.Co.K. serait présente dans les pontes de toutes les espèces de Tephritidae testées, mais apparemment absente des œufs de *Stomoxys* sp. (Muscidae). Ces substances volatiles sont perçues à une distance maximum de l'ordre de la dizaine de centimètres (profondeur du piège Tephritrap™), mais ne sont probablement pas perceptibles avant l'atterrissage. Les différences d'intensité de cette réponse selon l'espèce hôte présentée impliquent sans doute, de la même façon que pour les fruits, que les constituants en cause varient en nature ou en concentration chez les diverses espèces de Tephritidae.

Peu d'études démontrent que les pontes d'un hôte émettent des kairomones perceptibles à distance. Dans la majorité des cas, les kairomones déposées avec les œufs par l'hôte élicitent la reconnaissance et l'acceptation par les parasitoïdes d'oeufs (Strand et Vinson, 1982, Strand et Vinson, 1983a, Strand et Vinson, 1983b, Kainoh et Tatsuki, 1988, Bin *et al.*, 1993, Borges *et al.*, 1999) . Dans certains cas, il a même été démontré que ces kairomones de reconnaissance ne sont pas attractives, le parasitoïde rencontrant finalement l'œuf hôte par hasard (Meiners *et al.*, 1997). En d'autres termes, ces kairomones appartiennent ainsi généralement au groupe III d'infochimiques, comme défini par Vinson (1991), c'est-à-dire des composés non volatiles perçus par des chemorécepteurs de contact.

Bien que nous n'ayons pas d'information sur la nature chimique ou l'origine physiologique du ou des constituants de l'E.Co.K., on peut comparer ce cas à quelques autres. A notre connaissance, seules trois études montrent l'existence de telles kairomones (Sales, 1979, Hofstetter et Raffa, 1998, Conti *et al.*, 2003). Elles concernent trois oophages, deux Scelionidae (Hymenoptera) parasitoïdes de Pentatomidae (Hemiptera) et un Encyrtidae (Hymenoptera) parasitoïde de Lymantriidae (Lepidoptera). Chez ces espèces, des essais en olfactomètre montrent une attractivité des pontes de l'hôte sur une dizaine de centimètres. Hoffstetter et Raffa (1998) ont montré qu'au moins l'une des kairomones impliquées était une substance adhésive sécrétée par les glandes accessoires et permettant en outre aux œufs de l'hôte d'adhérer au substrat. L'E.Co.K. pourrait également être une phéromone de l'hôte repérée par *F. arisanus.* Ainsi, *Leptopilina heterotoma* (Thomson) (Hymenoptera : Eucoilidae), parasitoïde larvaire de drosophiles, reconnaît une phéromone d'agrégation déposée avec les œufs lors de la ponte (Wiskerke *et al.*, 1993).

Fopius arisanus est actuellement considéré comme un parasitoïde polyphage de Tephritidae : à l'heure actuelle, on lui connaît une vingtaine d'hôtes dans cette famille

(Rousse *et al.*, 2005). Les expérimentations en laboratoire ont montré que seules trois espèces [*Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), *B. cucumis* (French) et *Anastrepha obliqua* (Macquart)], empêchent quasi systématiquement le développement de ce parasitoïde. Malgré cette résistance, *F. arisanus* reconnaît et parasite ces trois espèces au même titre que toutes les Tephritidae qui lui ont été présentées en laboratoire sur fruit. Il reconnaît et accepte de façon innée les œufs de toutes les espèces de Tephritidae ainsi proposées, y compris des espèces que ce parasitoïde de la zone Indo Pacifique n'a sans doute jamais rencontrées dans son histoire évolutive comme les *Anastrepha* sp. des Amériques, les *Dacus* sp. d'Afrique et certaines *Ceratitis* d'Afrique et de l'Océan Indien. D'un autre côté, il ne reconnaît pas les œufs de *S. calcitrans*. A l'instar des fruits, *F. arisanus* ne reconnaîtrait pas de façon individualisée toute une série d'espèces, mais globalement un seul type de Tephritidae, ce qui peut l'amener à parasiter des espèces non hôtes.

L'étendue de la gamme d'hôte à l'intérieur de la famille des Tephritidae reste à définir : une récente étude a montré qu'il ne parasitait pas *Trupanea dubautiae* (Bryan), Tephritidae se nourrissant sur les inflorescences d'Asteraceae (Wang *et al.*, 2004). Ces auteurs ne précisent cependant pas si le parasitoïde n'a pas *reconnu* cette Tephritidae, ou s'il ne l'a pas localisée dans ce micro habitat différent d'un fruit. On peut penser que des kairomones de type E.Co.K. impliquées dans la localisation, la reconnaissance et l'acceptation de l'hôte sont présentes chez de nombreuses espèces frugivores de la famille, dont toutes celles qui ont été jusqu'ici proposées à *F. arisanus* en conditions expérimentales. On peut alors faire l'hypothèse que de telles kairomones pourraient être présentes chez de nombreuses Tephritidae, dont plus de 50 % est frugivore (White et Elson-Harris, 1992). Ceci laisserait présager un très large spectre d'hôtes potentiels pour *F.* arisanus.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier F. Gourdon, C. Simiand, J. Payet et S. Glénac (CIRAD) pour leur aide technique lors de la maintenance des élevages d'insectes. Nous tenons également à remercier L. Kaiser (CNRS) pour sa contribution. Ce travail a été financé par le CIRAD, l'Union Européenne et le Conseil Régional de La Réunion.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baur R., Kostal V., Städler E., 1996 - Root damage by conspecific larvae induces host preference for oviposition in cabbage root flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 224-227.

Bin F., Vinson S. B., Strand M. R., Colazza S., Jones Jr W. A., 1993 - Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalis*, a parasitoid of *Nezara viridula*. *Physiological Entomolgy*, 18, 1, 7-15.

Borges M., Costa M. L. M., Sujii E. R., Cavalcanti M. D. G., Redigolo G. F., 1999 - Semiochemicals and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera : Scelionidae) toward *Eustichus heros* (Heteroptera : Pentatomidae). *Physiological Entomolgy*, 24, 3, 227-233.

Conti E., Salerno G., Bin F., Williams H. J., Vinson S. B., 2003 - Chemical cues from *Murgantia histrionica* eliciting host location and recognition in the egg parasitoid *Trissolcus brochymenae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 1, 115-130.

Cornelius M. L., Duan J. J., Messing R. H., 1999 - Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) to fruit-mimicking traps. *Journal of Economic Entomology*, 92, 1, 121-129.

Dagnelie P., 1975. *Théorie et méthodes statistiques, applications agronomiques. Volume II : les méthodes de l'inférence statistique*. Les presses agronomiques de Gembloux. Gembloux, France, 463 p.

Dindonis L. L., Miller J. R., 1980 - Host finding responses of onion and seedcorn flies to healthy and decomposing onions and several synthetic constituents of onion. *Environmental Entomology*, 9, 467-472.

Dukas R., Duan J. J., 2000 - Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 11, 5, 536-543.

Fitt G. P., 1984 - Oviposition behaviour of two tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *Dacus jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in the host fruit. *Oecologia*, 62, 37-46.

Haramoto F. H., Bess H. A., 1970 - Recent studies on the abundance of the Oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 20, 3, 551-566.

Harris E. J., Okamoto R. Y., 1991 - A method for rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology*, 84, 2, 417-422.

Hofstetter R. W., Raffa K. F., 1998 - Endogenous and exogenous factors affecting parasitism of gypsy moth egg masses by *Ooencyrtus kuvanae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 88, 123-135.

Kainoh Y., Tatsuki S., 1988 - Host egg kairomones essential for egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Wantanabe (Hymenoptera : Braconidae). I. Internal and external kairomones. *Journal of Chemical Ecology*, 14, 6, 1475-1484.

Meiners T., Köpf A., Stein C., Hilker M., 1997 - Chemical signals mediating interactions between *Galeruca tanaceti* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) and its egg parasitoid *Oomyzus galerucivorus* (Hedqvits) (Hymenoptera, Eulophidae). *Journal of Insect Behavior*, 10, 4, 523-539.

Meiners T., Westerhaus C., Hilker M., 2000 - Specificity of chemical used by a egg parasitoid during host location. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95, 151-159.

Noldus L. P., Buser J. H. M., Vet L. E. M., 1987 - Volatile semiochemicals in host-community location of egg parasitoids. *Les colloques de l'INRA*, 48, 19-20.

Parra J. R. P., Vinson S. B., Gomes S. M., Cônsoli F. L., 1996 - Flight response of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera : Braconidae) in a wind tunnel to volatiles associated with infestations of *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae). *Biological Control*, 6, 143-150.

Quilici S., 1993. Protection phytosanitaire des agrumes : les ravageurs. *In*: Grisoni M. *La culture des Agrumes à La Réunion.* CIRAD-Réunion, Saint Denis, France, 55-89.

Rousse P., Harris E. J., Quilici S., 2005 - *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, In press.

Sales F. M., 1979 - Responsiveness and treshold for host-seeking stimulation of the female, *Trissolcus basalis* (Wollaston) (Hymenoptera : Scelionidae) by the eggs of the host, *Nezara viridula* (L) (Hemiptera : Pentatomidae). *Fitossanidade*, 3, 1-2, 36-39.

Strand M. R., Vinson S. B., 1982 - Source and characterization of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis*, a parasitoid of *Heliothis virescens*. *Physiological Entomolgy*, 7, 1, 83-90.

Strand M. R., Vinson S. B., 1983a - Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera : Scelionidae). *Environmental Entomology*, 12, 1114-1119.

Strand M. R., Vinson S. B., 1983b - Analysis of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera : Scelionidae). Isolation and host function. *Journal of Chemical Ecology*, 9, 3, 423-432.

Vargas R. I., Stark J. D., Prokopy R. J., Green T. A., 1991 - Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *Journal of Economic Entomology*, 84, 5, 1503-1507.

Vet L. E. M., Lewis J., Cardé R., 1995. Parasitoid foraging and learning. *In*: Cardé R. T.,W. J. Bell *Chemical Ecology of Insects 2.* Chapman and Hall, New York, USA, 65-101.

Vinson S. B., 1991. Chemical signals used by parasitoids. *In*: Bin F. *Proceedings of the 4th European Workshop on Insect Parasitoids*, Perugia. Redia, Appendice, Italy, 15-42.

Vinson S. B., 1998 - The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvophagous and oophagous species. *Biological Control*, 11, 79-96.

Wäckers F. L., Lewis W. J., 1994 - Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). *Biological Control*, 4, 105-112.

Wang X. G., Bokonon-Ganta A. H., Ramadan M. M., Messing R. H., 2004 - Egg-larval opiine parasitoids (Hym., Braconidae) of tephritid fruit fly pests do not attack the flowerhead-feeder *Trupanea dubautia* (Dipt., Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 128, 9/10, 716-722.

White I. M., Elson-Harris M. M., 1992. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. C.A.B. International. Wallingford, UK, 601 p.

Wiskerke J. S. C., Dicke M., Vet L. E. M., 1993 - Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult hosts in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia*, 93, 145-148.

Figure 1 : Nombre moyen de femelles posées sur chaque cible chaque 3 mn (± es).
A : couleurs seules. B : couleur avec ou sans odeur.
Mean number of landed females on each target every 3 mn (± se).
A : colours only. B : colour with or without odour.

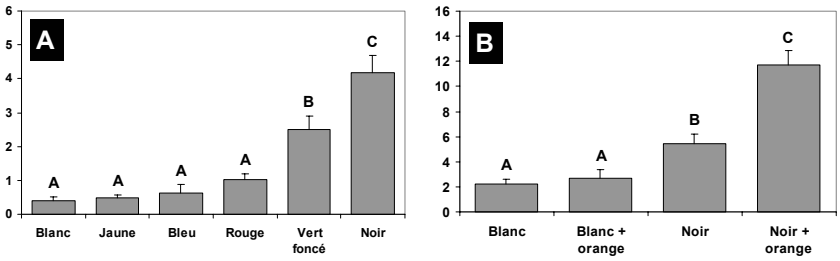

Figure 2 : Pourcentage moyen de répartition des captures par piège à chaque réplicat (± se)
A : Oeufs de *Bactrocera zonata*. B : Oeufs de *Stomoxys calcitrans*. C : E.Co.K. en solution. D : Comparaison de fruits 2.
Mean percent of captures by trap for each replicate (± se).
A : *Bactrocera zonata* eggs. B : *Stomoxys calcitrans eggs*. C : E.Co.K. in solution.
D : Comparison of fruits.

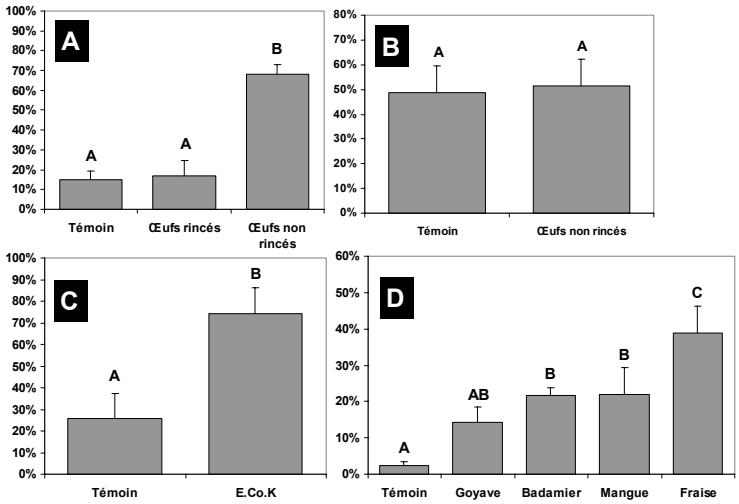

Tableau I : Résultats des analyses de variance pour chaque expérience. Le facteur réplicat n'étant jamais significatif, seuls sont présentés les résultats portant sur le facteur traitement.
Results of the analysis of variance for each experiment. As the replicate factor was never significant, only the results about the treatment facto are shown.

n°	Expérience	Traitement / Moyenne des pourcentages de capture pour chaque traitement (± es)						Résultat	*F* ; dF ; *P*
Stimuli visuels									
1	Couleur	Blanc / 4 ± 1 **A**	Bleu / 6 ± 2 **A**	Jaune / 6 ± 2 **A**	Rouge / 12 ± 2 **A**	Vert foncé / 28 ± 4 **B**	Noir / 45 ± 4 **C**	***	43.53 ; 5, 208 ;$<10^{-15}$
Stimuli olfactifs (dispositif A)									
2	Feuilles	Témoin / 17 ± 5 **A**	Ficus / 33 ± 8 **AB**	Manguier / 49 ± 5 **B**				*	4.44 ; 2, 10 ; 0.04
3	Fruit sain	Témoin / 12 ± 4 **A**	Orange saine / 88 ± 4 **B**					**	29.64 ; 1, 5 ; $<10^{-2}$
4	Infestation récente	Témoin / 3 ± 2 **A**	Orange saine / 31± 6 **B**	Orange infestée / 66 ± 5 **C**				***	36.81 ; 2, 10 ; $<10^{-4}$
5	Infestation ancienne	Orange saine / 17 ± 3 **A**	Orange infestée (œufs) / 40 ± 5 **B**	Orange déliquescente (larves) / 43 ± 7 **B**				*	5.11 ; 2, 10 ; 0.03
6	Fécès	Témoin / 4 ± 4 **A**	Femelles âgées / 96 ± 4 **B**					***	78.07 ; 1, 5 ; $<10^{-4}$
7	Types de fécès	Témoin / 3 ± 3 **A**	M. jeunes / 29 ± 7 **B**	F. jeunes / 29 ± 5 **B**	M. âgés / 19 ± 31 **B**	F. âgés / 20 ± 5 **B**		**	5.01 ; 4, 20 ; $<10^{-2}$
8	Œufs *B. zonata*	Témoin / 15 ± 4 **A**	Œufs rincés / 17 ± 5 **A**	Œufs non rincés / 68 ± 7 **B**				***	18.69 ; 2, 10 ; $<10^{-4}$
9	E.Co.K en solution	Témoin / 15 ± 4 **A**	Macérât œuf / 85 ± 4 **B**					***	64.64 ; 1, 5 ; $<10^{-3}$
Stimuli olfactifs (dispositif B)									
10	Fruit sain	Témoin / 22 ± 4 **A**	Orange saine / 78 ± 4 **B**					***	98.85 ; 1, 68 ; $<10^{-14}$
11	Fruit infesté	Orange saine / 49 ± 2 **A**	Orange infestée / 51 ± 2 **A**					NS	0.15 ; 1, 68 ; 0.70
12	Fécès	Témoin / 38 ± 5 **A**	Femelles âgées / 62 ± 5 **B**					**	10.21 ; 1, 68 ; $< 10^{-2}$
13	Oeufs	Témoin / 50 ± 4 **A**	Œufs / 50 ± 4 **A**					NS	0.41 ; 1, 68 ; 0.53
Combinaison odeur et couleur									
14	Couleur / Odeur	Blanc / 10 ± 2 **A**	Blanc + orange / 11 ± 2 **A**	Noir / 25 ± 2 **B**	Noir + orange / 55 ± 4 **C**			***	70.50 ; 3, 138 ;$<10^{-15}$
Spécificité de la réponse de *F. arisanus*									
15	Fruits en non choix	Témoin / 24 ± 7 **A**	Goyave / 76 ± 7 **B**					*	12.92 ; 1, 5 ; 0.02
16		Témoin / 14 ± 8 **A**	Courgette / 86 ± 8 **B**					**	23.41 ; 1, 5 ; $<10^{-2}$
17		Témoin / 19 ± 5 **A**	Mangue / 82 ± 5 **B**					**	20.72 ; 1, 5 ; $<10^{-2}$
18		Témoin / 33 ± 7 **A**	Tomate / 67 ± 7 **B**					*	6.63 ; 1, 5 ; 0.05
19		Témoin / 14 ± 5 **A**	Badamier / 86 ± 5 **B**					**	22.61 ; 1, 5 ; $<10^{-2}$
20		Témoin / 11 ± 5 **A**	Fraise / 89 ± 5 **B**					**	38.21 ; 1, 5 ; $<10^{-2}$
21	Comparaison fruits	Témoin / 2 ± 1 **A**	Tomate / 7 ± 2 **B**	Courgette / 11 ± 4 **AB**	Orange / 35 ± 8 **C**	Fraise / 45 ± 5 **C**		***	18.16 ; 4,20 ; $<10^{-5}$
22		Témoin / 3 ± 1 **A**	Goyave / 14 ± 4 **AB**	Mangue 22 ± 7 **B**	Badamier / 22 ± 2 **B**	Fraise / 39 ± 7 **C**		***	7.86 ; 4, 20 ; $<10^{-3}$
23	Œufs *Stomoxys*	Témoin / 49 ± 11 **A**	*S. calcitrans* / 51 ± 11 **A**					NS	0.02 ; 1, 5 ; 0.90
24	Inter-spécifique	Témoin / 4 ± 1 **A**	*C.capitata* / 17 ± 3 **B**	*C.catoirii* / 15 ± 3 **B**	*C.rosa* / 20 ± 5 **B**	*B.zonata* / 44 ± 9 **C**		**	6.99 ; 4, 20 ; $<10^{-2}$