LES MOUCHES DES FRUITS DE NOUVELLE-CALEDONIE (Diptera, Tephritidae) : Systématique, Comportement, Dynamique et Gestion des Populations

Christian Mille

▶ **To cite this version:**

Christian Mille. LES MOUCHES DES FRUITS DE NOUVELLE-CALEDONIE (Diptera, Tephritidae) : Systématique, Comportement, Dynamique et Gestion des Populations. Zoologie des invertébrés. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2010. Français. NNT : 2010NCAL0032 . tel-02975916

HAL Id: tel-02975916
https://unc.hal.science/tel-02975916

Submitted on 23 Oct 2020

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

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

UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE
ÉCOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE : ED 469

Thèse présentée par

Christian MILLE

Pour obtenir le grade de
Docteur en Sciences de l'Université de la Nouvelle-Calédonie
Spécialité : *Physiologie et Biologie des Organismes*

LES MOUCHES DES FRUITS DE NOUVELLE-CALEDONIE (Diptera, Tephritidae) : Systématique, Comportement, Dynamique et Gestion des Populations

Soutenue publiquement le 15 octobre 2010 devant le jury composé de :

M. L. WANTIEZ, Maître de Conférences en écologie marine, UNC	**Co-Directeur de thèse**
M. S. KREITER, Professeur, UMR CBGP, SupAgro-Montpellier	**Co-Directeur de thèse**
M. P. GRANDCOLAS, Directeur de Recherches CNRS, MNHN	**Rapporteur**
M. S. QUILICI, UMR PVBMT Réunion Pôle de Protection des Plantes	**Rapporteur**
M. H. AMIR, Directeur du LIVE, UNC	**Examinateur**
M. F. MADEMBA-SY, Dr Agrophysiologiste, Province Sud	**Examinateur**
M. H. JOURDAN, UMR CBGP, IRD Centre de Nouméa	**Examinateur**

DOI:10.6098/2010NCAL0032

À Brigitte,

Paul, Margaux, Clément et Louis

Pour votre présence et tout le bonheur que vous m'apportez

chaque jour.

REMERCIEMENTS

On n'est intelligent qu'à plusieurs.

Albert EINSTEIN

En premier lieu, je voudrais remercier les personnes qui, dès les prémices, ont cru à ce projet, notamment le **Pr René PINEAU** et le **Dr François MADEMBA-SY**.

Je serai aussi toujours reconnaissant au **Dr Serge QUILICI** et au **Dr Russell H. MESSING** de m'avoir initié et intéressé au travail de recherche lors des deux stages effectués respectivement à La Réunion en 1994 et à Hawaii en 1995.

Je remercie aussi le **Dr Laurent WANTIEZ** qui, en « reprenant le flambeau » du **Pr René PINEAU**, m'a permis d'aller jusqu'au bout de ce long travail. Je remercie aussi le **Dr Serge KREITER** qui m'a accompagné scientifiquement mais aussi amicalement, tout au long de ce long et difficile trajet. Je le remercie également pour les excellents contacts et conseils qu'il m'aura octroyés.

Outre les personnes déjà cités plus haut, je remercie les autres membres du jury, le **Pr Hamid AMIR**, le **Dr Philippe GRANDCOLAS**, et le **Dr Hervé JOURDAN**, pour l'évaluation de ce travail.

Je remercie **Monsieur Paul NIAOUTIYNE**, Président du Conseil d'Administration de l'IAC qui m'a permis de réaliser cette thèse au sein de l'institut dans les meilleures conditions. Je remercie aussi le directeur général de l'IAC, **Monsieur Thierry MENNESSON** qui, tout en me motivant sans cesse, m'aura apporté tous les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail.

Je remercie le Président de l'UNC, **Monsieur Jean-Marc BOYER**, la vice-présidente de l'UNC **Madame Yannick LERRANT**, **Madame Valérie BURTET-SARRAMEGNA** et **Monsieur Yvon CAVALOC** pour leur aide et leur accueil toujours chaleureux et amicaux, mais aussi pour la possibilité d'avoir pu suivre plusieurs cours de PCEM1.

Je remercie particulièrement mon responsable d'axe, le **Dr Richard GALLOIS**, pour sa présence dans les derniers temps de ce travail et qui m'a très souvent soulagé de la « paperasse », de nombreuses réunions, mais aussi des demandes incessantes de renseignements inhérentes au travail bien sûr, mais qui étaient extrêmement « chronophages »… Je le remercie aussi pour son aide précieuse lors de la rédaction et pour les nombreuses relectures.

Je remercie ma collègue **Dr Nadia ROBERT** pour sa patience et sa persévérance dans mon initiation (souvent douloureuse !) à la biologie moléculaire pour la partie phylogénie des Dacinae endémiques et sans qui cette partie n'aurait pas été possible.

Je remercie mon ancien collègue **Monsieur David PAULAUD**, pour son aide dans les débuts de ce projet et pour son amitié. Je remercie aussi chaleureusement mes collègues **Madame Sylvie**

CAZÈRES, **Monsieur José BRINON** et **Monsieur Jean-Pierre KATAOUI** pour leur précieuse et méticuleuse aide de tous les jours comme pour la fourniture en « matériel vivant » d'excellente qualité qui m'a permis de mener à bien toutes les expérimentations de cette thèse. Je suis reconnaissant aussi envers mes autres collègues de cette chère *Station de Pocquereux* qui m'ont soutenu et aidé ou soulagé de tâches diverses et variées pour me consacrer le plus possible à la thèse : **Monsieur Zacharie LEMERRE** (pour les budgets… entre autres !), **Madame Valérie KAGY** (qui malgré sa thèse à elle aussi, m'aura quand même dépanné !), **Monsieur Stéphane LEBEGIN** (notamment pour les nombreuses « ficelles » dans Word et les blagues presques quotidiennes !), **Madame Irma MURCIA, Madame Marcelle BOUTEILLER** (pour le « ALT+é », elle comprendra !), **Madame Jeannette NÉMÉBREUX**, **Monsieur Patrick LECREN**, **Monsieur Jean-Charles KASMAN**, **Monsieur Serge BRÉNOT**, **Madame Bertha NARE**, **Mademoiselle Solange NÉMÉBREUX**, **Monsieur Elvice (dit Pinot) NÉMÉBREUX, Monsieur Angelo PAVÉLI** et **Monsieur Thierry NUGUES** (notamment pour la construction de la chambre anéchoïque des essais acoustiques, entre autres !). Je remercie aussi **Mademoiselle Hélène DURET** « volontaire civile à l'aide technique » qui aura essayé de mettre en valeur les protéines de choc thermique (*HSP Heat Shock Proteins*) dans les larves de mouches, même si ces travaux ne sont pas traités ici, ils le seront sans doute plus tard ! Il serait malvenu et déplacé de ne pas remercier ma collègue (de très longue date… en fait depuis nos débuts professionnels respectifs) **Madame Juliana MUNANOA** qui m'a aidé à mettre en page, relire, corriger les coquilles (qu'elle seule est capable de voir !) photocopier (et j'en passe !) ce travail, qu'elle soit ici remerciée chaleureusement et surtout amicalement.

Je remercie **feue Madame Teeira KOOKIA** (*University of South Pacific*, Suva, Fidji) qui, originaire de Kiribati, aura réalisé un travail formidable sur l'attractivité du cue-lure lors de son séjour en Nouvelle-Calédonie. Comme je regrette que Teeira ne soit pas là pour voir ses travaux valorisés ici.

Je remercie également les stagiaires **Monsieur Henri BEYER** et **Monsieur Pierre DONNER** (Agro-Montpellier), **Mademoiselle Marine AUBERT** et **Monsieur David GINGUENE** (Université de Nouvelle-Calédonie). Je remercie **Mademoiselle Marianne DI COSTANZO** (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse) pour son excellent travail sur l'attractivité des couleurs chez les trois espèces de Mouches des fruits. Je remercie **Mademoiselle Magalie HOARAU** pour son travail sur le comportement sexuel de *Bactrocera psidii* et son ami **Monsieur Patrick TATON** pour leur dessin du mâle en appel.

Je remercie **Monsieur Michel POINT** pour m'avoir donné de l'huile essentielle de Santal de sa production pour l'essai olfactif et aussi pour son amitié.

Je remercie **Monsieur Yves JORE** pour son soutien amical tout au long de ce chemin.

Je remercie le **Dr Nadine HASSAÏNE** (NH CONSULTANT) pour son aide plus que précieuse en statistiques. Nadine m'a non seulement initié à l'appréhension des statistiques (malheureusement indispensables…, certains comprendront !) mais aussi à leur utilisation rationnelle

et « carrée ». Merci aussi à Nadine pour m'avoir conforté sur ce que doit être l'état d'esprit du chercheur.

Je remercie aussi le **Dr Bruno SCHERRER**, auteur d'ouvrages indispensables en biostatistiques, pour son avis gracieux d'expertise sur les statistiques réalisées lors de ce travail.

Je remercie **Monsieur Miguel POL** (ERA SARL), ingénieur acousticien passionné et passionnant, qui m'a expliqué et initié à la bioacoustique et qui m'a permis d'étudier les sons émis par les mâles des trois espèces d'importance économique de Mouches des fruits.

Je remercie le **Dr Manuel PLANTEGENEST**, dynamicien de l'UMR INRA/Agrocampus Ouest 1099 [BiO3P], et son étudiant **Monsieur Romain EXILIEN** qui ont valorisé d'importantes données issues des piégeages pluriannuels de Mouches des fruits sur la Station de Recherche Agronomique de Pocquereux.

Je remercie le service documentation de l'IRD Centre de Nouméa avec en particulier **Madame Isabelle PERRIN** et **Madame Véronique PAULLIC** qui m'ont bien « dépanné » lorsque que certains articles ou publications étaient difficiles d'accès.

Je remercie chaleureusement le **Dr Sylvain OUILLON**, océanologue de l'IRD, Centre de Nouméa, aujourd'hui à Toulouse, pour les mesures spectroradiométriques des couleurs de sphères utilisées pour les essais « attractivité visuelle ».

Je remercie les collègues et amis de l'ex-*HortResearch*, aujourd'hui *Plant&Food Research*, et particulièrement **Madame Barbara WADDELL**, le **Dr Allan WOOLF** et le **Dr Ian HALLETT** pour leur inestimable aide notamment pour la mise à disposition gratuite (!!!) du Microscope Electronique à Balayage du *Mont Albert Research Center* qui m'a permis d'illustrer plusieurs parties importantes de ce mémoire. Je remercie aussi tous les collègues « *Tephritid Workers* » qui m'auront aidé anonymement lors de ce long trajet. Parmi eux, je voudrais particulièrement remercier le **Dr David HANCOCK** et le **Dr Ho-Yeon HAN** pour leur aide et pour m'avoir dédié une espèce de Tephritidae (*Philophylla millei* Han & Hancock, 2008) pendant les travaux de cette thèse.

Je remercie également le **Dr Marie-Claude LARIVIÈRE**, le **Dr Birgit RHODES** et **Madame Leonie CLUNIE** du *Landcare Research* à Auckland pour leur accueil, leur gentillesse et leur aide pour la prise de photos en Synchroscopie, et pour la préparation des spécimens (au « *Critical Point Drying* ») pour les photos au MEB, lors de mon séjour de février 2007 à Auckland.

Je remercie le **Dr (en médecine !) Laurent DI MEO** pour les séances de sophrologie qui m'auront permis de me déstresser pour aborder plus sereinement l'ensemble des (trop nombreux...) travaux entrepris en même temps.

Je profite de cette occasion pour remercier aussi des collègues tels que le **Dr Pierre JOLIVET**, qui nous a par exemple donné son carnet d'adresses complet nous permettant rapidement d'être en contact avec la majorité de la communauté entomologique mondiale (!) ce qui a permis au laboratoire d'avoir l'identification de nombreux insectes de la collection de référence.

Un très grand merci au **Dr Gaël KERGOAT**, de l'UMR CBGP, pour son inestimable aide et ses bons conseils pour la réalisation des arbres phylogénétiques des Dacinae endémiques.

Merci au **Dr Jean CHAZEAU**, pour ses judicieux conseils et les corrections et suggestions pour le manuscrit.

Je remercie mon beau-père **Monsieur Jean-Claude THOMAS** pour les superbes peintures des sphères ou « faux-fruits » utilisés lors des essais sur l'attractivité visuelle des Mouches des fruits.

Je veux remercier ici toute ma famille, grands et petits, jeunes et moins jeunes : nommément mes parents **Jean-Pierre** et **Marie-Paule**, ma sœur **Patricia**, mon frère **Xavier**, ma grand-mère **Madame Alix IDOUX** (que j'ai, il y a très longtemps, affectueusement affublée du surnom de *Nainnain*), ma marraine **Claude** et mon parrain **Gilbert**, sans oublier les nombreux autres membres de ma famille (que je ne peux vraiment pas tous citer !!!) qui, malgré mes absences physiques et même parfois intellectuelles, m'ont soutenu aussi pendant cette longue et difficile épreuve.

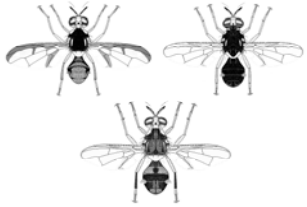
J'ai bien sûr une pensée affectueuse en particulier pour **Arlette**, **Monique, Odile** et **Didier** qui nous ont quittés beaucoup trop tôt. Je pense également à mon oncle **Monsieur Henry LÉONI**, à qui je dois en partie mes choix professionnels.

Enfin, je remercie ma femme **Brigitte** qui, par la prise en charge de notre foyer à de nombreuses reprises, m'a laissé suffisamment libre pour réaliser cette thèse. Et puis je remercie nos enfants **Paul**, **Margaux, Clément** et **Louis** nouvellement arrivé, qui, par leur seule présence, m'ont fait rester dans la « vraie vie », ce qui est tellement important...

Même si c'est un parcours que l'on dit solitaire, il n'aurait pas pu s'achever sans toutes les aides reçues (parfois infimes et pas forcément liées au travail de thèse) des uns et des autres cités ou non ici, alors encore un **GRAND MERCI A TOUS !**

Fait à La Foa, le 8 mars 2010

Christian MILLE



RÉSUMÉ

LES MOUCHES DES FRUITS DE NOUVELLE-CALEDONIE (Diptera, Tephritidae) : Systématique, Comportement, Dynamique et Gestion des Populations

Les Mouches des fruits de la famille des Tephritidae sont parmi les ravageurs les plus importants des cultures fruitières et légumières dans le monde. La faune des Tephritidae compte 30 espèces en Nouvelle-Calédonie. Les espèces de la sous-famille des Dacinae sont les seules à attaquer les fruits cultivés. Les Dacinae comprennent deux genres en Nouvelle-Calédonie : *Bactrocera* et *Dacus*. Neuf espèces ont radié dans le genre *Bactrocera* et le genre *Dacus* est monospécifique. Une étude préliminaire de phylogénie moléculaire des Dacinae endémiques semble indiquer que les deux espèces polyphages endémiques *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii* auraient des origines extérieures, australienne pour la première et du Pacifique pour la seconde. Trois espèces sont d'importance économique : les deux espèces endémiques précitées et la Mouche du Queensland, *B. tryoni*, introduite accidentellement à la fin des années 60. C'est sur ces trois espèces que se sont concentrées diverses études comportementales. Le rythme circadien et l'acoustique du comportement pré-copulatoire chez les mâles de ces trois espèces nuisibles ont été étudiés. Ensuite, une étude sur l'attractivité de huit couleurs sur des sphères a été menée. Puis, l'attractivité et la répulsion de 30 huiles essentielles ont été évaluées dans des pièges en conditions semi-naturelles. La lutte contre les Mouches des fruits est basée en partie sur la destruction des mâles par la méthode *MAT* ou *Male Annihilation Technique* par l'utilisation simultanée d'un puissant attractif odorant, le cue-lure et d'un insecticide de contact. L'attractivité du cue-lure a été évaluée et comparée entre les trois espèces d'importance économique. Enfin, l'étude des données de six années de piégeage dans deux types de vergers a permis de connaître les principaux facteurs influençant les fluctuations des populations de Mouches des fruits.

Mots-clefs : Diptera – Tephritidae – Dacinae – Mouches des fruits – *Bactrocera* – *Dacus* – Faune – Endémisme – *Bactrocera curvipennis* – *Bactrocera psidii* – *Bactrocera tryoni* – Phylogénie moléculaire – Comportement d'appel – Rythme circadien – Acoustique – Vision – Olfaction – Piégeage – Dynamique des populations.

ABSTRACT

FRUIT FLIES (DIPTERA: TEPHRITIDAE) OF NEW CALEDONIA: Systematic, Behaviour, Populations Dynamics and Management

Tephritid fruit flies are among the most important pests of fruit and vegetable crops worldwide. The fauna of Tephritidae consists of 30 species in New Caledonia. Dacinae species are the only ones to attack cultivated fruits. The Dacinae include both genera in New Caledonia: Bactrocera *and* Dacus*. Nine species have speciated in the genus* Bactrocera *and* Dacus *is a monospecific genus. A preliminary study of molecular phylogeny of endemic Dacinae suggests that the two endemic and polyphagous species* Bactrocera curvipennis *and* B. psidii *have some external origins with the first being Australian and from the Pacific for the second. Three species are of economic importance: the two aforementioned endemic species and the Queensland fruit fly* B. tryoni*, accidentally introduced in late 60s. Some behavioural studies have focused on these three species, such as circadian rhythms and the sound of pre-copulatory behaviors in males. Then, a study on the attractiveness of eight colors on spheres has been conducted. The attractivity and repellency of 30 essential oils have been evaluated in traps in semi-natural conditions. Fruit flies control is partly based on the "attract-and-kill" method or Male Annihilation Technique by the joint use of a powerful attractant, the cue-lure and a contact insecticide. The attractiveness of cue-lure has been estimated and compared among the three species of economic significance. Finally, the study of a six-years trapping in two types of orchards has provided new information of the main factors influencing the fluctuations of fruit fly populations.*

Keywords: *Diptera – Tephritidae – Dacinae – Fruit flies –* Bactrocera *– Dacus – Fauna – Endemism –* Bactrocera curvipennis – Bactrocera psidii – Bactrocera tryoni – Dacus *– Molecular Phylogeny – Calling behaviour – Circadian rhythm – Acoustic – Vision – Olfaction – Trapping –Populations dynamics.*

AVERTISSEMENT

La majorité du contenu de cette thèse est en français, mais des parties en anglais (principalement des articles publiés ou en cours de soumission à des revues) apparaissent dans plusieurs chapitres.

La plupart des travaux de cette thèse ont été conduits à l'IAC sur la Station de Recherche Agronomique de Pocquereux à la Foa, à l'exception de la phylogénie moléculaire des Dacinae dont les travaux ont eu lieu au LIVE à l'UNC et sur la Plate-Forme du Vivant située à l'IRD Centre de Nouméa et des photographies au Microscope Electronique à Balayage (MEB/SEM) qui ont été réalisées au *Mont Albert Research Center* (MARC) de l'institut de recherches *Plant & Food Research* à Auckland :

INSTITUT AGRONOMIQUE NÉO-CALÉDONIEN
Axe 1 – S.R.A. de Pocquereux
Équipe Entomologie Appliquée
BP 32 – 98880 LA FOA
NOUVELLE-CALEDONIE

UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE
Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE)
Campus de Nouville
BP R4 – 98851 NOUMEA Cedex
NOUVELLE-CALEDONIE

PLANT & FOOD RESEARCH
Mt Albert Research Center
Private Bag 92169
Auckland Mail Centre 1142
120 Mt Albert Road,
Sandringham, 1025, AUCKLAND
NEW ZEALAND

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS **1**

RÉSUMÉ **5**

ABSTRACT **7**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **15**

CHAPITRE I - *CONTEXTE DE L'ÉTUDE* **21**

1. ENVIRONNEMENT DE L'ÉTUDE : La Nouvelle-Calédonie ***23***

1.1. Position géographique **23**

1.2. Conditions environnementales **23**

a. *Climat* 23

b. *Géologie et pédologie* 25

1.3. Biodiversité et biogéographie **27**

1.4. Agriculture et alimentation : Importance et enjeux **32**

a. *L'agriculture* 32

b. *L'alimentation* 32

2. LES MOUCHES DES FRUITS DANS LE MONDE ET EN NOUVELLE-CALÉDONIE ***33***

2.1. Connaissances biologiques actuelles sur les Tephritidae **33**

2.1.1. Taxonomie des Mouches des fruits : *Les Tephritidae au sein des Diptères* **33**

2.1.2. Anatomie morphologique **35**

a. Œufs 35

b. Larves 35

c. Pupes 35

2.1.3. Biologie du développement et de la reproduction **39**

2.1.3.1. Appareils génitaux des Tephritidae 39

2.1.3.2. Développement des stades immatures 45

2.1.3.3. Cycle « de l'œuf à l'œuf » 45

2.1.4. Biologie comportementale des Dacinae **47**

2.1.4.1. Activités des stades immatures 47

a. Larves de premier et deuxième stades 47

b. Larve de troisième stade 47

2.1.4.2. Activités des adultes 49

a. Comportement alimentaire 50

b. Comportement sexuel 52

c. Comportement de ponte 58

d. Comportements de prospection et de dispersion 60

e. Repos et refuge 61

2.1.5. Biologie sensorielle **61**

2.1.5.1. Anatomie et physiologie sensorielles 62

a. Chimiorécepteurs 63

b. Thermorécepteurs et hygrorécepteurs 65

c. Mécanorécepteurs 65

d. Photorécepteurs 65

2.1.5.2. Olfaction : phéromones, paraphéromones et kairomones 67

a. Phéromones 67

b. Phéromones de marquage ou inhibiteurs de ponte 68

c. Paraphéromones 71

d. Kairomones 71

2.1.5.3. Vision : Connaissances chez l'Insecte 72

a. Stimuli supra normaux ou super normaux 77

b. Vision chez la larve ... 77
2.1.5.4. Son : Stridulations et acoustique chez les Tephritidae ... 77
a. Définitions ... 77
b. Mécanismes de production sonores ... 78
d. Rôle et fonctions des sons chez les Tephritidae ... 80
e. Applications possibles de l'acoustique chez les Tephritidae ... 81
2.1.5.5. Autres sens utilisés ... 82
2.1.5.6. Intégration de plusieurs stimuli et utilisation de différents sens ... 82
2.2. Impacts et moyens de lutte mis en oeuvre contre les Mouches des fruits ... **82**
2.2.1. Dégâts, importances écologique et économique, et menaces ... **82**
2.2.2. Moyens de lutte disponibles contre ces ravageurs ... **85**
a. Traitement par tache ... 85
b. Association de moyens de lutte : *Lure-and-kill* ... 86
c. Lutte biologique ... 87
d. Lutte autocide ou *Sterile Isect Treatment (SIT)* ... 89
e. Traitements en après-récolte ... 91

CHAPITRE II - *FAUNISTIQUE DES TEPHRITIDAE ET PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE DES DACINAE ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE* ... **95**

Introduction ... **97**
1. LES TEPHRITIDAE DE NOUVELLE-CALÉDONIE : Composition faunistique et gamme des plantes-hôtes ... ***98***
1.1. Contexte ... **98**
1.2. Matériels et méthodes ... **98**
1.3. Résultats ... **99**
1.4. Discussion ... **111**
1.4.1. Faune des Tephritidae ... 111
1.4.2. La gamme de fruits-hôtes des principales espèces de Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie ... 113
2. LES ESPÈCES D'IMPORTANCE ÉCONOMIQUE ... ***115***
2.1. Élevage des espèces nuisibles ... **115**
Contexte ... 115
2.1.1. Développement des stades immatures en condition d'élevage ... 116
Matériels et méthodes ... 116
Résultats ... 116
2.1.2. Principales entérobactéries des trois Tephritidae nuisibles ... 116
Matériels et méthodes ... 116
Résultats ... 116
2.2. Description des trois espèces nuisibles ... **117**
Contexte ... 117
Matériels et méthodes ... 117
Résultats ... 117
2.3. *Bactrocera curvipennis* (Froggatt, 1899) ... **119**
2.4. *Bactrocera psidii* (Froggatt, 1899) ... **119**
2.5. *Bactrocera tryoni* (Froggatt, 1897) ... **120**
2.6. Les autres mouches d'intérêts agricole ou environnemental ... **126**
2.7. Répartition géographique des Mouches des fruits sur le territoire néo-calédonien ... **127**
3. APPROCHE PHYLOGÉNÉTIQUE MOLÉCULAIRE DES DACINAE ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE ... ***129***
3.1. Introduction ... **129**
3.2. Connaissances actuelles sur la phylogénie des Dacinae ... **131**
3.3. Matériels et méthodes ... **133**
3.4. Résultats ... **136**
3.5. Discussion et conclusions ... **139**

CHAPITRE III - *COMPORTEMENT DES TROIS MOUCHES DES FRUITS D'IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DE NOUVELLE-CALÉDONIE* **145**

Introduction **147**
A. COMPORTEMENT PRÉ-COPULATOIRE DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES 149
1. RYTHME CIRCADIEN DE L'APPEL PRÉ-COPULATOIRE ***149***
1.1. Contexte **149**
1.2. Matériels et méthodes **151**
1.3. Résultats **151**
1.4. Discussion et conclusions **161**
2. ÉTUDE ACOUSTIQUE DES STRIDULATIONS DES MÂLES DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES ***163***
2.1. Introduction **163**
2.2. Matériels et méthodes **164**
2.3. Résultats **172**
2.4. Discussion et conclusions **173**
B. PERCEPTION VISUELLE DES TROIS ESPECES NUISIBLES : *ATTRACTIVITÉ DE SEPT COULEURS CHEZ LES FEMELLES NON ACCOUPLÉES ET ACCOUPLÉES DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES* 178
1. Contexte **178**
2. Matériels et méthodes **178**
3. Résultats **183**
4. Discussion et conclusions **208**
C. PERCEPTION OLFACTIVE DES TROIS ESPECES NUISIBLES *: ATTRACTION ET RÉPULSION DE TRENTE HUILES ESSENTIELLES CHEZ LES FEMELLES NON ACCOUPLÉES ET ACCOUPLÉES DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES* 209
1. Contexte **209**
2. Matériels et méthodes **209**
3. Résultats **213**
3. Discussion et conclusions **227**

CHAPITRE IV - *ATTRACTIVITÉ DU CUE-LURE, DYNAMIQUE ET GESTION DES POPULATIONS DE MOUCHES DES FRUITS EN VERGERS* **229**

Introduction ***231***
A. ATTRACTIVITÉ DU CUE-LURE VIS-A-VIS DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES ***232***
1. Contexte **232**
2. Matériels et méthodes **232**
3. Résultats **234**
4. Discussion et conclusions **234**
B. ÉLÉMENTS PRÉLIMINAIRES DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DANS DEUX TYPES DE VERGERS ***239***
1. Contexte **239**
2. Matériels et méthodes **239**
3. Résultats **240**

DISCUSSION GÉNÉRALE **255**

CONCLUSION ET PERSPECTIVES **265**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **271**

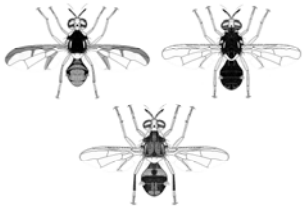
LISTE DES TAXA CITÉS **297**

TABLE DES ILLUSTRATIONS **305**

TABLE DES ILLUSTRATIONS **307**

ACRONYMES UTILISÉS 313
ANNEXES 315

INTRODUCTION GÉNÉRALE



INTRODUCTION GÉNÉRALE

C'est parce qu'on imagine simultanément tous les pas qu'on devrait faire qu'on se décourage, alors qu'il s'agit de les aligner un à un.

Marcel JOUHANDEAU

La recherche de la vérité est à la fois difficile et facile :
Nul ne peut l'atteindre absolument ni la manquer tout à fait.

ARISTOTE

Les Mouches des fruits de la Famille des Tephritidae sont parmi les ravageurs les plus importants des cultures fruitières et légumières dans le monde (Christenson et Foote 1960, White et Elson-Harris 1992). Leur mode de reproduction implique la ponte de leurs œufs dans les fruits ou légumes au cours de leur maturation, compromettant ainsi les produits récoltés. Parfois visibles avant la récolte, les dégâts infligés rendent les fruits ou légumes après la récolte inévitablement impropres à la commercialisation et à la consommation. Afin de préserver les récoltes, la protection des fruits et légumes est absolument nécessaire. Dans un contexte d'une agriculture plus respectueuse de l'environnement, la lutte intégrée a vu le jour en maraîchage et en arboriculture pour protéger les récoltes dans le respect des agrosystèmes et par conséquent de l'environnement. Les attaques de Mouches des fruits se produisent à l'approche de la maturité des fruits, aussi elles impliquent le respect des Délais Avant Récolte ou DAR, lors de l'application des produits phytosanitaires. En effet, toute substance active possède un délai à ne pas dépasser et ce délai est fonction de la culture. D'autre part, lorsque les fruits ou légumes sont destinés à l'exportation, des moyens de lutte post-récolte doivent être mis en oeuvre, notamment de manière à respecter les réglementations et à lever les barrières phytosanisataires des pays importateurs. En effet, grâce à la période endogée de leur cycle biologique, ces insectes fournissent régulièrement des exemples d'envahissements spectaculaires dans des territoires éloignés de leurs régions d'origine ce qui leur confère le statut d'insectes de quarantaine de premier ordre.

De par leur statut de ravageur d'importance économique majeur mais également d'insectes auxiliaires dans la lutte contre plusieurs plantes envahissantes, les Tephritidae sont un modèle d'étude biologique extrêmement important. De ce fait, leur étude couvre des

champs disciplinaires variés, de la systématique pour laquelle aujourd'hui la biologie moléculaire apporte de nouveaux développements, à l'éthologie pour comprendre comment ils se comportent lors des principales phases de leur histoire naturelle, ou à la physiologie pour appréhender leur comportement vis-à-vis des stimuli de l'environnement. Ces connaissances biologiques sont essentielles pour améliorer les moyens de lutte existants, en particulier à une époque qui voit s'affirmer la nécessité de développer des moyens de lutte pour une agriculture durable.

Le **Chapitre I** offre une synthèse bibliographique des connaissances majeures acquises sur les Tephritidae. Les spécificités de chaque espèce imposent en premier lieu des études faunistiques, parce que d'une part, des phénomènes de spéciation à l'échelle temporelle humaine ont été observés chez des Tephritidae et que, d'autre part, les études biologiques sont nécessairement basées sur la notion d'espèce. Il est important de connaître et identifier les espèces. C'est pourquoi la faune des Tephritidae est étudiée en détail dans le **Chapitre II**, qui fait le point sur toutes les espèces connues en Nouvelle-Calédonie avec la gamme de leurs plantes-hôtes, avant de se focaliser sur la sous-famille des Dacinae. Également dans ce chapitre, une tentative de reconstruction phylogénétique est proposée pour la sous-famille des Dacinae. Une telle étude s'avérait utile pour comprendre l'importante radiation de ce groupe en Nouvelle-Calédonie, avec dix espèces endémiques.

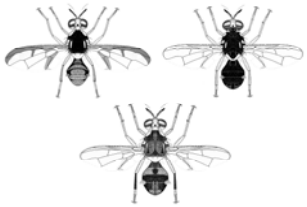
Parmi ces espèces endémiques, deux sont importantes sur le plan économique : *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii*. Mais ces deux espèces qui constituaient principalement la faune d'importance économique ont vu l'invasion d'une espèce exogène. C'est en effet à la fin des années soixante, que *B. tryoni*, la Mouche du Queensland, a été introduite accidentellement et a envahi les écosystèmes et agrosystèmes néo-calédoniens (Cochereau 1970). La présence de la Mouche du Queensland sur notre territoire nous offre l'opportunité d'une étude comparative avec les espèces endémiques. En effet, *B. tryoni* est l'une des principales espèces économiques dans le monde. En Nouvelle-Calédonie, la problématique post-récolte des Mouches des fruits a été largement étudiée depuis 1994. Les résultats acquis ont permis des solutions d'exportation acceptables sur les plans environnementaux et quarantenaires. Cependant, de nombreux aspects de la biologie des espèces économiques, restent peu ou pas connus. Le **Chapitre III** est dédié à l'étude de plusieurs comportements des trois principaux ravageurs en Nouvelle-Calédonie. Tout d'abord les rythmes circadiens du comportement d'appel pré-copulatoire pour ces trois espèces sont étudiés. Ce comportement est d'ailleurs accompagné d'un signal sonore parfois appelé « chant » dont une étude acoustique préliminaire est également présentée. Ensuite, la connaissance du comportement de ces trois espèces vis-à-vis des couleurs et des odeurs,

essentiellement traduite par une attraction ou une répulsion, est également nécessaire à la définition des moyens de lutte les plus respectueux des consommateurs, des agrosystèmes et des écosystèmes. Ces moyens de lutte comportementale sont principalement basés sur des pièges chromatiques alliant ou non des odeurs attractives. De manière à respecter les insectes auxiliaires, l'une des principales implications de la lutte intégrée est le développement de pièges possédant la plus grande spécificité possible envers les insectes ravageurs cibles. Les principes susceptibles d'être utilisés dans des pièges doivent donc être étudiés et évalués avant leur éventuelle mise au point puis leur utilisation au champ.

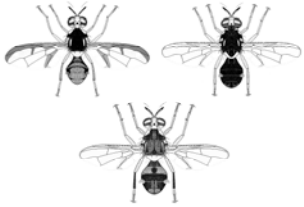
Enfin, le **Chapitre IV** concerne l'attractivité au cue-lure, très attractif pour les mâles de nombreuses espèces de Dacinae. La paraphéromone cue-lure a d'ailleurs permis le développement d'un moyen de lutte appelé « Technique d'Annihilation des Mâles ou *MAT (pour Male Annihilation Tecnique)* ». L'attractivité peut être variable et c'est pourquoi elle a été mesurée en cage extérieure pour mettre en évidence les différences éventuelles entre les trois espèces nuisibles. La connaissance de cette attractivité est importante si on veut connaître précisément les effectifs des populations de chacune des espèces.

Lorsque cet attractif est utilisé en piègeage permettant de récupérer, compter et identifier les mouches, il permet aussi de mesurer les fluctuations des populations naturelles évoluant annuellement dans les agrosystèmes. Si les données de piégeages sont simultanément étudiées avec les conditions environnementales telles que la température, la pluviométrie, l'humidité relative et la présence de fruits, on peut espérer prévoir, plus ou moins précisément, les attaques des Mouches des fruits dans les vergers. Une étude de l'influence des principaux facteurs sur les fluctuations de populations d'adultes est donc aussi présentée dans ce chapitre. À terme, cette étude devrait permettre l'élaboration d'un **avertissement agricole** (tel que défini par Rahn 1970), ou tout au moins de connaître les périodes les plus critiques lors des attaques en vergers.

Nos résultats devraient permettre d'orienter les recherches vers de nouvelles pistes dont les aboutissements pourraient être des moyens de lutte plus spécifiques des insectes cibles et donc plus respectueux des agrosystèmes comme des écosystèmes.



CHAPITRE I - *CONTEXTE DE L'ÉTUDE*



CHAPITRE I – *CONTEXTE DE L'ÉTUDE*

L'égalité, la seule égalité en ce monde, l'égalité devant l'asticot.

Jean-Henri FABRE

1. ENVIRONNEMENT DE L'ÉTUDE : La Nouvelle-Calédonie

1.1. Position géographique

L'archipel de la Nouvelle-Calédonie est situé juste au-dessus du Tropique du Capricorne entre les 18° et 22° de latitude Sud et les 163° et 168° de longitude Est, à 1 500 km de la côte Est australienne et à 2 000 km de la Nouvelle-Zélande (**Figures 1 et 2**).

1.2. Conditions environnementales

a. *Climat*

Placée au Nord du Tropique du Capricorne, la Nouvelle-Calédonie jouit d'un climat relativement tempéré (**Figure 3**) qualifié de « tropical océanique » ou de « subtropical chaud et humide » mais sans excès, puisqu'elle est surnommée « l'île de l'éternel printemps » (Bourget 1970). Les températures sont modérées (23,3°C en moyenne pour Nouméa) malgré plusieurs records enregistrés de 2,3°C à Bourail le 17 juin 1965 et de 39,1°C à Bouraké le 1er janvier 2002 (**Figure 3**). Les précipitations sont marquées lors de la saison chaude (**Figure 3**) avec à Koumac, des moyennes mensuelles de 180 mm en janvier et de 30 mm en octobre, et à Nouméa des moyennes mensuelles respectives de 120 mm en janvier et de 40 mm en septembre. On détermine quatre saisons :

- La **saison chaude** de mi-novembre à mi-avril caractérisée par le passage de dépressions tropicales et de cyclones ;

- La **saison de transition** de mi-avril à mi-mai pendant laquelle la pluviométrie et les températures diminuent de façon progressive ;

- La **saison fraîche** de la mi-mai à la mi-septembre durant laquelle des perturbations en provenance du Pôle Sud apportent des précipitations parfois importantes ; la température atteint son minimum annuel ;

- La **« Belle saison »** de mi-septembre à mi-novembre, pendant laquelle la température augmente notablement et la pluviométrie est la plus faible (Mathieu-Daudé 1992).

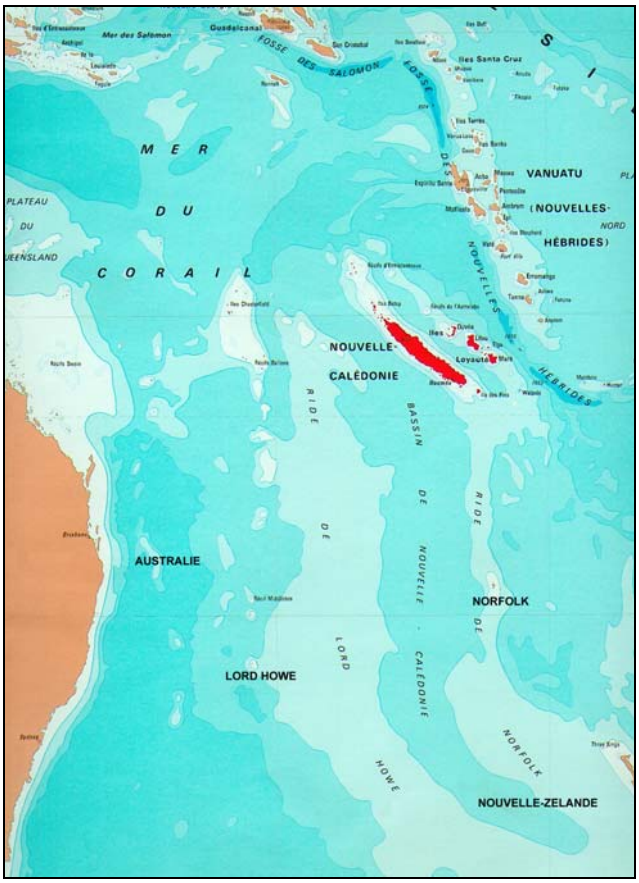


Figure 1 – Carte de la région de la Nouvelle-Calédonie (IRD).

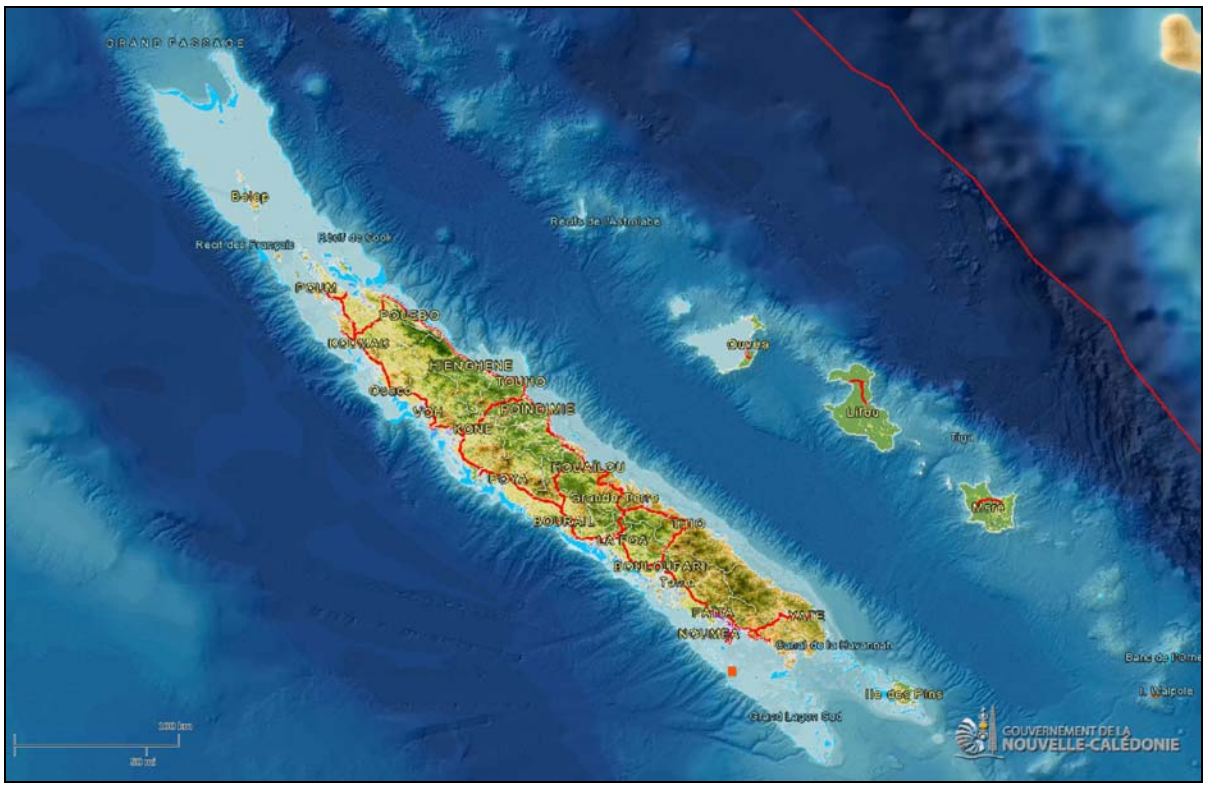


Figure 2 – Carte de la Nouvelle-Calédonie (Carte générée sur le site http://www.georep.nc/explorateur-carto/ - Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie).

b. *Géologie et pédologie*

La Nouvelle-Calédonie est une des terres les plus anciennes d'Australasie, ses strates allant du Permien à la fin de l'ère primaire, au Miocène à la fin du Tertiaire (Picard 1999). Entre le Crétacé et le Tertiaire (-70 et -60 MA), le Nord de la Mer de Tasman s'est formée séparant simultanément la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande de l'Australie et de l'Antarctique encore assemblés (Picard 1999).

Il résulte de cette géologie, une pédologie extrêmement complexe due à une double origine : la grande diversité des roches-mères et une dynamique des eaux variable. Cette dynamique des eaux provient des contrastes climatiques et des reliefs très différents entre les côtes Est et Ouest. Les grands types de sols sont ceux issus des péridotites, d'autres des schistes volcano-sédimentaires, de basaltes, de sols alluvionnaires anciens appelés vertisols ou des alluvions récentes qui constituent les sols les plus fertiles. D'autres sols comme les sols hypermagnésiens sont très peu fertiles, notamment à cause de leur déséquilibre chimique. Les sols des îles Loyauté sont de type rendzine, plutôt fertiles mais d'épaisseur variables et surtout très drainants (Mathieu-Daudé 1992). Les glaciations successives entre la fin du Tertiaire et le début du Quaternaire (-2 à -3 MA) entraînant une baisse d'environ 100 m du niveau de la mer, ont pu faciliter la dispersion d'organismes entre les archipels (notamment celui des Chesterfield) entre l'Australie et la Nouvelle-Calédonie (Holloway 1979).

Mais récemment, des géologues et des biologistes ont contesté cette version « gondwanienne » par l'assertion que le socle néo-calédonien aurait été submergé il y a environ 35 à 40 MA, puis aurait émergé à nouveau (Pelletier 2006), sans remettre en cause les origines gondwaniennes des biotas néo-calédoniens (Grandcolas *et al.* 2008).

Les roches ultramafiques constituent une particularité originale de la géologie de la Nouvelle-Calédonie. Les sols qui en sont issus ont permis le développement et l'évolution de plantes originales sur des sols dépourvus des principaux éléments nutritifs (Jaffré 1993, Jaffré *et al.* 2004).

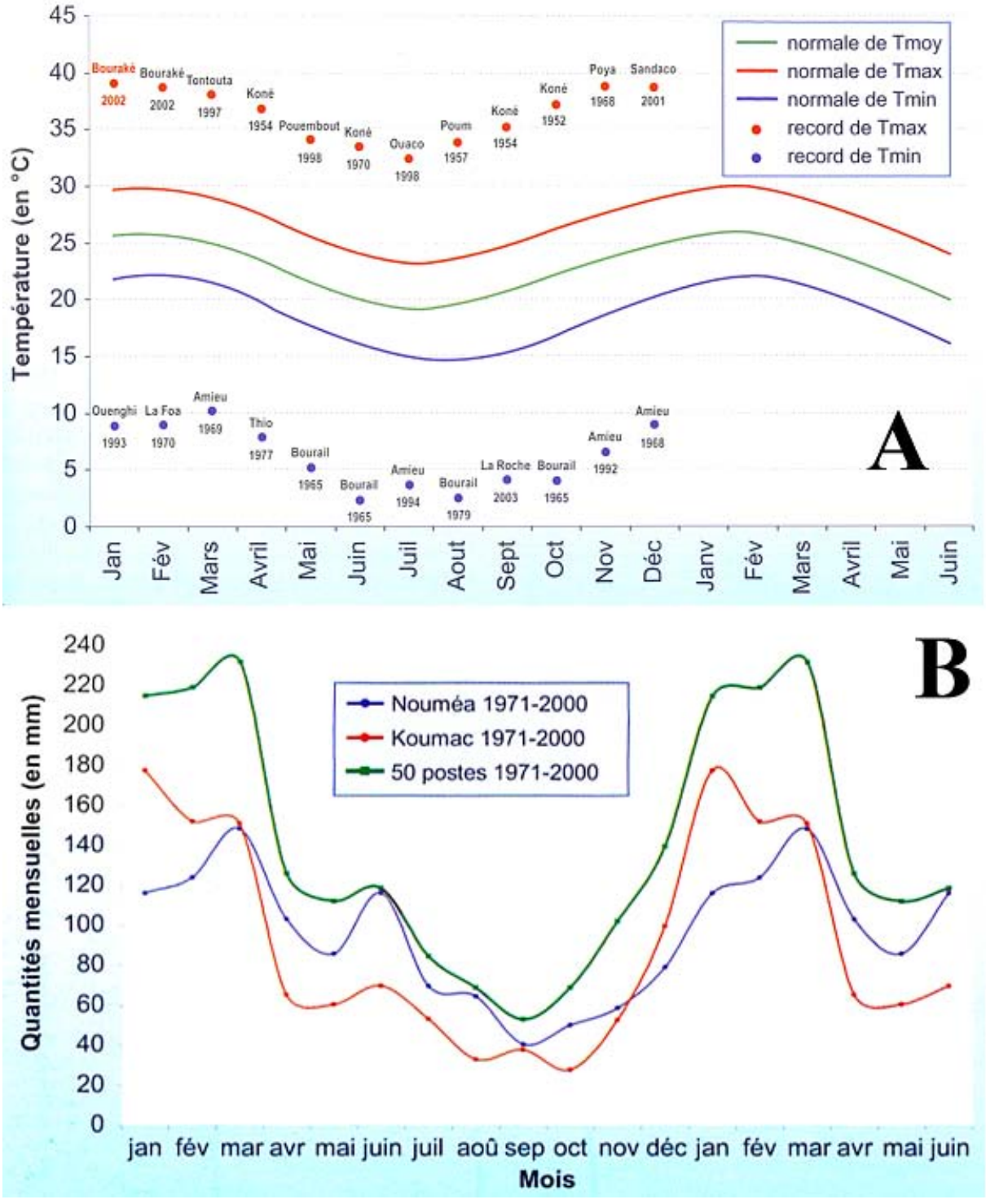


Figure 3 – A : Graphique des moyennes trentenaires des températures normales (période 1971 à 2000) et des records ; B : Graphique des précipitations mensuelles à Koumac et Nouméa (période 1971 à 2000) (D'après Caudmont et Maitrepierre 2007).

1.3. Biodiversité et biogéographie

La Nouvelle-Calédonie est aujourd'hui reconnue comme un *hotspot* de biodiversité à travers le monde compte-tenu de ses richesses tant floristiques que faunistiques dans les milieux terrestres et marins et du niveau de menaces qui pèsent dessus (Myers *et al.* 2000). Si l'on surnomme souvent la Nouvelle-Calédonie de « Petite Madagascar du Pacifique », c'est parce qu'elle possède une biodiversité exceptionnelle du même ordre. La Nouvelle-Calédonie contribue à raison de 0,5 % de la biodiversité mondiale connue, pour seulement 0,001 % des surfaces émergées, ce qui fait de la Nouvelle-Calédonie l'un des 25 *hotspots* les plus en danger (Myers *et al.* 2000), mais cette estimation ne concerne que la flore et les vertébrés et n'inclue donc pas les invertébrés et plus particulièrement les insectes …

Les particularités faunistiques et floristiques de la Nouvelle-Calédonie intéressent particulièrement les chercheurs et biogéographes puisqu'il y a déjà plus de quarante ans, Thorne (1963) disait que : « De par les nombreux éléments Indo-Malais-Papous et son biota grandement distinct et endémique, la Nouvelle-Calédonie est [traitée ici comme] une sous-région de la Région Orientale ». Ou encore plus récemment, Wilson (1992) qui écrit sur son île favorite : « Assez éloignée des côtes australiennes pour engendrer une flore et une faune uniques, assez grande pour renfermer un grand nombre d'animaux et de plantes et assez proche des archipels mélanésiens au Nord pour avoir reçu des éléments de ces différentes entités biogéographiques ». De plus, la récente comparaison de l'endémisme et de la richesse spécifique des plantes et des vertébrés entre les continents et les îles telles que la Nouvelle-Calédonie, a montré que l'apport de ces dernières à l'ensemble de la biodiversité terrestre restait considérable (Kier *et al.* 2009). Les enjeux de conservation deviennent donc extrêmement importants à court et moyen termes, en particulier en Nouvelle-Calédonie.

Les biotopes montrent des paysages particuliers comme les paysages montagneux (**Figure 4**) ou encore ceux du Sud (Maquis minier) où le taux d'endémisme atteint 88,8 % (Jaffré *et al.* 2004). Les grands types de végétation sont la mangrove qui occupe 200 km², les forêts humides sempervirentes qui occupent 3 800 km² dans les zones les plus humides sur des sols très variés, les forêts sèches ou sclérophylles, il n'en subsiste que 45 km², soit 10 % de la surface originelle, les maquis miniers sur roches ultrabasiques occupent une surface de 4 500 km², le maquis sur roches acides situé dans le Nord de la Grande Terre et qui n'occupe qu'une centaine de km² et enfin les savanes couvrant 6 000 km² qui résultent du défrichement des forêts sèches et des feux réguliers (Mathieu-Daudé 1992).

Figure 4 – Paysage du sommet du Mont Humboldt, avec *Araucaria humboldtensis* en second plan (Photo Rémy Amice).

Aujourd'hui la flore terrestre est représentée par plus de 3 400 espèces décrites, endémiques à 77,3 % (Jaffré *et al.* 2004). Certaines formes primitives confirment leur appartenance à des groupes anciens parmi lesquels la famille endémique monospécifique des Amborellaceae, représentée par *Amborella trichopoda*, considérée comme le groupe frère de toutes les plantes à fleurs actuelles (Qiu *et al.* 1999). Toujours parmi la flore, les Araucariaceae sont également très bien représentées avec cinq espèces endémiques d'*Agathis* et 13 espèces endémiques d'*Araucaria*, sur les 19 espèces mondiales, soit un taux d'endémicité de 97,7 % (Jaffré *et al.* 2004). Cette famille est d'ailleurs considérée comme une relique gondwanienne, que l'on retrouve sur l'ensemble des terres encore existantes ayant formé l'ancien supercontinent (Gibbs 2006) bien que d'autres auteurs disent que les *Araucaria* montreraient une radiation post-Éocène (33 MA) « plus récente » (Setoguchi *et al.* 1998). Quelle que soit la date de leur radiation, ces Conifères, en particulier les espèces se développant sur les sols ultramafiques, sont en danger face aux menaces telles que les feux de brousse, la mine et donc la fragmentation sur plusieurs sommets isolés (Jaffré *et al.* 2010).

La présence de ces reliques comme *Amborella trichopoda* et les Araucariaceae, entre autres, reste difficile à expliquer. L'une des hypothèses suppose une distribution de ces reliques beaucoup plus étendue : les biotas auraient disparu ailleurs et perduré seulement en Nouvelle-Calédonie ; l'autre hypothèse suppose une distribution par vicariance, ou spéciation des biotas par la dérive géographique des terres émergées. D'autres auteurs précisent que bien que la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande soient restées isolées du Gondwana pendant une très longue période, la Nouvelle-Calédonie en particulier est sans doute restée connectée à l'Australie et à l'Antarctique jusqu'à la fin du Crétacé (Jolivet *et al.* 2003). Les Chrysomèles Eumolpinae primitives du genre *Bohumiljania* comme *B. caledonica* (**Figure 5**) et *B. humboldti* (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae), proches du genre *Stenomela* du Chili, en sont une illustration.

Figure 5 – Adulte de *Bohumiljania caledonica* (Photo David Paulaud).

Comme la flore, la faune néo-calédonienne tant terrestre (Chazeau 1993) que marine (Payri et Richier de Forges 2007) est très caractéristique. La faune terrestre de vertébrés endémiques n'est constituée « que » de deux genres de Mammifères, d'une famille et de plusieurs genres et d'espèces d'Oiseaux, et enfin de 14 genres de Reptiles dont 5 genres endémiques de Geckos et 9 genres endémiques de Scincidae (Pascal *et al.* 2006). Ainsi, la faune terrestre se caractérise aujourd'hui par un peu plus de 6 000 espèces décrites dont plus de 4 600 invertébrés (Hervé Jourdan, com. pers.) et montrent des taux d'endémisme importants tant aux niveaux générique que spécifique (Chazeau 1993). Par exemple, les Psoques (Psocoptères), les Cigales (Hémiptères Auchénorhynques), les Micropterigides (Micropterigidae, lépidoptères primitifs dotés de pièces buccales) ou encore les Trichoptères (130 espèces endémiques sur 132) forment des groupes endémiques à 95 ou 100 %. On signale aussi des singularités telles que la plus petite cigale du monde *Abroma pumila* ou encore la deuxième plus grande sauterelle du monde avec la Grande Sauterelle du Cocotier, *Pseudophyllanax imperialis*. Certaines familles de Coléoptères montrent aussi des radiations très intéressantes en particulier parmi les « Phytophaga » dont font partie les Chrysomeloidea (Chrysomelidae et Cerambycidae), soit les Chrysomèles (Jolivet et Mille *in press*) et les Longicornes (Sudre *et al. in press*) et les Curculionoidea, la superfamille des Charançons (Kuschel 2008). Ainsi, les récentes découvertes et descriptions d'insectes comme les chrysomèles primitives *Bohumiljania caledonica*, *B. humboldti* ou *Cazeresia montana*, dont les plus proches voisins sont représentés en Australie, en Nouvelle-Guinée ou au Chili (Jolivet *et al.* 2003, Jolivet *et al.* 2005), illustrent une histoire du vivant extrêmement complexe. Les estimations de la faune restant à décrire s'échelonnent de 5 000 à 25 000 (Jourdan 1999) ou de 22 500 à 67 500 espèces (Chazeau 1993).

1.4. Agriculture et alimentation : Importance et enjeux

a. *L'agriculture*

La population néo-calédonienne était composée de **245 580 habitants** lors du dernier recensement (ISEE 2009). La population agricole représente 10 % de la population totale, alors qu'elle était de 22,7 % en 1991, soit une diminution de 47,4 %, au profit de la population urbaine (GNC-DAVAR 2006).

Le système de polyculture-élevage est prédominant dans les systèmes de production néo-calédoniens. C'est l'élevage bovin qui prédomine avec 97 % de la SAU (GNC-DAVAR 2006). En 2005, au sein des productions végétales, ce sont les cultures fruitières et légumières qui sont les plus importantes avec 26,8 % de part relative des filières agricoles, viennent ensuite la filière aquacole (19,6 %), l'élevage bovin (14,1 %), l'aviculture (13,3 %), l'horticulture (10 %) et l'élevage porcin (8,2 %), les autres filières étant le bois, les céréales et les petits ruminants. Aujourd'hui, la production fruitière avec 1 574 ha de vergers et d'arbres isolés (pour une production de 4 248 tonnes en 2005) est devant les cultures céréalières (950 ha pour une production de 6 290 tonnes) et l'ensemble des légumes a représenté une production de 8 446 tonnes (GNC-DAVAR 2006). En 2005 toujours, la part des fruits et légumes dans la production agricole a été respectivement de 11 et 23 %. En 2001, le secteur rural représentait 2,6 % du Produit Intérieur Brut (GNC-DAVAR 2006). A noter que seules les filières fruitière et maraîchère sont touchées par les Mouches des fruits.

b. *L'alimentation*

La place de l'agriculture est, au regard de la production de nickel, le « parent pauvre » de l'économie néo-calédonienne, mais la récente augmentation démographique entraîne un fort accroissement de la demande en produits frais pour la consommation locale. Et cette demande est de plus en plus caractérisée par une demande de produits de qualité notamment en ce qui concerne les résidus de produits phytosanitaires, d'où le nécessaire et obligatoire développement de la lutte intégrée, qui reste le seul moyen fiable et durable permettant de produire les quantités et qualités nécessaires au marché.

On estime aujourd'hui la consommation de fruits à environ 35 kg/an/habitant, chiffre très faible au regard de la consommation réunionnaise avec 70 kg, et encore plus faible comparé à celui de la consommation italienne de 140 kg/an/habitant. Le développement fruitier reste donc une priorité si l'on veut que les populations consomment plus de fruits et légumes frais de qualité, reconnus pour leurs nombreux bienfaits sur la santé.

2. LES MOUCHES DES FRUITS DANS LE MONDE ET EN NOUVELLE-CALÉDONIE

2.1. Connaissances biologiques actuelles sur les Tephritidae

2.1.1. Taxonomie des Mouches des fruits : *Les Tephritidae au sein des Diptères*

On dénombre aujourd'hui **500 genres de Tephritidae** qui représentent plus de **4 625 espèces** dans le monde (White et Elson-Harris 1992, Evenhuis *et al.* 2007). Seules 35 % de ces espèces s'attaquent aux fruits d'une gamme très diversifiée de plantes. Environ 200 espèces ont un impact économique important sur les cultures. Par ailleurs, certaines espèces de Tephritidae se développent aux dépens des feuilles, tiges, fleurs ou racines, montrant ainsi leur intérêt en lutte biologique contre plusieurs plantes adventices (White et Elson-Harris 1992).

Les Tephritidae sont composées d'espèces très diverses capables d'attaquer de très nombreux hôtes, un nombre restreint d'hôtes, voire même un seul hôte, elles illustrent donc toutes les étapes de la monophagie à la polyphagie (Fletcher et Prokopy 1991). A titre d'exemple :

- *Bactrocera oleae*, la Mouche de l'Olive, est seulement inféodée à l'Olivier (*Olea europaea*), et montre une monophagie stricte ;
- *Neoceratitis cyanescens*, la Mouche de la Tomate, est sténophage car elle est inféodée aux Solanaceae ;
- *Bactrocera umbrosa*, la Mouche du Fruit à pain, qui ne s'attaque qu'à un nombre restreint d'hôtes appartenant à une seule famille de plantes, les Moraceae, soit deux espèces d'*Artocarpus* sp. (Arbre à pain et Jackier), est oligophage ;
- *Ceratitis capitata*, la Mouche Méditerranéenne des Fruits, s'attaque à plus de 300 espèces-hôtes sauvages ou cultivées appartenant à de nombreuses familles botaniques, montrant une extrême polyphagie.

Les Mouches des fruits sont présentes dans l'ensemble des écosystèmes terrestres, à l'exception des régions polaires. La Nouvelle-Calédonie n'y échappe donc pas. On peut y dénombrer 30 espèces décrites (Han et Norrbom 2008, Hancock 2008, Mille 2008, Mille et

Hancock 2009), auxquelles il faut rajouter une espèce non encore décrite. L'importance de cette faune est équivalente à celles d'autres archipels : l'état d'Hawaii (USA) possède 38 espèces dont huit espèces ont été introduites volontairement ou accidentellement (Russell Messing, com. pers.). Il y existe un genre endémique (*Phaeogramma*). Une importante radiation dans le genre *Trupanea* y a été observée avec 21 espèces endémiques. Ces deux genres comprennent 26 espèces (Evenhuis 2009). Les Îles Fidji renferment 21 espèces dont plusieurs qui n'impactent pas les cultures sont également présentes en Nouvelle-Calédonie (Evenhius 2007). Le Vanuatu héberge 13 espèces dont une en commun avec la Nouvelle-Calédonie, plus précisément aux Îles Loyauté (Allwood *et al.* 1997). Enfin, La Réunion compte 22 espèces (Hurtrel 2000).

Les Tephritidae constituent l'un des sujets entomologiques parmi les plus étudiés au monde avec plus de 800 entomologistes répertoriés sur le site « www.tephritid.org », hébergé par l'A.I.E.A. à Vienne. Ce site *tephritid.org* sert notamment à mettre en contact les personnes et à partager les informations et les publications sur les Mouches des fruits.

Les Tephritidae font partie de l'ordre des Diptères qui signifie « deux ailes », du sous-ordre des Brachycera, de la division des Cyclorrapha et de la super-famille des Tephritoidea (Delvare and Aberlenc 1989). Sur un plan taxonomique, ils sont caractérisés par : la présence d'ocelles (**Figure 6**) ; d'une *arista* bien développée sur l'antenne (**Figure 6**) ; l'absence de vibrisse ; d'ailes presque toujours tachetées ; d'une nervure sous-costale coudée à son extrémité (**Figure 7**) ; de fractures humérale et sous-costale sur la nervure costale (**Figure 7**) (Delvare et Aberlenc 1989, White et Elson-Harris 1992).

La famille des Tephritidae est composée de six sous-familles dont quatre sont représentées en Nouvelle-Calédonie (Norrbom *et al.* 1998) : les **Phytalmiinae**, les **Trypetinae**, les **Dacinae** et les **Tephritinae**. La classification n'est pas complètement établie notamment pour les Dacinae puisque Han et Ro (2009) viennent de rétablir la tribu des Dacini (auparavant partie intégrante des Trypetinae) au rang de sous-famille, les Dacinae, car ils considèrent les Dacini comme un groupe monophylétique. Toutes les espèces sur lesquelles la présente étude est réalisée, font partie de ces Dacinae.

2.1.2. Anatomie morphologique

2.1.2.1. Morphologie des stades immatures

Les stades immatures de *Bactrocera tryoni* ont été étudiés avec précision (Elson-Harris 1988) dans le but de procurer aux services de quarantaine des outils fiables de reconnaissance des stades immatures.

a. Œufs

L'œuf mature fécondé est le résultat final de l'ovogenèse (*cf.* 2.1.3.1.) et le début de la vie indépendante. Bien que les œufs des Mouches des fruits soient très bien adaptés à leur environnement presque entièrement aquatique, ce sont des organismes vivants fragiles et délicats, ce qui est vérifié notamment lors des manipulations expérimentales. Les œufs sont allongés, légèrement incurvés et de couleur blanc crème. Ils mesurent en moyenne 1 mm de longueur et 0,2 mm de diamètre (**Figure 8**). Ils sont déposés dans des loges façonnées par la femelle juste avant la ponte, à l'aide de son ovipositeur.

b. Larves

Les larves sont des asticots typiques de diptères (**Figure 9**) qui vivent et se nourrissent dans les fruits ou d'autres parties des végétaux. La larve de premier stade est la plus difficile à observer dans le fruit ; elle mesure en moyenne 2 mm. Le deuxième stade larvaire mesure 3 mm ; c'est aussi le plus furtif. Le troisième stade larvaire appelé aussi « larve pré-pupale », mesure 8 mm. Lorsqu'elle a terminé son développement, la larve sort du fruit et entre dans le sol pour réaliser la dernière métamorphose par la pupaison.

c. Pupes

La pupe est un petit tonnelet de 5 mm de longueur, de couleur brun-rouge (**Figure 10**), qui peut se former dans les tissus végétaux ; mais pour les espèces qui nous intéressent, elle a lieu dans la terre, entre 2 et 3 cm de profondeur. Les Tephritidae sont des diptères Cyclorrhaphes chez lesquels l'adulte émerge de sa pupe en poussant un opercule appelé aussi couvercle circulaire.

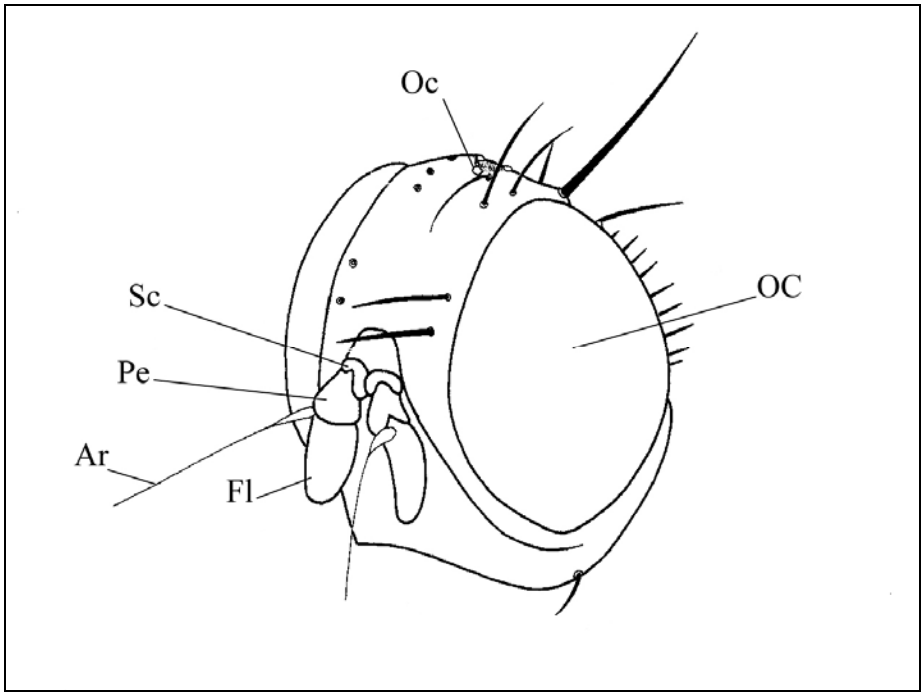


Figure 6 – Tête de Tephritidae. Ar : *arista* ; Fl : *flagellum* ou funicule ; Oc : ocelle ; OC : œil composé ; Pe : pédicelle ; Sc : scape ou premier article antennaire (D'après White et Elson-Harris 1992).

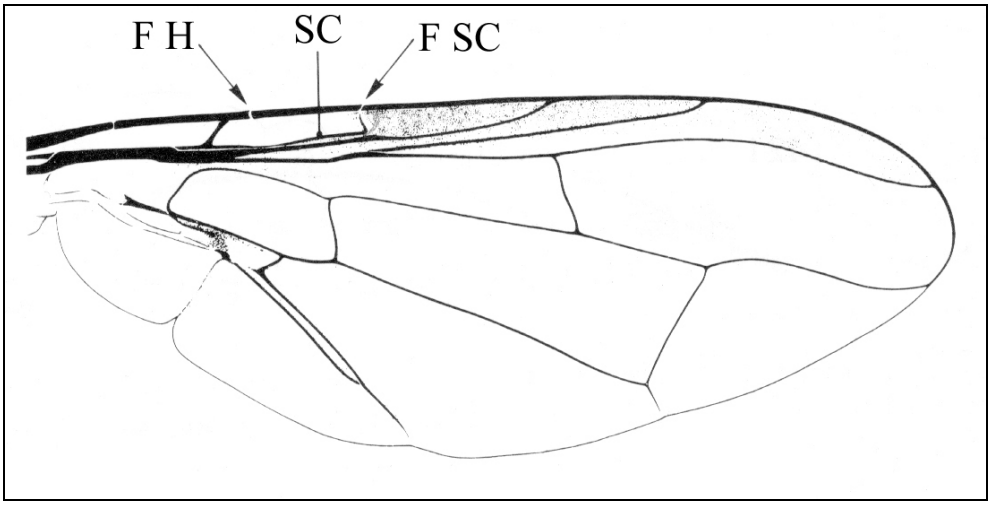


Figure 7 – Aile de Tephritidae. F H : fracture humérale ; F SC : fracture de la nervure sous-costale ; SC : nervure sous-costale (D'après Delvare et Aberlenc 1989).

2.1.2.2. Morphologie des imagos

La morphologie générale des adultes de Tephritidae reste conservée quelles que soient les espèces considérées, les différences servant de critères d'identification spécifique. Chez les Tephritidae, le dimorphisme sexuel est exprimé par la présence d'un ovipositeur chez la femelle (**Figure 11**). Parmi les Dacinae, l'ensemble des *Bactrocera* et *Dacus* exprime un dimorphisme sexuel par la présence chez le mâle, de pectens sur le troisième tergite abdominal associés à des microtriches sur la terminaison distale du lobe anal des ailes des mâles (**Figure 11**). Ces organes sont frottés les uns sur les autres pour produire des vibrations et utilisés lors des périodes de reproduction en particulier pendant le comportement pré-copulatoire. Chez les Tephritidae de la Sous-Famille des Dacinae, d'autres caractères de dimorphisme sexuel sont possibles, par exemple au sein de la Tribu des Ceratidini, où le mâle de *Ceratitis capitata* possède des soies orbitales capitées caractéristiques (**Figure 12**).

Il est intéressant de noter que la plupart des membres de la sous-famille des Dacinae apparaissent comme mimétiques des guêpes montrant souvent une convergence en ce qui concerne les dessins alaires et la forme des caractères abdominaux. Dans un cadre évolutif, ceci peut s'expliquer par la « recherche » d'une protection passive par un mimétisme de type batésien. Dans d'autres tribus, certaines espèces ont aussi développé un mimétisme batésien leur permettant d'imiter leurs prédateurs. En effet, *Zonosemata vittigera* un Trypetinae de la tribu des Carpomyini, a fait l'objet de travaux prouvant que son allure générale lui donnait l'aspect d'une araignée Salticidae et pouvait ainsi échapper à leurs attaques (Whitman *et al.* 1988). En plus de leur allure comportant les dessins alaires et deux taches abdominales simulant respectivement les pattes et les yeux d'une araignée, ces mouches ont aussi développé un comportement sauteur, comme l'araignée. Le mimétisme batésien est le phénomène par lequel une espèce vulnérable en imite une autre qui a un système de défense : chez les Dacinae, l'imitation des guêpes (insecte possédant un système de défense), chez les Carpomyini, l'imitation directe du prédateur.

Figure 8 – Œuf de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères).

Figure 9 – Troisième stade larvaire de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères).

Figure 10 – Stade pupal de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères).

2.1.3. Biologie du développement et de la reproduction

Chez les Tephritidae, le développement des ovocytes générés par la femelle n'est possible qu'après fécondation avec un spermatozoïde (Williamson 1989). Cet auteur rappelle aussi que les ovaires de la femelle, les testicules du mâle et les canaux associés de chaque sexe sont tous paires. Les contenus des organes sexuels sont déchargés par des canaux, le vagin chez la femelle et le conduit éjaculatoire chez le mâle. L'organisation anatomique des *genitalia* est similaire chez les Tephritidae, mais les différences peuvent être importantes au niveau taxonomique pour par exemple différencier des espèces sympatriques (Iwahashi 1999).

2.1.3.1. Appareils génitaux des Tephritidae

a. Appareil reproducteur femelle

Glandes génitales et canaux

Un oviducte, deux spermathèques (ou trois chez quelques espèces), une bourse (*bursa copulatrix*) qui permet de recevoir l'édéage du mâle et un réceptacle ventral, constituent les principaux organes génitaux de la femelle adulte de Tephritidae (**Figures 13**). L'ouverture ventrale de l'ovipositeur sert aussi bien d'anus que de vulve (Williamson 1989).

Ovaires

Chaque ovaire est composé de plusieurs ovarioles qui contiennent des séries linéaires d'ovocytes en cours de développement et se terminant par un œuf mûr.

Ovogenèse

Dans l'ovaire, entre le *filum* terminal et l'oviducte latéral, l'activité de chaque ovariole est basée dans trois zones distinctes : le *germarium*, le *vitellarium* et le pédicelle. D'une manière générale, l'ovogenèse d'une mouche des fruits adulte se déroule comme suit :

- Le premier jour de la vie d'adulte, sont formés deux à trois follicules pré-vitellogéniques dans le *germarium* de l'ovariole ;

- Le troisième jour, le follicule le plus âgé est plus gros, ayant complété la croissance pré-vitellogénique, ce qui accroît le diamètre de la vésicule germinale ;

- Le cinquième jour, un nouveau et quatrième follicule apparaît dans l'ovariole ;

- Au sixième jour, cinq follicules sont présents dans l'ovariole, le plus âgé étant un ovocyte mûr avec le chorion et la membrane vitelline pleinement développés. L'œuf mature fécondé correspond au début de la vie indépendante de l'individu.

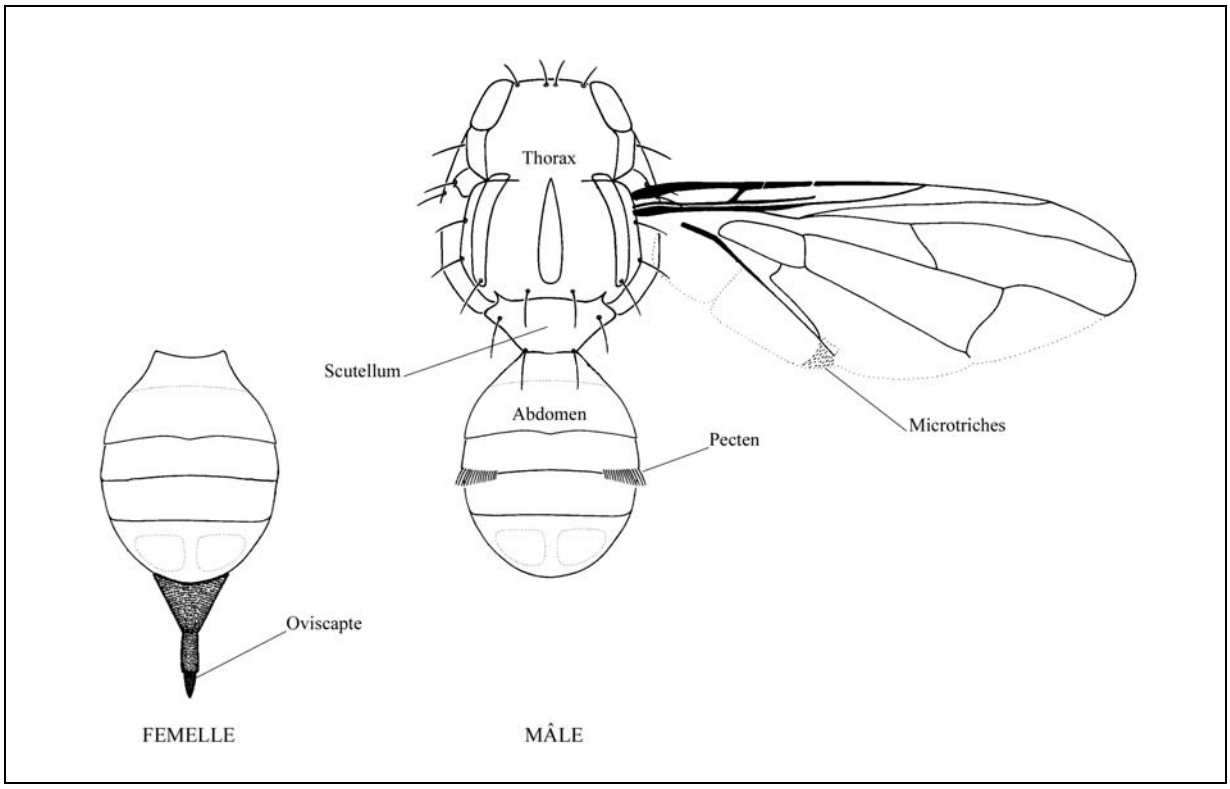


Figure 11 – Représentation schématique de la femelle et du mâle de Tephritidae avec la localisation des pectens et des microtriches chez le mâle de Dacinae (D'après Drew *et al.* 1982).

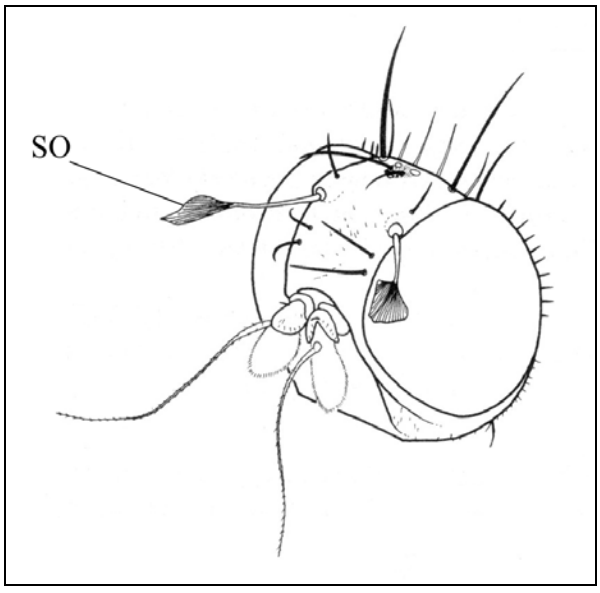


Figure 12 – Tête du mâle de *Ceratitis capitata*. SO : soies orbitales caractéristiques du mâle (D'après White et Elson-Harris 1992).

b. Appareil reproducteur mâle

Testicules

Ces organes sont séparés et logés longitudinalement dans la cavité abdominale. Ils sont facilement repérés par leur aspect oviforme et une pigmentation jaune des cellules des tissus à proximité. La partie apicale de chaque testicule est légèrement courbée (**Figure 14**). À l'opposé des ovaires qui grossissent lors des activités d'ovogenèse, les testicules sont des organes de structures plus rigides contenant des zones de développement variables selon le stade de développement du mâle et de son activité sexuelle. Trois zones principales se partagent le testicule : le *germarium*, le sperme et les spermatozoïdes nageant librement (Williamson 1989).

Glandes phéromonales et organe éjaculatoire

Fletcher (1987a) indique que chez les espèces de *Bactrocera*, la partie ventrale postérieure du rectum possède une région glandulaire modifiée qui sert de réservoir et de sac sécrétoire. Cette zone a été déterminée comme le site de production et de stockage des phéromones sexuelles.

Bellas et Fletcher (1979) ont identifié les principaux composés des glandes phéromonales de *B. tryoni* et *B. neohumeralis* par ordre de quantité décroissante : N-3-méthylbutypropanamide, N-3-méthylbutylacétamide, N(3-méthylbutyl-2-méthylpropanamide, N-2-méthylbutylpropanamide, N-2-méthylbutylacétamide et N-(2-méthylbutyl)-2-méthylpropanamide.

Nation (1990) a montré qu'*Anastrepha suspensa* émettait ses phéromones par la bouche et l'anus. L'obstruction avec de la cire d'abeille de l'un des deux orifices a montré une baisse de 40 % ou plus de la plupart des composés du bouquet phéromonal.

Les phéromones sexuelles chez les deux espèces endémiques n'ont pas encore été étudiées. Idéalement, les phéromones une fois synthétisées, pourraient être utilisées pour la mise au point de moyens de lutte ou tout au moins de monitoring (Koyama 1989).

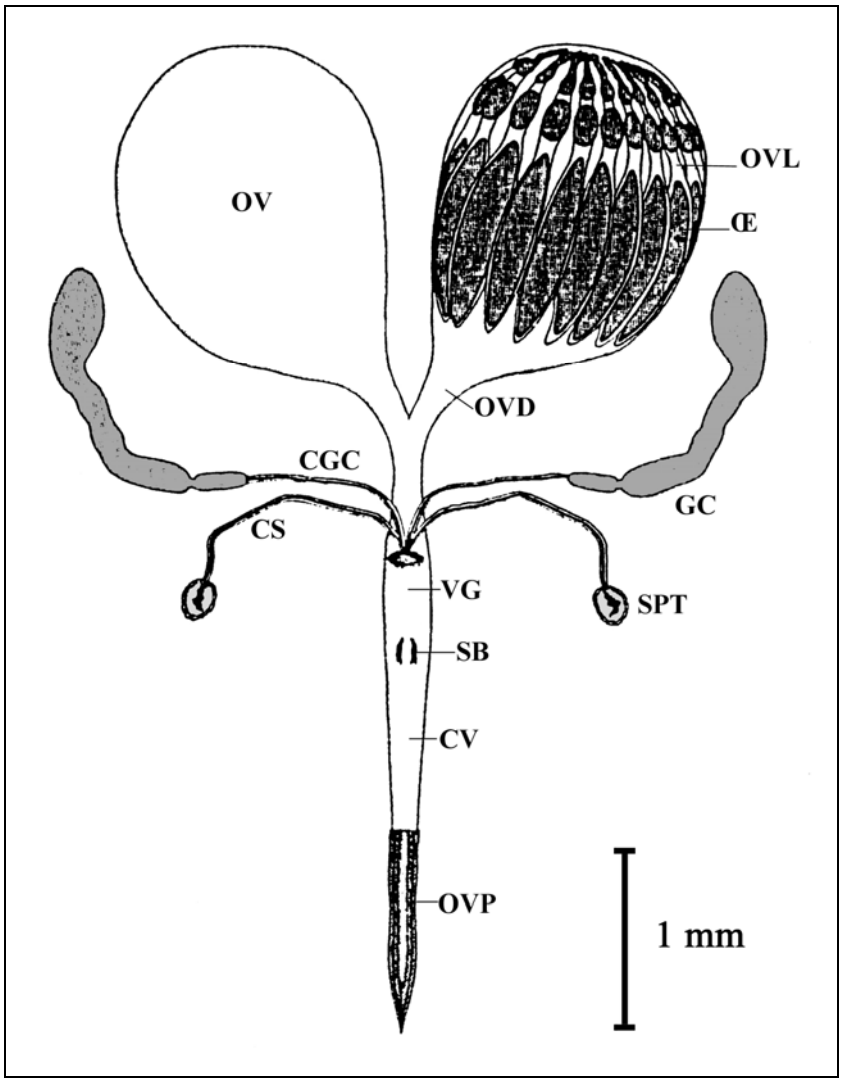


Figure 13 - Appareil reproducteur femelle de *Bactrocera tryoni*. CGC : conduit des glandes collétériques ; CS : conduit de la spermathèque ; CV : conduit vaginal ; GC : glandes collétériques ; Œ : œufs ; OV : ovaire ; OVD : oviducte latéral ; OVL : ovariole ; OVP : ovipositeur ; SB : *signum bursae* ; SPT : spermathèque ; VG : vagin (D'après Drew 1969).

Les phéromones ou les paraphéromones se révèlent comme des outils extrêmement utiles dans la lutte contre les ravageurs. Elles permettent notamment le piégeage de l'un des deux sexes, diminuant ainsi les capacités de reproduction des populations. Elles peuvent être aussi utilisées pour la confusion sexuelle (avec de grandes quantités de phéromones de synthèse) par exemple contre *Cydia pomonella*, le Carpocapse de la Pomme (Becid 1998, Trona *et al.* 2009). Parfois, le piégeage des deux sexes est possible avec une phéromone d'agrégation, comme par exemple avec la sordidine chez le Charançon du Bananier, *Cosmopolites sordidus* (Beauhaire *et al.* 1995).

Spermatogenèse

Dans la partie apicale antérieure du testicule, les spermatogonies primaires se différencient puis à l'issue de divisions mitotiques successives, produisent un sac membraneux de spermatocytes enfermé dans une gaine épithéliale. La spermatogenèse est souvent le stade final de la transformation spermatique lors de l'émergence de la pupe du mâle adulte. Chez *Ceratitis capitata* et *Bactrocera dorsalis*, la maturation sexuelle se déroule comme suit (Williamson 1989) (**Figure 15**) :

- Le premier jour, les spermatogonies dans le *germarium* se sont différenciées en spermatocytes et spermatides. Cette zone de développement utilise un tiers de la contenance du testicule, des spermatides occupant le reste ;

- Au deuxième jour, la proportion du testicule occupée par le *germarium* et les spermatides est quasiment constante bien que ces derniers se soient développés, tout en devenant plus denses. Le relâchement des spermatides peut être observé bien qu'il n'y ait pas de spermatozoïdes libres ;

- Au quatrième jour, des spermatozoïdes apparaissent dans la partie distale des testicules, diminuant ainsi l'espace occupé par les spermatides. Le nombre de spermatocytes et de spermatides augmente dans la partie germinale consécutivement à une spermatogenèse continue ;

- Aux cinquième ou sixième jours, pendant lesquels les testicules sont mûrs, les zones occupées par le *germarium*, les spermatides et les spermatozoïdes, sont à peu près proportionnelles. Les spermatozoïdes et le liquide séminal sont opaques et de couleur crème.

L'exacte composition chimique du sperme, son pH et ses proportions en ADN n'ont pas été déterminés (Williamson 1989).

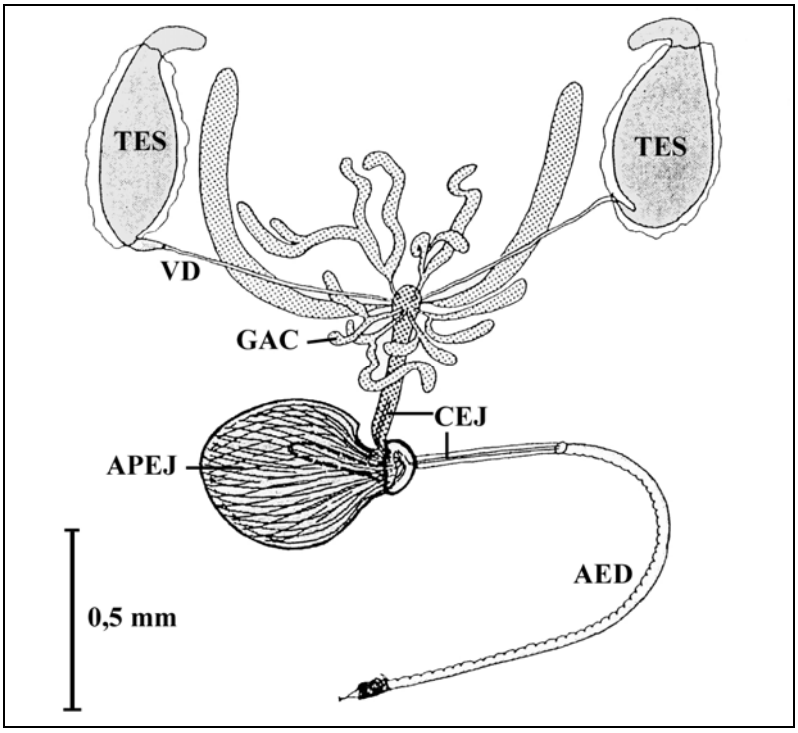


Figure 14 – Appareil reproducteur mâle de *Bactrocera tryoni*. AED : édéage ; APEJ : appareil éjaculatoire ; CEJ : conduit éjaculatoire ; GAC : glandes accessoires ; TES : testicule ; VD : *vas deferens* (D'après Drew 1969).

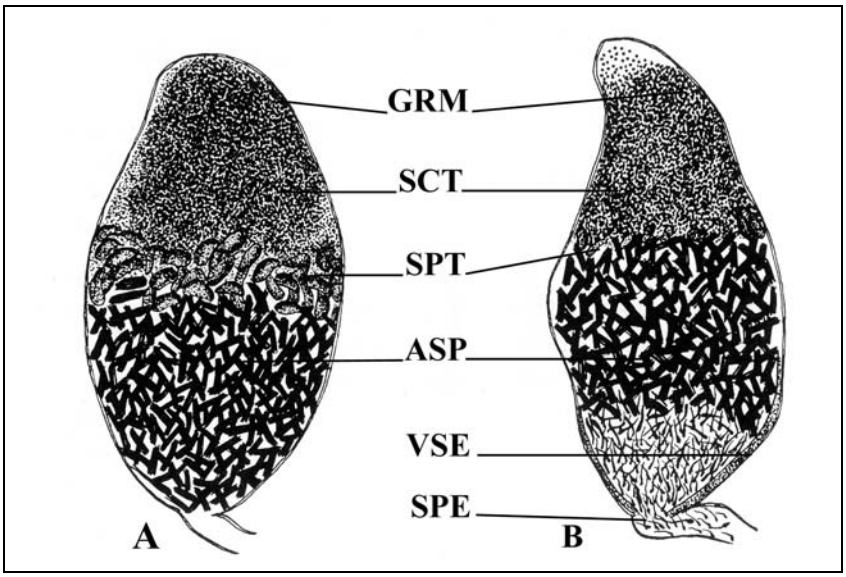


Figure 15 – Schéma de la spermatogenèse chez *Ceratitis capitata.* A) Testicule d'un mâle de *C. capitata* âgé d'un jour ; B) Testicule d'un mâle de *C. capitata* âgé de huit jours. ASP : amas de sperme ; GRM : germarium ; SCT : spermatocytes ; SPE : spermatozoïdes ; SPT : spermatides ; VSE : vésicule séminale (D'après Williamson 1989).

2.1.3.2. Développement des stades immatures

a. Œufs

L'œuf mature fécondé est le résultat final de l'ovogenèse et le début de la vie indépendante. Bien que les œufs de Mouches des fruits soient très bien adaptés à leur environnement presque entièrement aquatique, ils sont des organismes vivants fragiles et délicats ce qui est couramment vérifié lors des expérimentations.

b. Larves

Une fois l'éclosion achevée, la larve de premier stade va trouver des entérobactéries déposées par la femelle lors de la ponte. Elle va les ingérer avant de commencer sa prise de nourriture dans le fruit. Le passage du premier stade au second puis au troisième est réalisé par une mue ou ecdysis, qui est le remplacement périodique de la cuticule se prêtant aux changements de taille dus à la croissance.

c. Pupes

La pupe apparaît avec la transformation du troisième stade larvaire, qui, à sa sortie du fruit va rechercher un site propice de pupaison dans le sol (*pupa subterranea*) à une profondeur moyenne de trois centimètres. C'est le dernier stade immature de la mouche. Il consiste en un stade intermédiaire entre la larve et l'imago chez les insectes holométaboles.

2.1.3.3. Cycle « de l'œuf à l'œuf »

Le cycle basique est toujours le même pour tous les Tephritidae inféodés aux fruits : la femelle insère ses œufs directement sous la peau des fruits de l'hôte, après avoir creusé une petite loge. Les œufs éclosent ainsi dans un milieu protégé et à proximité des besoins larvaires. La larve passe par trois stades avant de s'empuper dans le fruit (c'est le cas pour *Passiflora edulis*) ou dans le sol dessous ou à proximité de la plante-hôte dans la plupart des cas (**Figure 16**). Après l'émergence, les adultes ont besoin d'apports réguliers en eau et en hydrates de carbone pour survivre. La plupart des femelles ont besoin de protéines pour atteindre la maturité sexuelle et surtout pour produire des œufs. Quelle que soit l'espèce, l'alimentation protéinée est nécessaire pour acquérir une bonne fécondité.

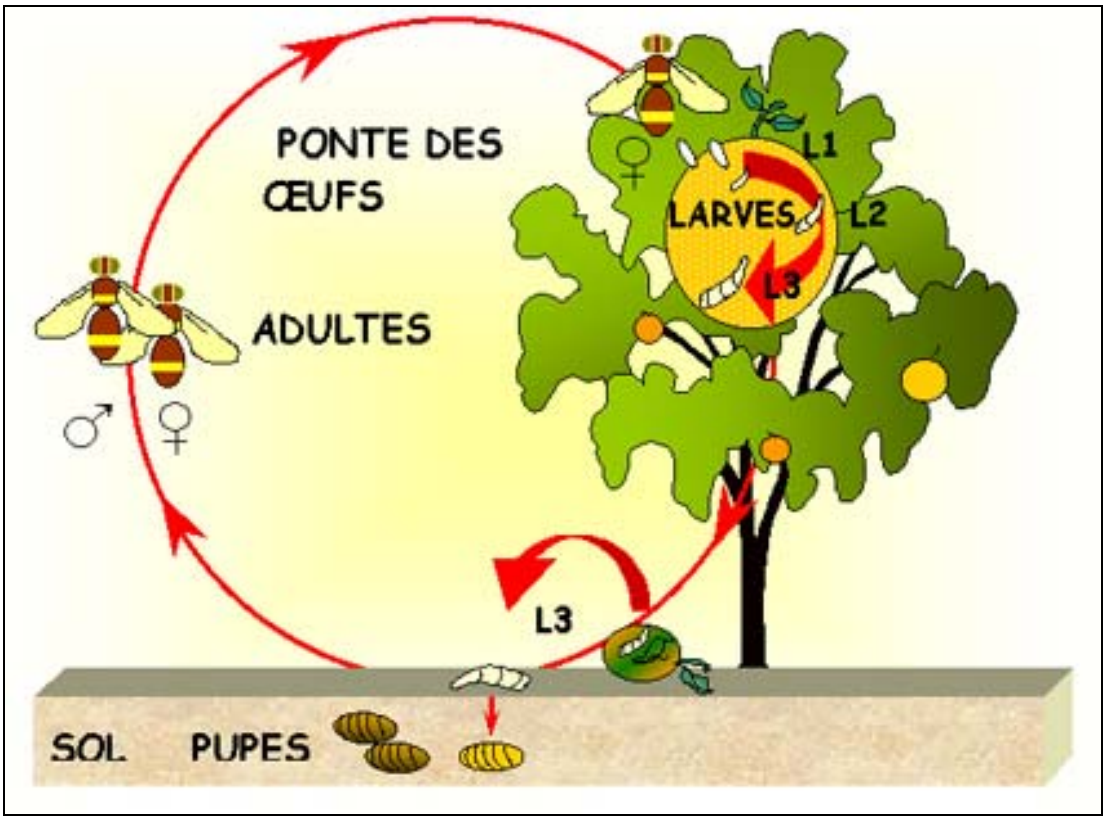


Figure 16 – Schéma du cycle des Tephritidae (Dessin David Paulaud).

2.1.4. Biologie comportementale des Dacinae

La biologie et l'écologie des Dacinae ont été relativement bien étudiées (Christenson et Foote 1960, Bateman 1972, Fletcher 1987a, Drew 1989a, Fletcher et Prokopy 1991). Drew et Romig (2000) ont souligné les aspects comportementaux les plus étudiés chez les Dacinae : l'alimentation des adultes, le comportement de cour et l'accouplement, l'oviposition, et le comportement exploratoire au sein des plantes-hôtes (« *within host foraging* »). Drew et Romig (2000) indiquent aussi qu'il serait nécessaire de travailler sur les comportements induits par les caractéristiques de la plante-hôte comme les lixiviats et les composés physico-chimiques des fruits et des feuilles, ainsi que sur le comportement alimentaire des larves et la prédation des stades immatures par les vertébrés.

2.1.4.1. Activités des stades immatures

a. Larves de premier et deuxième stades

Les activités des premier et deuxième stades larvaires restent similaires : prise de nourriture et développement à l'intérieur et sous la protection du fruit (Bower 1975).

b. Larve de troisième stade

Comportement alimentaire des stades larvaires

Chez *B. tryoni*, le comportement alimentaire a été largement étudié par Bower (1975) dans les pêches, poires et pommes. Cet auteur pense que la larve de premier stade utilise un gradient d'ordre chimique pour la direction qu'elle suit afin d'arriver au centre du fruit. L'habilité des jeunes larves à creuser des tunnels de manière rectiligne semble dépendre des conditions physiologiques des fruits (notamment pour les pommes et pêches) et de leur fermeté (pour les poires en particulier). Le même auteur a aussi observé que les larves réutilisaient les anciens tunnels et par là même se nourrissaient des tissus pourrissants dans des tunnels au-delà de la chambre ou du tunnel principal.

***Comportement d'évitement des prédateurs :* sauts et locomotion**

C'est le comportement de ce stade larvaire qui est sans doute le plus spectaculaire et le plus intéressant. La larve pré-pupale continue de se nourrir jusqu'à ce qu'elle sorte du fruit (généralement déjà tombé à terre) par des sauts caractéristiques avant la pupaison dans le sol.

La périodicité avec laquelle ces larves sortent du fruit a été étudiée chez plusieurs espèces (Smith 1989). La plus grande partie de ces larves sort pendant la période qui précède ou qui suit immédiatement les températures minimales nocturnes, c'est-à-dire avant l'aube, lors des premiers rayons du soleil. Elles privilégient ainsi les conditions environnementales les plus favorables, notamment l'humidité, afin d'éviter les risques de dessiccation. Ceci a été vérifié chez *Ceratitis capitata* (Causse 1974), *C. rosa*, la Mouche du Natal (Myburgh 1963), *Bactrocera dorsalis* (Arai 1976) ou encore chez *B. oleae* (Tsitsipis 1984). Cet auteur suggère d'ailleurs que cette adaptation permettrait à l'espèce étudiée d'éviter aussi la présence de prédateurs, ces derniers étant moins actifs lors de ces périodes. Des auteurs ont montré aussi que le bruit ou les vibrations de la pluie pouvaient stimuler la sortie de larves d'*Anastrepha* sp. de mangues infestées (Mc Phail et Bliss 1933). Cette adaptation, qui leur permet de s'introduire plus facilement dans le sol, permettrait aussi d'éviter les attaques de prédateurs.

Ce comportement de saut peut avoir une autre utilité lorsque les larves sont attaquées par des prédateurs, en particulier des fourmis (Hymenoptera, Formicidae) : ces dernières peuvent être éjectées lors de ces sauts (Observation personnelle non publiée, île de Kauai, Hawaii).

Bower (1975) a remarqué que, chez *B. tryoni*, l'émergence des larves de troisième stade était stimulée par la pluie ou même de manière artificielle par de forts tapotements du bac de milieu d'élevage. Cet auteur a aussi noté que, lors des aubes suivantes (périodes préférentielles de sortie des larves migrantes), peu ou pas de larves sortaient des fruits. Cette observation implique que certaines larves sorties du fruit à cause de ce stimulus n'étaient pas toujours prêtes à s'empuper. Ces larves migrantes sont capables de deux modes de locomotion : le premier est une séquence de contractions péristaltiques (mouvements vermiculaires) aboutissant à la reptation, le second est caractérisé par des sauts propulsifs et répétitifs provoquant un mouvement vers l'avant (Denlinger et Zdarek 1994).

Maitland (1992) a étudié précisément ce comportement de saut chez *Ceratitis capitata*, deux phases se succèdent : (1) la contraction des muscles longitudinaux ventraux, mettant en contact la tête et le segment terminal, laisse la paire de crochets céphaliques s'accrocher dans la cuticule des stigmates postérieurs ; puis (2) le corps de l'asticot développe une tension par la contraction des muscles hélicoïdaux ce qui a pour effet l'arcure des cinquième et sixième

segments abdominaux. Une vague d'autres contractions initiée dans le huitième segment va s'étendre jusqu'à la tête et dégager ainsi les crochets, avec pour conséquence la libération de l'énergie accumulée en détente élastique.

Maitland (1992) ajoute que les asticots de Tephritidae semblent être les seuls animaux à corps mous et dépourvus d'appendices qui soient capables de sauter. Grâce à ce mode de locomotion, la larve pré-pupale notamment celle de *Bactrocera dorsalis* va ensuite choisir un site de pupaison ombragé et humide ainsi qu'un sol granuleux (Mille 1995, Alyokhin *et al.* 2000). Elle va s'enfouir dans le sol à une profondeur comprise entre 2 et 5 cm selon les espèces : chez *Ceratitis capitata*, Delmas et Thermes (1953) ont obtenu dans leurs conditions d'essai, 47,4 % des pupes entre 1 et 2 cm de profondeur, 29,3 % entre 2 et 3 cm et enfin 15,7 % entre 0 et 1 cm ; alors que d'autres auteurs ont obtenu 52 % des larves entre 2 et 3 cm (Cavalloro et Delrio 1975). *Bactrocera dorsalis* s'empupe régulièrement entre 2 et 3 cm de profondeur sous la frondaison des arbres fruitiers en sol non compacte, friable et humide (Ibrahim et Mohamad 1978).

Ce comportement précède et rend possible la plus grande transformation de l'insecte : la pupaison. La cuticule larvaire va durcir et se rétracter pour former un petit tonnelet de 5 mm de longueur pour 2 mm de diamètre. Une métamorphose complète va alors se dérouler. Un adulte parfait émergera plusieurs jours plus tard.

A noter qu'au sein des Dacinae, pour certains *Dacus*, la pupaison se déroule dans le fruit, en particulier pour les espèces qui se développent dans les fruits d'Apocynaceae, alors que cette caractéristique est rare chez les *Bactrocera*. Seule *Bactrocera oleae* est capable de s'empuper dans les fruits (en l'occurrence les olives) comme dans le sol (Drew et Romig 2000). Ces auteurs remarquent aussi que, pour les Dacinae, l'étude des types d'émergence des larves matures des fruits n'a que peu retenu l'attention des chercheurs.

2.1.4.2. Activités des adultes

Fletcher (1987a) a défini cinq activités principales des Dacinae adultes : l'alimentation, la reproduction, la ponte, la dispersion (permettant à l'espèce d'être présente sur l'ensemble de son biotope) et le repos ou refuge (*resting*).

Selon Smith (1989), ces activités comportementales, toutes obligatoires et nécessaires pour la survie et la reproduction des espèces, sont accomplies grâce à un contrôle central, à travers un mécanisme circadien. La durée de chaque activité est fonction de nombreux facteurs dont l'âge, le sexe, la présence d'hôte(s), des accouplements et des conditions

climatiques. Ces activités journalières sont dépendantes de rythmes circadiens internes eux-mêmes sous le contrôle de rythmes externes tels que la température ou l'intensité lumineuse. La reproduction reste un comportement obligatoire chez l'ensemble des Tephritidae. Ces facteurs ont une grande influence sur la fluctuation des populations. Pour Bateman (1972), la dynamique des populations de Tephritidae est soumise à plusieurs facteurs comme l'humidité, la température, la lumière, l'alimentation larvaire et adulte, la pression des ennemis naturels et enfin les symbiotes.

a. Comportement alimentaire

Hendrichs et Prokopy (1994) considèrent deux types de stratégies vitales : autogènes et anautogènes. Pour les espèces autogènes, les acides aminés, stérols, vitamines et minéraux ne sont pas nécessaires au développement ovarien et à l'ovogenèse. Chez les espèces anautogènes, le développement ovarien cesse si le régime alimentaire ne comporte pas de protéines. Selon Zwoelfer (1982), trois types de stratégies sont utilisés chez les Tephritidae :

- Le premier type regroupe les espèces des genres *Anastrepha*, *Bactrocera* et *Ceratitis* polyphages et opportunistes, se développant dans les fruits pulpeux, ces mouches sont multivoltines avec un gros potentiel reproductif, et vivent principalement en régions tropicales ou sub-tropicales, où les hôtes larvaires successifs sont utilisés comme ressources ;
- Le deuxième rassemble des espèces frugivores du genre *Rhagoletis* mais qui sont très spécialisées (sténophages ou monophages) ; ces mouches sont univoltines ou bivoltines et vivent essentiellement en climat tempéré, ces espèces sont aussi anautogènes ;
- Les espèces de la Tribu des Tephritini constituent le troisième type utilisant d'autres parties des plantes comme les inflorescences ou les tiges pour y former des galles ; ces espèces sont souvent autogènes n'ayant besoin que d'eau et d'hydrates de carbone pour leur survie, et sont généralement utilisées en lutte biologique contre des mauvaises herbes.

Les besoins nutritionnels des adultes varient très largement selon la qualité de l'alimentation des larves (Tsitsipis 1989) et comportent au moins des hydrates de carbone et de l'eau, qui sont indispensables pour la survie des mouches adultes (Hendrichs et Prokopy 1994). Mais Sivinski et Calkins (1986) ajoutent que la plupart des Tephritidae tropicaux se nourrissent aussi de bactéries présentes sur la surface des feuilles.

Les adultes des espèces *Anastrepha* sp., *Bactrocera* sp., *Ceratitis* sp., ou *Rhagoletis* sp., ont l'absolue nécessité de s'alimenter en eau et en nutriments tels que les hydrates de carbone, des acides aminés, des vitamines du groupe B, de minéraux et des sels (Christenson et Foote 1960, Prokopy et Roitberg 1984, Fletcher 1987a, Tsitsipis 1989, Aluja 1994, Hendrichs et Prokopy 1994, Drew et Romig 2000). En milieu tempéré, les miellats obtenus des insectes piqueurs-suceurs de plantes constituent une grande source de nutriments. En milieu tropical ou subtropical, les pluies lessivant ces miellats impliquent une alimentation concentrée sur les fruits picorés par les oiseaux, piqués par les autres insectes et pourrissant. Bateman et Morton (1981) indiquent que chez *B. tryoni*, l'ammoniac serait le principal attractif, ce qui a également été montré chez *B. oleae* (Scarpati *et al.* 1996).

Chez *Ceratitis capitata* a été observé un comportement d'alimentation se déroulant de préférence tard dans l'après-midi (Hendrichs et Hendrichs 1990). Les principales sources alimentaires sont les jus suintant des goyaves mûres ou les blessures d'oranges.

Des études en laboratoire à 25°C (Leighton 1979, Kelly 1981, *in* Fletcher 1987a) ont montré que les femelles de *Bactrocera tryoni* ingéraient 0,7 mg de protéines à l'émergence puis 1,2 mg à 7-8 jours ce qui correspond aux derniers stades de vitellogenèse. Lors de ces mêmes études, l'ingestion de sucre a été de 2,7 mg le premier jour, puis a varié ultérieurement entre 1 et 2 mg. Les consommations de protéines et de sucres ont été plus faibles chez les mâles mais ont suivi les mêmes tendances.

Les entérobactéries et d'autres microorganismes jouent un rôle essentiel dans l'alimentation des Dacinae frugivores, notamment pour leurs besoins en protéines, acides aminés et vitamines dans des régions où les miellats sont rares ou absents (Sivinski et Calkins 1986, Fletcher 1987a, Drew et Lloyd 1989, Howard 1989). Chez *Rhagoletis pomonella*, Hendricks *et al.* (1993) ont étudié la régurgitation ou *bubbling* des mouches selon un niveau constant de privation de nourriture en préliminaire. Cette régurgitation existe aussi chez *Bactrocera tryoni* (Lloyd 1991 *in* Drew et Romig 2000), lui permettant notamment de déposer des entérobactéries au moment de la ponte, afin qu'elles soient disponibles pour la jeune larve lors de l'éclosion. Ces bactéries peuvent aussi être transférées de la femelle à l'œuf pendant l'oviposition ; certaines bactéries restent à l'extérieur de l'œuf et d'autres y entrent par le micropyle. Ces bactéries permettent aussi le pourrissement du fruit sur lequel la larve se nourrit. Les entérobactéries sont nombreuses pour certaines espèces de mouches jusqu'à 15 pour *Bactrocera tryoni* et 14 pour *B. jarvisi*. Les trois espèces les plus communes sont *Erwinia herbicola*, *Enterobacter cloacae* et *Klebsiella oxytoca*. Elles sont aussi les plus communément retrouvées dans les piqûres de fruits et les pourritures induites par

l'alimentation des larves. Le rôle de l'ammoniac et des bactéries (en particulier *Providencia rettgeri*) a également été mis en évidence dans des suspensions d'hydrolysats de protéines, vis-à-vis de *Bactrocera tryoni* (Drew et Fay 1988 *in* Drew et Romig 2000).

Au cours de l'évolution des Dacinae, les espèces de *Dacus* (espèces en majorité africaines) se seraient plus adaptées à une nourriture basée de substances présentes à la surface des fruits alors que les espèces du genre *Bactrocera* (espèces tropicales et subtropicales) se seraient plutôt adaptées à se nourrir de cellules bactériennes. D'origine méditerranéenne, *B. oleae* se positionne de manière intermédiaire, car elle utilise aussi bien les exsudats d'olives que les bactéries (Drew et Romig 2000).

b. Comportement sexuel

L'étude de ce comportement est importante comme le rappellent Hendricks *et al.* (2002), car le moyen de lutte par la Technique des Insectes Stériles (*SIT*) en requiert une parfaite connaissance, ceci dans le but d'évaluer les mâles stérilisés qui doivent remplir leur rôle de manière compétitive par rapport aux mâles sauvages.

Chez de nombreuses espèces de Mouches des fruits, aussi bien les mâles que les femelles ont une période de maturation pré-copulatoire d'une semaine ou plus, pendant laquelle il n'y a pas d'accouplement (Landolt 1984, Williamson 1989). Le comportement sexuel ne commence donc qu'à l'issue de cette période.

Sivinski et Calkins (1986) notent que la rencontre des deux sexes chez les Tephritidae n'est pas une « simple procédure », particulièrement pour les espèces polyphages tropicales et subtropicales. Ces auteurs ajoutent que ce comportement implique des signaux acoustiques, visuels et phéromonaux chez les espèces des genres *Anastrepha*, *Bactrocera* et *Ceratitis*.

Ce comportement est une des phases comportementales les plus étudiées chez les Tephritidae. Les différentes phases ont même été extrêmement détaillées car des auteurs comme Headrick et Goeden (1994) sont parvenus à définir 18 types de comportements durant les périodes de cour et d'accouplement, chez 48 espèces californiennes.

Les ailes sont très utilisées lors de ce comportement, notamment pour créer des signaux acoustiques réalisés par les frottements des ailes sur les pectens chez les mâles, mais également pour faciliter la diffusion des phéromones émises dans le même temps. Mais les ailes sont aussi utilisées pour la réalisation de postures et de mouvements, dont Headrick et Goeden (1994) donnent une description précise (**Figure 17**) : (1) la cambrure (*Arching*) lorsque les ailes sont positionnées au-dessous du niveau du dorsum ; (2) l'énantiomorphie

(*Enantion*) qui est un déplacement simultané des deux ailes à plat du long du corps vers l'avant ; (3) l'hamation (*Hamation* du grec « ensemble avec ») où les ailes sont déplacées simultanément en opposition l'une à l'autre ; (4) le « *lofting* » qui correspond au déplacement des ailes à 90° au-dessus du corps de l'insecte et (5) la supination (*Supination*), manœuvre commune à de nombreux Tephritidae, qui consiste en une rotation des ailes pour les positionner perpendiculairement à l'axe du corps mais aussi de manière perpendiculaire au substrat.

Un des comportements induits par les phéromones est le *lek*. Ce mot d'origine suédoise a été utilisé tout d'abord dans les études ornithologiques et désigne aujourd'hui par extension l'agrégation de mâles dont le seul but est de parader pour attirer les femelles, lesquelles sont venues pour s'accoupler (Emlen et Oring 1977). Ces auteurs ajoutent que les leks sont caractéristiques d'une saison des amours longue et équitable (grâce à une sex-ratio opérationnelle *operational sex ratio « OSR »*, définie comme le ratio moyen de femelles fécondables pour les mâles à n'importe quel moment) et par l'impossibilité qu'ont les mâles de contrôler et de monopoliser individuellement les ressources pour l'acquisition d'une femelle. Ces leks favoriseraient donc les échanges génétiques. Plusieurs auteurs définissent le territoire dans le lek comme un domaine qui peut être une branche, une feuille ou même un volume d'air, acquis et défendu par un mâle pour la parade nuptiale et l'accouplement (Prokopy et Hendrichs 1979, Arita et Kaneshiro 1985). En conditions semi-naturelles, le principal site de cour qui précède la copulation chez *Ceratitis capitata* est le dessous des feuilles (Prokopy et Hendricks 1979). Invariablement, la femelle vole à l'encontre du mâle. C'est à ce moment que le mâle émet ses phéromones sexuelles dans une position stationnaire associée à une vibration rapide des ailes qui compose une animation spécifique grâce aux dessins des ailes, produit un son, et propulse les phéromones. Le positionnement sous la feuille serait un avantage sélectif comme lieu principal d'émission de phéromones car il permet une protection contre les prédateurs, et limite l'exposition directe au soleil et les pertes en eau. Chez *C. capitata*, les périodes d'appel se déroulent principalement en fin de matinée et en début d'après-midi, pendant les heures les plus chaudes de la journée (Prokopy et Hendricks 1979), alors que *Bactrocera tryoni* réalise ce comportement habituellement en fin de journée (Tychsen 1972).

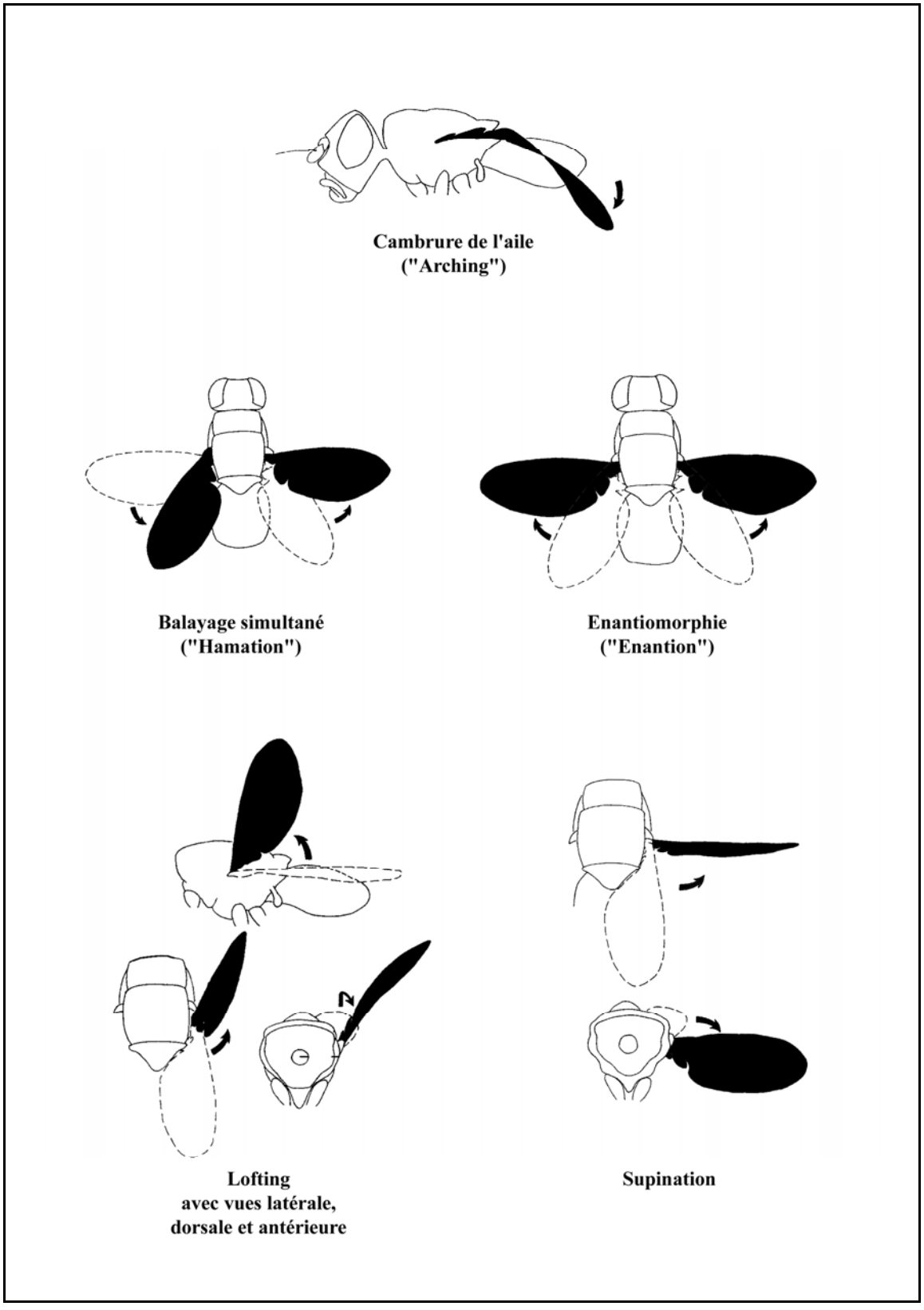


Figure 17 – Positions et mouvements des ailes opérés durant le comportement sexuel des Tephritidae (D'après Headrick et Goeden 1994).

Plusieurs auteurs (Martelli 1910 *in* Féron 1962, Back et Pemberton 1918) ont décrit les principales phases du comportement sexuel de *Ceratitis capitata*. Mais une description précise des phases suivantes a été effectuée chez des mouches d'élevage (Féron 1962) :

- « *Attente du mâle en état I* : Le mâle en état de rut (ou d'excitation sexuelle) est immobile, dressé sur ses pattes à tel point que le corps entier se trouve plus haut que les pattes. L'abdomen de l'insecte est fortement rétracté longitudinalement à la partie inférieure, et gonflé latéralement. L'extrémité de l'abdomen est relevée vers le haut, et une ampoule anale apparaît gonflée, brillante comme une gouttelette liquide. Dans cette attitude, le mâle ne se déplace pas, et ses ailes sont immobiles, maintenues perpendiculaires au corps.
- *Arrivée de la femelle, état II du mâle* : Une femelle vient se poser en vol à quelques centimètres du mâle. Celui-ci aussitôt pivote sur lui-même de façon à faire face à la femelle. En même temps, toujours dressé sur ses pattes, il abaisse l'ampoule anale qui vient plus bas que l'abdomen, et déclenche une vibration rapide des ailes maintenues latéralement.
- *Approche de la femelle* : La femelle fait alors face au mâle, et s'avance vers lui le plus souvent très lentement. Le mâle reste immobile, toujours en état II.
- *Etat III du mâle, assaut, accouplement* : Lorsque la femelle se trouve très près du mâle, les têtes des deux insectes se trouvent à 2 ou 3 mm l'une de l'autre, l'excitation du mâle augmente, caractérisée par d'amples mouvements des ailes (toujours en vibration) vers l'avant au rythme de deux par seconde environ, accompagnés de mouvements vifs de rotation de la tête. L'assaut du mâle sur la femelle suit alors aussitôt. Le mâle saute par-dessus la femelle qui, à ce moment, relève brièvement l'extrémité de l'abdomen, avec légère extrusion de l'armure génitale ; puis le mâle se retourne sur le dos de la femelle, dont il saisit les parties génitales avec son forceps ; le coït est alors réalisé aussitôt ».

Pour la Mouche du Queensland, *Bactrocera tryoni*, on a mis en évidence l'importance et l'influence de la lumière dans le comportement de reproduction de l'espèce (Myers 1952). Cet auteur a observé qu'avec la diminution de l'intensité lumineuse, l'activité des deux sexes augmentait de manière importante. Les mâles débutent cette activité par un appel qui se traduit par de rapides vibrations des ailes. Ces vibrations sont clairement audibles et durent en moyenne 0,5 à 2 secondes, rarement plus. Seuls de petits déplacements vers d'autres mouches dans la proximité immédiate ont été enregistrés chez ces mâles en appel. Cet auteur ajoute que

les sens visuels, gustatifs, tactiles et sonores étaient utilisés lors des comportements précités. Il suggère également que le sens olfactif serait important pour la copulation après la tombée de la nuit. Après une série d'expérimentation, Myers (1952) a aussi montré l'importance du crépuscule (baisse de l'intensité lumineuse avant le coucher du soleil) sur le comportement sexuel. Si la période crépusculaire était supprimée, aucun accouplement n'était observé. Des *leks* ont été observés en conditions semi-naturelles (en cage extérieure) chez cette espèce (Tychsen 1972) seulement pendant une demi-heure lors du crépuscule, lorsque les mâles se regroupent sur le feuillage. Ce même auteur décrit les séquences de ce comportement en cage de laboratoire comme suit :

- Dès que l'intensité lumineuse décroît, au début du crépuscule, les mâles comme les femelles montrent une amplification des activités de mouvement et de nettoyage des pattes ;
- Les mâles s'installent rapidement sur les bords des cages où ils débutent leurs stridulations.
- Durant cette phase, les mâles sont dans un état d'excitation élevée et répondent brusquement à quelque mouvement que ce soit autour d'eux ;
- Ils sautent sur une distance de un à deux centimètres sur n'importe quel individu mâle ou femelle entrant dans leur espace proche ;
- Le mâle se place sur le dos de l'individu qui s'est introduit dans son domaine, recourbe son abdomen vers le bas et tente d'insérer son édéage dans les génitalia de l'individu, quel que soit son sexe.

Les accouplements sont encore réguliers à des températures supérieures à 20°C. Il n'y en a plus du tout en dessous de 15°C (Ackhurst 1969 *in* Tyschen 1972). Les observations en conditions semi-naturelles (grandes cages extérieures) pendant la période d'activité sexuelle ont montré, une séquence d'évènements remarquablement similaires à ceux en cages de laboratoire (Tychsen 1977). Les premiers signes d'activité n'ont été visibles que lorsque l'intensité lumineuse est tombée à 80 lm/ft² (Tyschen 1972) soit 860 lux et inférieure à 1 000 lux (Fletcher 1987a), correspondant approximativement à une dizaine de minutes avant le coucher de soleil. Les comportements de *lek* se sont déroulés sur les branches extérieures de la frondaison entre un mètre de hauteur et la cime de l'arbre. A l'intérieur de l'essaim formé par ces mâles, chaque mâle se place sur la partie verticale d'une feuille ou vole rapidement entre les feuilles. Lorsqu'un mâle n'est pas importuné sur une feuille, il débute ses stridulations (jusqu'à 5 min) debout avec sa tête en position verticale. Ils se déplacent parfois

jusqu'à une autre feuille pour reproduire le même comportement. Lorsque les mâles sont plusieurs sur une seule feuille (au nombre de trois), ils se tiennent dans un rayon de deux à trois centimètres. Lorsqu'un intrus (à l'intérieur de ce rayon) se présente, il est immédiatement exclu par le mâle en appel, ou ce dernier le monte, qu'il soit mâle ou femelle. Les femelles apparaissent dès la formation du premier *lek* et volent à l'intérieur de ce dernier. Le mâle s'arrête de striduler et saute sur l'arrière de la femelle puis s'ensuit une brusque orientation sur le dos de la femelle et il entame une copulation stable. Puis les activités déclinent rapidement jusqu'à devenir nulles en deux ou trois minutes. La période d'activité sexuelle n'aura duré en moyenne que 20 minutes, alors qu'en conditions de laboratoire, l'accouplement dure 35 minutes en moyenne (Tyschen 1977). Une femelle de *B. tryoni* s'étant accouplée une fois, n'éprouve plus le besoin de copuler pendant sept semaines (Barton Browne 1957a).

Pour récapituler, le comportement sexuel du Tephritidae peut être schématisé comme suit, chaque étape étant plus ou moins complexe selon l'espèce :

- Un appel phéromonal dit à distance des femelles par les mâles (disposés en *lek* ou non), pendant une période précise de la journée, cet appel ayant généralement lieu sur les plantes-hôtes ou à proximité de ces dernières, sur des plantes non-hôtes ;
- Une période de cour plus ou moins longue ;
- Un assaut du mâle sur la femelle suivi de la copulation.

Drew et Romig (2000) soulignent que l'importance de la plante-hôte est telle que chez certaines espèces, si les mâles et les femelles ne se retrouvent pas sur leur plante-hôte, les partenaires ne sont pas capables de se reconnaître ! Drew et Romig (2000) indiquent que ceci semble être le résultat logique de l'évolution lorsque l'on observe la dispersion à longue distance en particulier chez les espèces de *Bactrocera*. En effet, la dissémination des individus nécessite des sites de rendez-vous « fixes », permettant d'assurer les rencontres pour la perpétuation des espèces. Cette localisation du comportement sexuel est parfois considérée comme une relique d'un comportement ayant existé lorsque la distribution des hôtes était plus restreinte (Prokopy *et al.* 1996). La plante-hôte peut donc être considérée comme un site de rendez-vous central pour les deux sexes, en particulier pour la cour et l'accouplement.

c. Comportement de ponte

Pour Drew et Romig (2000), ce comportement a été le moins étudié de toutes les stratégies comportementales chez les Dacinae. Ces mêmes auteurs résument le comportement de ponte de la femelle en des examens de la surface du fruit avec le proboscis et la pointe de l'aculeus sur l'ovipositeur. Fitt (1990) a suggéré que les espèces polyphages (ou généralistes) déposaient des pontes comptant de plus faibles nombres d'œufs que les espèces monophages ou oligophages (ou spécialistes), ce qui serait la résultante d'une exploitation de fruits sauvages plus diverse par les espèces polyphages. Cette conséquence indiquerait un état plus primitif des Dacinae qui n'ont pas recours aux phéromones de marquage comparativement aux Trypetinae.

Féron (1962) décrit le comportement de ponte de *Ceratitis capitata* en dix séquences : (1) le vol orienté vers le fruit, (2) l'exploration du fruit, (3) la délimitation d'un territoire, (4) le choix de l'emplacement de ponte, (5) la perforation et la conception de la loge de ponte, (6) le dépôt des œufs ; puis le comportement après la ponte est constitué (7) du retrait de l'ovipositeur et invagination, (8) du retournement de la mouche et de la prospection du trou avec le proboscis, (9) du nettoyage de la gaine puis de l'oviscapte et (10) de la danse sur le fruit, ovipositeur détendu. Cet auteur ajoute que ces séquences sont précédées de la motivation qui est la mise en éveil, par suite d'une évolution interne, du mécanisme nerveux du comportement de ponte, l'insecte étant prêt à recevoir les signaux appropriés.

Toujours chez *Ceratitis capitata*, Freeman et Carey (1990) ont montré que la femelle pondait significativement plus dans des hôtes artificiels de grande taille, de forme sphérique, de couleur verte ou bleue et qu'elle évitait les dômes dotés d'extraits de papaye. Il existe une hiérarchisation des préférences dans le choix des hôtes au moment de l'oviposition : la forme était préférée à la couleur adoptée, et la couleur du dôme était sélectionnée avant les extraits de fruits. Mais la taille du fruit artificiel a été la caractéristique la plus stimulante pour l'oviposition des femelles.

Sans que ce soit significatif, il a été montré qu'une femelle de *C. capitata*, isolée sur un fruit, pondait moins que celle sur un fruit déjà occupé par une autre femelle en train de pondre (Dukas *et al.* 2001).

De la même manière, les femelles de *Bactrocera tryoni* et de *B. jarvisi* pondent préférentiellement dans les fruits non infestés plutôt que dans les fruits infestés (Fitt 1984). Même les fruits récemment infestés par des jeunes larves venant d'éclore, ont significativement moins d'œufs que ceux non infestés. Cette distinction survient lorsque les

fruits sont disposés à 10 cm l'un de l'autre et même jusqu'à 1 m de distance. Des auteurs ont montré que chez *B. dorsalis*, dans les populations élevées en laboratoire sur des fruits hôtes pendant une génération, les femelles montrant un comportement de ponte sont capables d'éviter les fruits déjà infestés de larves de l'espèce ou même de *C. capitata* (Prokopy *et al.* 1989a). Dans le cadre d'une stratégie de survie, ce comportement permettrait d'éviter de trop fortes compétitions lorsque la ressource en fruits est limitée.

Chez *Bactrocera tryoni*, Eisemann et Rice (1985) ont montré que les femelles gravides, stimulées par la présence de fructose, pondaient significativement plus d'œufs sur les substrats de gélose. Le fructose est seulement effectif lorsqu'il est accessible aux sensilles gustatives tarsales et/ou labiales, ce qui a pour effet d'augmenter le dépôt d'œufs dans les trous d'oviposition sans augmenter le nombre total d'œufs pondus. Le sucre et le glucose ne sont pas des stimulants d'oviposition. Les auteurs suggèrent aussi que l'ovipositeur de *B. tryoni* ne possède pas de sensilles capables de percevoir le fructose ou que s'il en est capable, cela n'a aucun effet sur l'oviposition, dans les conditions du protocole utilisé. Cette espèce utiliserait donc le fructose comme localisateur de brèches dans la peau du fruit mûr et blessé, où l'insertion de l'ovipositeur est plus aisée.

Pour *B. tryoni*, une source de dioxyde de carbone s'est avérée attractive et favorisant un comportement de ponte (Stange 1999). Le dioxyde de carbone (CO_2) agirait comme un attractif proximal de ponte, expliqué par le fait que les femelles de *B. tryoni* préfèrent pondre dans des blessures de la peau du fruit plutôt que de creuser une logette où déposer les œufs. Stange (1999) ajoute que cela est commun chez les arthropodes terrestres possédant des neurones récepteurs percevant le CO_2.

Prokopy *et al.* (1989a) ont signalé qu'un apprentissage (*learning*) était possible chez *C. capitata*. Les mouches issues d'une population essentiellement monophage qui ont été mises en présence d'une espèce fruitière hôte pendant trois jours ont, une fois libérées sur des arbres de l'une ou l'autre ou d'un mélange de deux espèces fruitières, visité et pondu dans une plus grande proportion, le type de fruit avec lequel elles étaient familiarisées. Cette même potentialité d'apprentissage a été montrée chez *B. tryoni* (Prokopy et Fletcher 1987). Prokopy *et al.* (1990) ont souligné le même phénomène chez *B. dorsalis* avec les mêmes modalités expérimentales.

Si les mâles se battent pour défendre un territoire lors du comportement de cour, les femelles de *Bactrocera dorsalis* ont un comportement similaire dans la nature lors de leur comportement de ponte. Ce comportement est caractérisé par une brusque avancée vers l'intruse afin de la chasser du fruit sans toutefois de contact physique, bien que des coups de

tête ou des bousculades aient été observés dans 10 % des cas. Comme pour les mâles, la taille du corps est prédominante : les femelles plus grandes sont victorieuses dans 85 % des combats engagés (Shelly 1999).

Les femelles de *Bactrocera tryoni* sont capables de réabsorber les follicules ovariens et le contenu des œufs durant les mois d'hiver (Fletcher 1987b *in* Drew et Romig 2000). En fin d'hiver, ces mêmes femelles, après s'être alimentées de protéines puis s'être accouplées, sont capables de produire à nouveau des œufs fertiles. Pendant cette même période hivernale, le sperme disparaît aussi des spermathèques.

d. Comportements de prospection et de dispersion

Des auteurs se sont focalisés sur le « comportement de prospection des ressources » (*Resource foraging behavior*) que l'on peut interpréter comme l'ajustement des activités de prospection chez un individu en réponse aux caractéristiques et à la distribution des ressources potentielles (Prokopy et Roitberg 1989). Durant ce comportement de recherche, les Tephritidae répondent, principalement et simultanément, aux stimuli olfactifs et visuels. Deux auteurs ont défini deux déplacements basiques : l'un à courte distance (ou localisé) non dispersif, et l'autre s'opérant sur de longues distances, impliqué dans la dispersion (Bateman 1972, Fletcher 1973).

Un comportement intéressant a été signalé (Ripley *et al.* 1940 *in* Prokopy et Roitberg 1984) : de nombreux adultes de *Ceratitis capitata*, en manque d'eau lors de périodes chaudes, sèches et venteuses succédant à une nuit sans rosée, ont initié des envols à la cime des arbres à l'aide de vents chauds, pour errer sous le vent à la recherche d'eau et de nourriture.

Des auteurs, qui étudiaient le comportement de dispersion des adultes post-ténéraux (adultes récemment émergés) chez *Bactrocera tryoni*, ont observé que ces mouches pouvaient se déplacer sur plus de 94 km (Macfarlane *et al.* 1987). Les recaptures les plus conséquentes ont été réalisées à l'Est du point de lâcher et ce, dans un rayon de moins de 6 km. Ces recaptures ont toujours concerné plusieurs spécimens, ce qui implique que les mouches se déplacent ensembles sur de longues distances. Ces déplacements « longues distances », faisant partie du comportement de dispersion et entrepris par ces mouches post-ténérales, apparaissent comme ayant une base génétique (Drew et Romig 2000).

Les espèces de la Famille des Dacinae sont donc de grands voiliers sur de longues distances. Ce comportement est essentiel dans la compréhension des infestations dans les plantations et pour développer des stratégies de luttes adaptées (Drew et Romig 2000).

e. Repos et refuge

Les plantes apportent refuge et protection aux Tephritidae quel que soit leur stade, vis-à-vis des agressions biotiques ou abiotiques (Prokopy 1977). Les adultes, aussi bien post-ténéraux que matures, sont souvent observés se reposant dans le feuillage dense de plantes non hôtes aux environs des plantes-hôtes. La valeur adaptative de ce comportement est une meilleure protection contre les insolations, le vent, les pertes en eau et les ennemis naturels. Ce même auteur ajoute que lorsqu'un Tephritidae et ses symbiotes bactériens se sont adaptés à un hôte particulier, les mécanismes de défense de cet hôte le protègent de la compétition notamment des autres espèces moins adaptées. Ceci a été vérifié chez *Bactrocera oleae*, la Mouche de l'Olive : des olives infestées, une fois traitées avec l'antibiotique streptomycine, n'ont pas permis le développement des larves jusqu'au stade adulte (Fletcher 1987). Cette adaptation plante-hôte/symbiotes permettrait aussi d'expliquer l'évolution de la gamme de fruits-hôtes chez les espèces polyphages (Diaz-Fleischer *et al.* 1999). D'autres auteurs préfèrent parler de mutualisme entre insectes et bactéries (Krischik et Jones 1991 *in* Drew et Romig 2000), conséquence d'une longue évolution de l'association plante/bactérie/insecte. Toujours pour ces auteurs, la plante-hôte est le « centre d'activités » pour la population d'une espèce donnée. D'après d'autres auteurs, la plus grande proportion de mouches arrivant sur une plante-hôte est composée de mâles sexuellement matures et de femelles immatures (Drew et Lloyd 1987).

2.1.5. Biologie sensorielle

Pour se maintenir, la vie animale doit sans cesse s'adapter au milieu et à ses incessantes modifications. C'est grâce à ses organes sensoriels que l'insecte répond aux modifications du milieu pour assurer sa survie ou sa descendance (Raccaud-Schoeller 1980). Toutes les activités de l'insecte sont régies par l'état physiologique au travers des organes spécialisés. Ceux-ci leur permettent d'apprécier les conditions environnementales et leurs variations afin de réaliser les activités selon un rythme circadien.

Lors de la recherche de ressources, l'insecte utilise plusieurs types d'informations pendant l'orientation : les informations sensorielles perçues de l'environnement extérieur et celles internes, dont les propriorécepteurs, ou encore celles stockées dans son patrimoine génétique (Bell 1990).

Bell (1990) caractérise le comportement de recherche comme la résultante de trois types de facteurs :

- Les caractéristiques biologiques et les aptitudes de l'insecte dont la locomotion et la perception des informations sensorielles ;
- Les facteurs environnementaux déterminant la présence de ressources et les risques inhérents à leur recherche ;
- Les facteurs internes dont la privation ou la réceptivité sexuelle déterminant les besoins d'un individu à un moment donné.

En dépit de l'importance économique des Mouches des fruits et du rôle joué par leurs récepteurs sensoriels, leur physiologie sensorielle n'a fait l'objet que de peu de travaux détaillés (Rice 1989) alors que l'avenir des moyens de lutte est basé sur la connaissance exhaustive de l'écologie et du comportement de chaque espèce de ravageur.

Les mouvements ou taxies sont des réponses comportementales innées, déclenchées par un stimulus externe. Lorsque les mouvements ont lieu vers la source on parle de taxie positive (attraction), lorsqu'ils s'en éloignent, on parle de taxie négative (répulsion). Ces taxies sont la résultante comportementale d'une information perçue par des récepteurs, retranscrite au système nerveux ; elles permettent de « mesurer » le comportement résultant de la biologie sensorielle de l'insecte.

Sur le comportement de ponte, Robert (1986) dans sa revue des relations plantes-insectes phytophages chez les femelles pondeuses, a mis en évidence quatre fonctions sensorielles indispensables : la vue, le toucher, l'olfaction et la gustation (Robert 1986). Il ajoute que l'imbrication des différents stimuli physiques et chimiques est presque toujours systématique.

2.1.5.1. Anatomie et physiologie sensorielles

Chez le Tephritidae adulte, Rice (1989) considère cinq modes de perception correspondant aux cinq groupes de récepteurs suivants : les **mécanorécepteurs**, les **thermorécepteurs**, les **hygrorécepteurs**, les **photorécepteurs** et les **chimiorécepteurs** ; ces derniers regroupant les récepteurs olfactifs et gustatifs. La répartition de ces récepteurs chez l'adulte est représentée en **Figure 18**.

Chez la larve de troisième stade notamment, les hygrorécepteurs sont sans doute utilisés dans le choix d'un site de pupaison. En effet, chez *Bactrocera dorsalis* cette larve est

capable de sélectionner, en condition expérimentale, des zones avec un sol préalablement humidifié (30,92 %) de préférence à des zones sèches (6,71 %) pour réaliser sa pupaison (Mille 1995, Alyokhin *et al.* 2000). Cette même larve s'est montrée également capable de sélectionner de préférence, des zones ombrées (38,29 %) au lieu de zones en éclairage naturel (3,13 %), ce qui sous-entend aussi la présence de photorécepteurs efficaces. D'une manière générale, il semble que chez la larve de Tephritidae, les principaux sites sensoriels soient assignés à la gustation et à l'olfaction, à l'exception d'un seul site dévolu aux photorécepteurs (**Figure 19**).

a. Chimiorécepteurs

La classification des sensilles a été décrite par plusieurs auteurs (Giannakakis et Fletcher 1985, Rice 1989). L'antenne tri-segmentée comprend un scape (article basal), un pédicelle (second article) et un funicule (ou *flagellum*, dernier article) qui porte l'*arista* (**Figure 18**). Giannakakis et Fletcher (1985) ont décrit six types de sensilles identifiées sur l'antenne de *Bactrocera tryoni*. Les *sensilla chaetica* (seulement présentes sur le scape et le pédicelle), les sensilles trichoïdales de types I et II, les sensilles basiconiques, les sensilles clavates et les sensilles basiconiques, ces quatre derniers types de sensilles étant présents sur le troisième segment ou le funicule. Ces mêmes auteurs ont également réalisé le comptage de ces différentes sensilles.

Hull et Cribb (1997) ont étudié le principal organe récepteur qu'est l'antenne, tant chez la femelle que chez le mâle de *Bactrocera tryoni*. Ils ont listé six types de sensilles dont une du type multiporeuse à double paroi, quatre de sous-type multiporeuse à simple paroi, et une sensille sans pore dotée d'alvéoles rigides. Le nombre et le type de sensilles sur les funicules de la femelle et du mâle sont précisés dans le **Tableau I**.

Les nombres proches pour chaque type de sensilles chez la femelle et le mâle, amènent à penser que les capacités olfactives des deux sexes sont équivalentes. Pourtant dans une étude portant sur l'attractivité de volatils d'orange chez *Ceratitis capitata*, les antennes des femelles ont toujours montré de plus grandes réponses que celles des mâles, quels que soient les volatils (Hernandez *et al.* 1996).

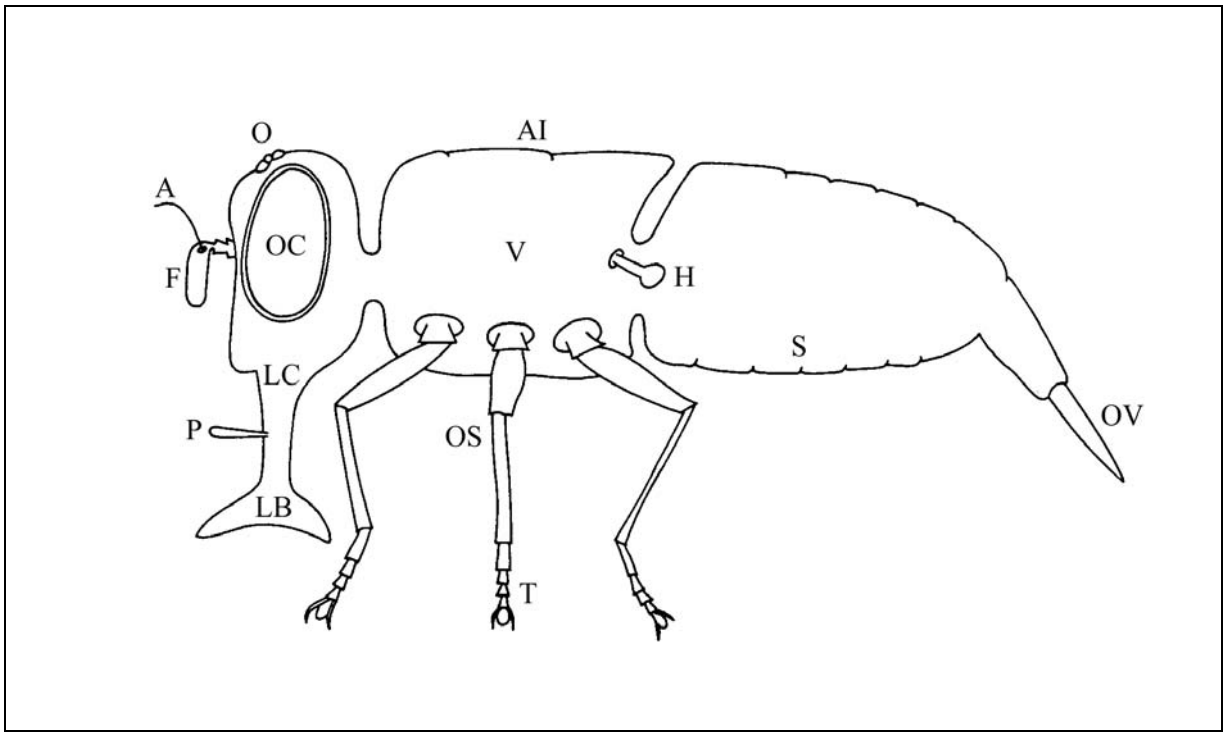


Figure 18 – Localisation des principaux sites sensoriels chez la femelle de Tephritidae. A : *arista* ; AI : ailes ; F : funicule ; H : haltères ; LB : labelles ; LC : labre, cibarium ; O : ocelles ; OC : œil composé ; OS : organes subgénuaux ; OV : ovipositeur ; P : palpe ; S : Propriorécepteurs internes (*stretch receptors*) ; T : tarses ; V : viscères (D'après Rice 1989).

Tableau I – Types de sensilles chez *Bactrocera tryoni* et *Ceratitis capitata* :

	Types de sensilles	**Femelle**	**Mâle**
Bactrocera tryoni (D'après Hull et Cribb 1997)	Sensilles trichoïdales de types I et II	1655	1321
	Sensilles basiconiques	201	207
	Sensilles clavates	273	265
	Sensilles styloconiques	327	330
	Sensilles non identifiées	38	31
Ceratitis capitata (D'après Mayo *et al.* 1987)	Sensilles trichoïdales	480	610
	Sensilles basiconiques	870	530
	Sensilles clavates	80	70
	Sensilles cœloconiques (cannelées)	380	280

Sur les sensilles de *Ceratitis capitata*, Mayo *et al.* (1987) ont comptabilisé le nombre moyen des sensilles sur la surface funiculaire (**Tableau I**). Ces auteurs ont également montré que la longueur moyenne des antennes était plus petite chez le mâle (565 µm) que chez la femelle (635 µm). Par ailleurs, ces auteurs n'ont pas observé de sensilles chimioréreptives sur l'*arista*. Pour cette même espèce, des chercheurs n'ont pas trouvé de différence significative entre le nombre de sensilles chez le mâle et celui de la femelle (Bigiani *et al.* 1989). Contrairement à des travaux sur des volatils d'orange (Hernandez *et al.* 1996), Bigiani *et al.* (1989) n'ont pas observé de différence dans les réponses en électroantennographie des mâles et des femelles aux différents alcools soumis.

b. Thermorécepteurs et hygrorécepteurs

Les sensilles basiconiques sont les organes récepteurs de la température et de l'hygrométrie. Trois à quatre neurones sont utilisés sur la sensille dont un à deux répondent à la température et les deux autres à l'humidité (Rice 1989).

c. Mécanorécepteurs

Chez l'insecte, les neurones responsables de la mécanoréception sont divisés en deux catégories : les multipolaires et les unipolaires. Les cellules multipolaires innervent les tissus mous ou connectifs et les muscles. Les cellules unipolaires, quant à elles, innervent les structures cuticulaires dont les sensilles trichoïdales, campaniformes et chordotonales. Ces sensilles sont respectivement considérées comme étant sensibles au toucher, aux stress cuticulaires et aux mouvements, dont les vibrations et les sons (Rice 1989). De nombreux organes sont dotés de sensilles mécanoréceptrices (**Tableau II**). Seuls les organes de la vue (Ocelles et yeux composés) et le funicule n'en sont pas dotés.

d. Photorécepteurs

Rice (1989) note que les photorécepteurs-types sont des neurones qui, grâce à une protéine photosensible, sont capables de percevoir les changements d'intensité lumineuse. Ces photorécepteurs ne sont pas seulement présents dans les yeux simples ou composés (ocelles et yeux composés), mais sont aussi présents dans d'autres parties différentes de l'insecte. Les larves qui n'ont pas d'organes connus de la vue sont capables de réactions importantes de photosensibilité. Seuls les ocelles et les yeux composés sont considérés comme étant les principaux sites photosensoriels (**Tableau II**).

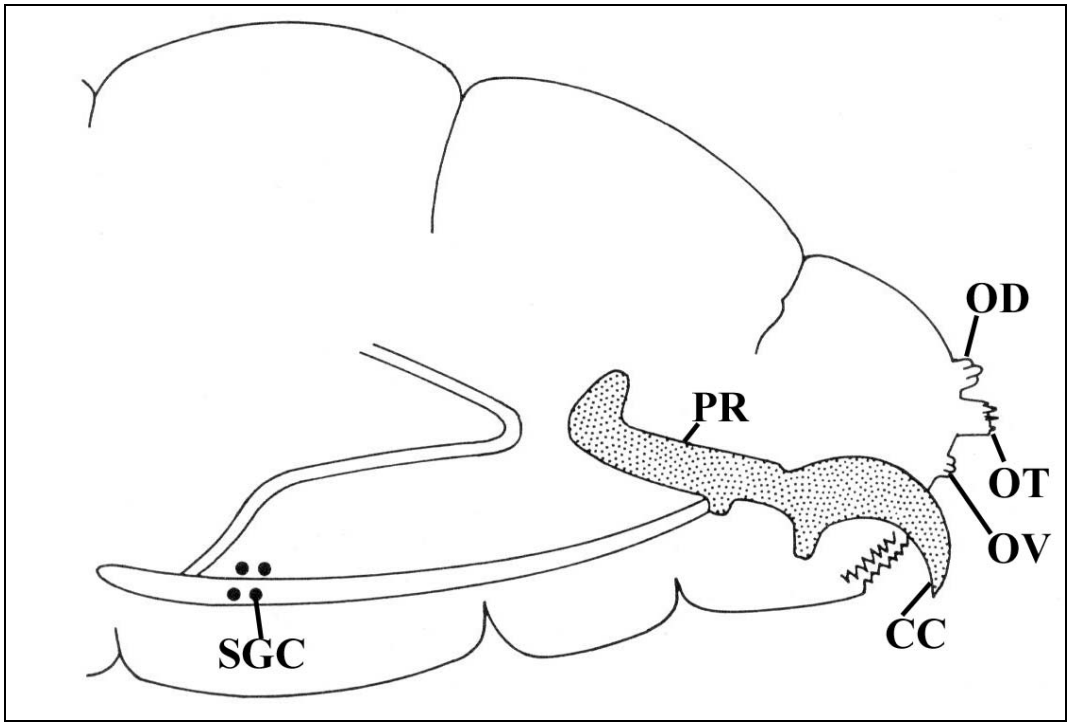


Figure 19 – Localisation des principaux sites sensoriels chez la larve de Tephritidae. OD : organe dorsal (olfactif) ; OT : organe terminal (gustatif) ; OV : organe ventral (gustatif) ; PR : localisation supposée des photorécepteurs ; CC : crochets céphaliques ; SGC : localisation de 4 sensilles gustatives cibariales postérieures (D'après Rice 1989).

Tableau II – Récapitulatif de la localisation des différents organes responsables des perceptions sensorielles chez le Tephritidae adulte (D'après Rice 1989) :

	Récepteurs				
Organes	Mécanorécepteurs	Thermorécepteurs et Hygrorécepteurs	Chimiorécepteurs	Photorécepteurs	Récepteurs olfactifs
Arista	■				
Funicule		■			■
Ocelles				■	
Œil composé				■	
Palpes	■				■
Labre/Cibarium	■		■		
Labelles	■		■		
Org. subgénuaux	■				
Tarses	■	■	■		
Ovipositeur	■	■	■		
Haltères	■				
Ailes	■		■		

2.1.5.2. Olfaction : phéromones, paraphéromones et kairomones

Les substances sémio-chimiques sont des composés volatils qui ont la particularité de modifier le comportement et/ou la physiologie des êtres vivants (Strebler 1989). Chez les Tephritidae ces substances sont à la base de la détection aux frontières, du monitoring et des stratégies de lutte au champ (Jang et Light 1996). Ces auteurs précisent aussi que le système phéromonal des Mouches des fruits ne répond pas indépendamment des autres odeurs comme les volatils végétaux ou alimentaires et qu'il serait indispensable d'obtenir plus d'informations sur l'intégration de l'élaboration des substances et des comportements induits par les multiples stimuli. Les organes olfactifs des Tephritidae sont placés majoritairement sur les antennes (**Figure 20**) et en particulier sur le funicule, troisième segment antennaire (Nakagawa *et al.* 1973) ainsi que dans les palpes du *labium*. Il semblerait que certains récepteurs olfactifs soient aussi placés sur les ailes (Rice 1989).

a. Phéromones

C'est Karlson et Butenandt (1959) qui pour la première fois introduisent le terme de « phéromone » du grec *pherein* (porter) et *horman* (exciter, stimuler). Ce terme a été créé pour désigner les substances qui sont sécrétées par un animal (l'émetteur) vers l'extérieur et qui entraîne une réaction spécifique chez un autre animal (le récepteur) généralement de la même espèce.

Chez les Tephritidae, les phéromones sont utilisées par les mâles pour attirer les femelles peu avant les phases d'accouplement. Plusieurs études ont permis de mettre en évidence cette attractivité dont l'un des meilleurs outils reste l'olfactomètre. Tout en développant un modèle d'olfactomètre, des auteurs ont montré la réponse aux phéromones sexuelles chez la Mouche de la Cerise, *Rhagoletis cerasi* (Katsoyannos *et al.* 1980).

Ceratitis capitata et *C. rosa* ont fortement répondu lors d'essais conduits en olfactomètre (du type Katsoyannos *et al.* 1980) avec respectivement 40,01 % et 20,91 % de mouches attirées sur l'ensemble des mouches soumises aux odeurs (Mille 1994). Ces essais étaient conduits lors des pics respectifs d'activité sexuelle des deux espèces. La production et l'émission de phéromones chez *C. capitata* et *C. rosa* sont caractérisées par l'extrusion d'une ampoule anale qui laisse percoler les phéromones, accompagnée du battement rapide des ailes déjà décrit plus haut (Féron 1962). Toujours chez *C. capitata*, en plus de leur rôle d'attractif sexuel envers les femelles, les phéromones auraient aussi un rôle de reconnaissance entre mâles particulièrement pendant le *lek* (Levinson *et al.* 1990).

Chez *Bactrocera cucurbitae*, le mécanisme d'émission des phéromones est différent. Pendant la phase d'appel pré-copulatoire, les phéromones liquides sont excrétées par l'anus. Ces phéromones liquides sont brossées avec le tarse des pattes postérieures puis sont déposées sur les microtriches des cellules cubitales alaires. Lors des battements d'ailes, le frottement rapide des microtriches sur les pectens (situés sur le troisième segment abdominal) permet de pulvériser les phéromones liquides dans l'air. La visualisation de l'émission des phéromones a été rendue possible grâce à l'étude de Kuba et Sokei (1988) (**Figure 21**).

b. Phéromones de marquage ou inhibiteurs de ponte

Prokopy (1972) a mis en évidence pour la première fois les phéromones de marquage chez *Rhagoletis pomonella*. Cet auteur a remarqué que suite au dépôt des œufs, aussi bien en laboratoire qu'au champ, les femelles raclaient la surface du fruit pendant environ 30 secondes avec leur ovipositeur extrudé.

Dans sa classification des relations sémio-chimiques, Strebler (1989) classe ces phéromones de marquage au sein des « phéromones de régulation » sous le terme d'« Inhibiteurs de ponte », qui « évitent les pontes multiples dans le même hôte ».

Ce comportement est défini comme un signal d'un émetteur vers un probable récepteur (Nufio et Papaj 2001), sont donc exclus de ces phéromones de marquage les possibilités d'évaluation de la présence de stades immatures conspécifiques (œufs et larves) par des stimuli visuels ou tactiles comme cela a été vérifié chez *Anastrepha suspensa* (Sivinski 1987) et chez *Bactrocera tryoni* (Fitt 1984). Ceci est également connu chez un Tephritidae auxiliaire inféodé aux boutons floraux du chardon doré et du bleuet des champs [respectivement *Centaurea solstitialis* et *C. cyanus* (Asteraceae)]. En effet, Pittara et Katsoyannos (1990) ont mis en évidence ces phéromones de marquage ou inhibiteurs de ponte chez *Chaetotorellia australis*, qui les dépose immédiatement après la ponte en raclant son ovipositeur à la surface du bouton floral.

Dans le genre *Bactrocera*, et juste après avoir pondu, les femelles de *B. oleae* aspirent du « jus » sortant des blessures de pontes sur les olives et étalent ce jus sur la surface signalant ainsi l'occupation du fruit (Cirio 1971 *in* Prokopy *et al.* 1989b). Par ailleurs, les femelles d'autres espèces de *Bactrocera* (*B. cucurbitae*, *B. oleae*, *B. jarvisi* et *B. tryoni*) sont capables de détecter les fruits occupés par la décomposition des tissus accompagnant l'alimentation des larves (Prokopy et Koyama 1982, Fitt 1984, Prokopy *et al.* 1989b).

Par ailleurs, chez *Ceratitis capitata*, Papaj *et al.* (1992) ont montré que (1) les piqûres préalablement réalisées sur les fruits stimulaient les pontes en présence ou en absence d'inhibiteurs de ponte ; (2) les extraits d'inhibiteurs de ponte interdisaient toutes les pontes avec ou sans piqûres préalables et (3) l'amplitude à laquelle les inhibiteurs de ponte prévenaient la ponte, était plus grande sur les fruits indemnes que sur les fruits piqués préalablement.

Prokopy *et al.* (1976) ont confirmé la présence de ces inhibiteurs de ponte également chez plusieurs autres espèces du genre *Rhagoletis, R. pomonella, R. fausta, R. cingulata, R. indifferens, R. mendax, R. cornivora* et *R. tabellaria*.

Chez *Rhagoletis pomonella,* (Prokopy *et al.* 1982, *in* Averill et Prokopy 1989) ont situé le site de production de l'un des principaux composés des phéromones de marquage dans la région moyenne de l'intestin appelée le mésentéron.

Ces phéromones de marquages pourraient avoir de grandes possibilités de développement en termes de lutte au champ, mais malheureusement il semble qu'elles soient inexistantes pour le genre *Bactrocera*. En effet, Shelly (1999) pense que le défaut de phéromones de marquage pour ce genre (à l'opposé des espèces des genres *Anastrepha, Ceratitis* et *Rhagoletis*) a été remplacé par l'agressivité (intra- ou interspécifique) entre femelles lors des ovipositions sur un même site de ponte, toujours dans le même but de minimiser les pontes multiples et favoriser les chances de la descendance.

Sur le plan évolutif, Fitt (1981) suggère que cette absence de phéromones de marquage serait un caractère primitif des Dacinae, comparativement aux représentants de la sous-famille des Tephritinae. Il étaye cette hypothèse par le fait que les ressources sont limitées dans le temps et dans l'espace notamment dans le cas des espèces de *Rhagoletis* inféodées à une seule espèce fruitière. A noter qu'une seule mouche de la Famille des Dacinae possède des phéromones de marquage, il s'agit de *Bactrocera oleae*, espèce oligophage seulement inféodée à l'olive.

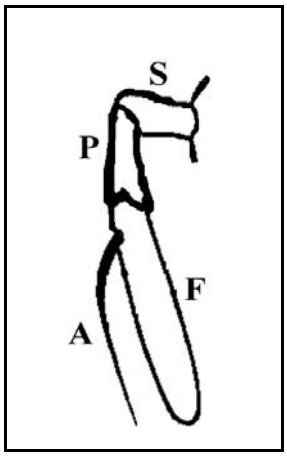


Figure 20 – Schéma de l'antenne du genre *Bactrocera*. A : *arista* ; F : funicule ; P : pédicelle ; S : scape (premier article antennaire) (D'après Drew *et al.* 1982).

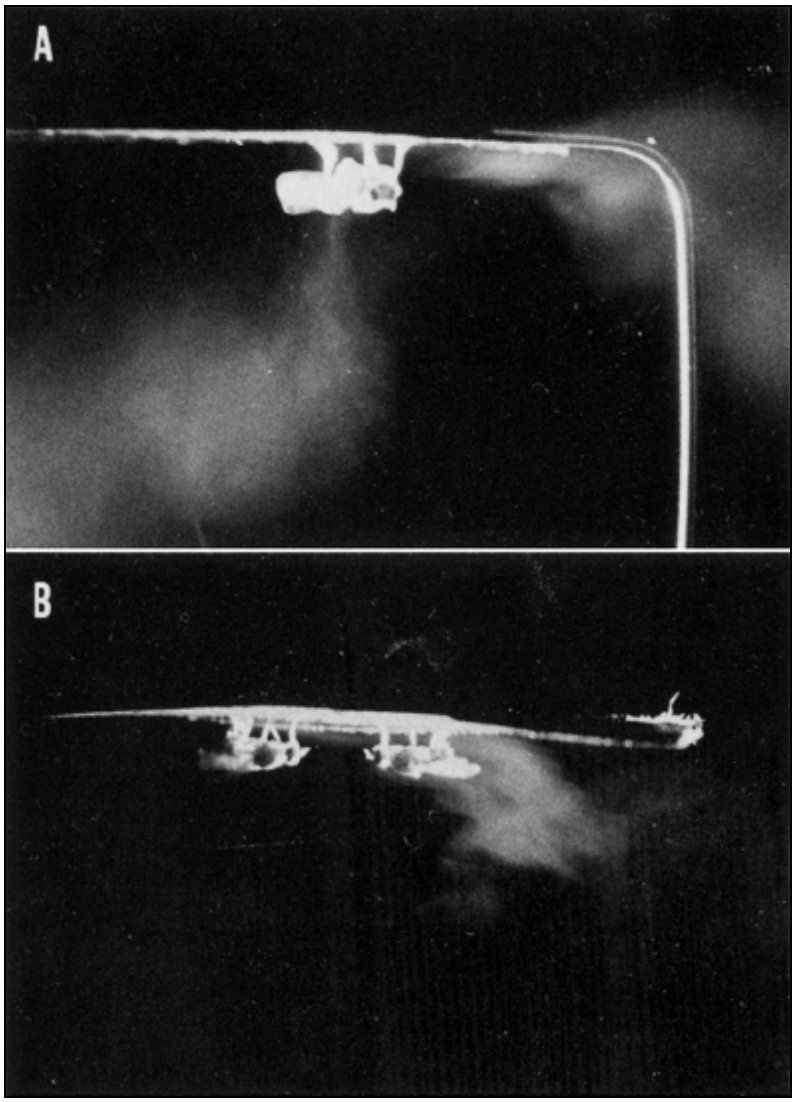


Figure 21 – Pulvérisation des phéromones chez *Bactrocera cucurbitae* : (A) au-dessus et vers l'avant ; (B) le mâle envoie ses phéromones vers la femelle à gauche (D'après Kuba et Sokei 1988)

c. Paraphéromones

Cunningham (1989) décrit les paraphéromones comme « l'un des plus grands mystères de la biologie des Tephritidae ». En effet, ces substances introuvables spontanément dans la nature, s'avèrent extrêmement attractives pour les mâles et dans certains cas des femelles, selon leur stade physiologique. Inhabituelles, ces substances ne sont donc pas utilisées dans les relations interspécifiques, mais elles entraînent des réactions similaires à celles occasionnées par les phéromones. Elles seraient des substances intermédiaires lors de la fabrication des phéromones et auraient donc de ce fait, une forte attractivité (Sivinsky et Calkins 1986).

Une majorité de mouches du genre *Bactrocera* répondent au cue-lure, et dans une moindre mesure, plusieurs espèces répondent au méthyle-eugénol en particulier *B. dorsalis* (absente de Nouvelle-Calédonie mais dont la surveillance aux frontières est indispensable) et *B. umbrosa*.

Raghu (2004) a réalisé une revue des deux principales hypothèses quant à la signification fonctionnelle des attractifs phytochimiques chez les Dacinae. La première développée par Robert Metcalf (Metcalf 1979, Metcalf *et al.* 1979, Metcalf *et al.* 1981, Metcalf *et al.* 1983), est « l'hypothèse de l'hôte ancestral » confortant la théorie que ces attractifs agissent comme des kairomones. La seconde est « l'hypothèse de la sélection sexuelle » (Shelly et Dewire 1994, Shelly *et al.* 1996) et propose que ces attractifs sont des précurseurs des phéromones utilisées lors du rapprochement des sexes. La première apporte une explication évolutionniste dite ultime à la réponse des Dacinae aux attractifs, alors que la seconde supporte une explication écologique et comportementale dite proximale à cette réponse des Dacinae aux attractifs.

d. Kairomones

Ces substances attirent un organisme généralement mobile, par exemple un phytophage vers un autre, souvent une plante, ou autrement dit, d'un consommateur vers l'hôte consommé (Strebler 1989). D'une manière générale, les kairomones sont donc les odeurs émanant d'une plante ou plus précisément et dans le cas présent, des fruits.

Fletcher et Prokopy (1991) ont mentionné une donnée non publiée (de Green et Prokopy) sur la possibilité qu'ont les femelles de Tephritidae de détecter une odeur de fruit à une distance d'au moins 20 mètres.

Les applications en ce domaine pourraient être la création d'un attractif permettant de piéger les femelles avant qu'elles ne provoquent les dégâts sur les fruits, ou encore dans le cadre du monitoring afin d'obtenir une meilleure estimation des populations présentes dans les vergers. Mais le piège idéal n'existe pas… (Diaz-Fleischer *et al.* 2009).

Prokopy et Vargas (1996) ont montré que le prétendu fruit originel de *Ceratitis capitata*, la baie du caféier (*Coffea* sp.), écrasé ou non, est toujours significativement plus attractif que n'importe quel autre fruit, également écrasé ou non. Le fruit originel aurait donc une attractivité plus importante et pourrait être utilisé dans l'attraction des femelles responsables des dégâts.

2.1.5.3. Vision : Connaissances chez l'Insecte

La vision chez l'insecte adulte est basée sur des organes placés généralement sur la tête dont les ommatidies organisées en une paire d'yeux composés, ou d'autres photorécepteurs comme les ocelles ou les stemmates, ces derniers étant plus souvent présents chez les larves. L'ommatidie est le photorécepteur basal et l'unité de formation de l'image dont la mise au point est fixe chez les insectes. Ce qui implique une plus grande acuité visuelle à petite distance et *a contrario* une perception des formes moins bonne à plus grande distance (Schoonhoven *et al.* 1998). Mais Rice (1989) note qu'il ne faut pas penser que ces organes soient les seuls photorécepteurs chez l'insecte, car les neurones capables d'apprécier les changements d'intensité lumineuse sont répartis sur de nombreuses parties du corps de l'insecte. Cet auteur ajoute que ce point ne doit pas être omis dans les études comportementales.

Pour Prokopy et Owen (1983), la vision est l'aptitude à percevoir des objets dans l'espace. Le stimulus physique définissant un objet, peut être considéré comme une distribution spatio-temporelle de flux de photons qui diffère en énergie totale et dans la composition de la fréquence. De plus, ce stimulus peut apporter le signal de luminosité des couleurs (intensité de la lumière réfléchie perçue), la teinte des couleurs (longueur d'onde dominante) et la saturation (pureté spectrale de la lumière réfléchie). Ces auteurs ont également mis en exergue les relations co-évolutives entre les plantes et les insectes. Ils ont aussi établi que chez les insectes herbivores diurnes, particulièrement chez les Tephritidae, la vision pouvait jouer un rôle prépondérant dans la localisation des plantes-hôtes et des ressources essentielles comme les sites de nourriture, d'accouplement et d'oviposition. Le

spectre et la quantité de lumière arrivant sur un insecte à un moment donné et ainsi disponible pour la vision et la distinction des plantes ou des structures de plantes, peuvent être extrêmement variables selon une multitude de facteurs environnementaux et la position exacte de l'insecte dans son habitat.

Les principales propriétés des plantes utilisables pour les insectes sont : la qualité spectrale, les dimensions et la forme (Prokopy et Owens 1983). La teinte dominante de réflectance-transmission due à la présence de chlorophylle, est de 500 à 580 nanomètres (nm). Les jeunes feuilles donneront une apparence plus jaune à une plante, par la présence d'azote dans la sève, que des feuilles plus âgées, qui en sont moins pourvues. La réflectance des feuilles est affectée par les caractéristiques de leur surface (pubescence, cire, etc.).

Pour les stimuli visuels, Fletcher et Prokopy (1991) ont souligné que les expérimentations avec des arbres fictifs montrent que les Tephritidae sont positivement attirés par les silhouettes des arbres. En outre, des essais avec des combinaisons d'arbres avec du feuillage artificiel ou réel et/ou avec des vrais fruits ou artificiels, ont toujours montré une plus grande attractivité des vrais arbres avec un vrai feuillage et de vrais fruits.

La réponse des Tephritidae aux stimuli visuels tels des objets de formes, de tailles et de couleurs différentes, nous apparaît comme équivalente à celle des Humains, mais il faut garder à l'esprit que la vision de ces insectes reste très différente de la nôtre.

L'œil composé des adultes est constitué de 2 600 à 3 600 ommatidies selon les espèces et *Ceratitis capitata* possède en moyenne 3 000 ommatidies dans chaque œil (Katsoyannos 1989). Le spectre visuel des Tephritidae est compris entre 360 et 650 nm, correspondant pratiquement de l'ultraviolet au rouge, mais les réponses les plus nettes ont été enregistrées entre 500 et 600 nm (Katsoyannos 1989), correspondant aux couleurs réflechissant moins de lumière dans cette gamme spectrale. Le même auteur ajoute cependant qu'il faut rester prudent sur l'interprétation de ces résultats, étant donné que l'on enregistre la réaction – qui peut être positive ou négative – et non l'attractivité du stimulus.

Des applications existent d'ores et déjà notamment pour les espèces oligophages telles que *Rhagoletis pomonella*, *Bactrocera oleae* entre autres. Des pièges LADD appelés aussi « pièges israéliens » sont constitués de deux demi-sphères rouges placées sur un panneau jaune fluorescent. Ils sont extrêmement efficaces pour le contrôle et le monitoring de *R. pomonella* (Owens et Prokopy 1984) ou de *Bactrocera dorsalis* (Cornelius *et al.* 1999). Mais l'entretien de ces pièges reste coûteux en main-d'œuvre, car ils se salissent rapidement avec la glue (TangleTrap©) utilisée pour capturer les mouches.

Katsoyannos (1987) a montré que, chez *Ceratitis capitata*, l'attractivité de sphères de 70 mm de diamètre, peintes en jaune était supérieure à celle d'autres sphères oranges, rouges, bleues, noires ou vertes, dans l'ordre décroissant. Ce même auteur a aussi montré que les pièges jaunes (Rebell® traps) en panneaux croisés étaient moins attractifs que les sphères jaunes. Dans le cadre des captures des femelles de Mouches des fruits, des applications très utiles ont déjà été mises au point pour certaines espèces comme *Rhagoletis pomonella* (Prokopy 1968) ou *R. cerasi* (Boller et Prokopy 1976).

Greany *et al.* (1977) ont mis en évidence une nette préférence et dans l'ordre décroissant pour les couleurs orange, jaune et jaune-vert chez la Mouche des fruits des Antilles (*Anastrepha suspensa*) sur des pièges adhésifs colorés. Les taux de capture les plus faibles ayant été obtenus par les couleurs vert foncé, bleu, rouge, noir et blanc. Ces auteurs ont également remarqué que les captures de mouches étaient en rapport direct avec la quantité de lumière réfléchie dans la gamme de 580-590 nm, mais que l'attraction semblait dépendre de la couleur plutôt que de l'intensité de l'émission. Les réponses à l'orange semblent indiquer un comportement de recherche du fruit plutôt que celui du feuillage, ce dernier ayant normalement un spectre de réflexion maximal dans le jaune-vert plutôt que dans l'orange. Ces mêmes auteurs signalent aussi que la goyave (*Psidium guajava*) l'un des fruits-hôtes de cet insecte réfléchit fortement dans la zone du spectre correspondant à l'orange.

Meats (1983) a montré que chez *Bactrocera tryoni*, la couleur, le contraste, la taille du grain et la silhouette constituent des stimuli importants dans les réponses aux leurres unis ou en damier, de couleurs et de tailles différentes. Dans ce même article, le jaune fluorescent s'est révélé la couleur la plus attractive.

Une publication sur *B. tryoni* et *B. cacuminata* (Drew *et al.* 2003) a présenté récemment l'attractivité de sphères de tailles et de couleurs différentes. Pour la première espèce, tant les mâles que les femelles ont été attirés par des sphères de 50 mm de diamètre reproduisant des fruits de couleur bleue ; alors que la seconde espèce a été attirée, toujours quel que soit le sexe, par des sphères de même taille mais de couleur orange ou jaune. Ces auteurs expliquent que les réponses de *B. tryoni* à ces imitations de fruits auraient une origine génétique expliquée par leur ressemblance avec les fruits-hôtes originaux des forêts humides comme *Gmelina* spp. (Labiatae) et *Elaeocarpus angustifolius* (Elaeocarpaceae) espèce autochtone appelée communément « Cerisier bleu » en Nouvelle-Calédonie. Des échantillons de ces fruits proches de la maturité, ont montré des spectres maximaux de 450 nm (Drew *et al.* 2003).

Récemment, chez *B. dorsalis*, Wu *et al.* (2007) ont mis en évidence que l'attractivité de papiers colorés était augmentée avec les stimuli UV (300 à 380 nm) et vert (500 à 570 nm), alors que le stimulus bleu (de 380 à 500 nm), la diminuait.

Le **Tableau III** récapitule les connaissances acquises sur la vision et les stimuli visuels chez les Tephritidae.

Tableau III – Récapitulatif des couleurs les plus attractives selon les espèces étudiées et leur spectre de réflectance ainsi que les formes et les tailles des supports utilisés (NS : non spécifié) :

Espèces de Tephritidae	Couleurs les plus attractives	Longueurs d'onde	Formes utilisées	Références
Anastrepha suspensa	Orange	590 nm	Rectangle (15 x 20 cm)	Greany *et al.* (1978)
Anastrepha fraterculus	Jaune-vert	560-570 nm	Sphères (3,2 et 5,5 cm)	Cytrynowicz *et al.* (1982)
Bactrocera cacuminata	Orange, jaune	NS	Sphères (1,5 cm)	Drew *et al.* (2003)
Bactrocera correcta	Jaune, transparent	NS	Cylindres	Ravikumar et Viraktamath (2007)
Bactrocera dorsalis	Blanc, jaune	NS	Sphères (4 cm)	Vargas *et al.* (1991)
	Jaune	NS	Sphères (de 5 à 11 cm)	Cornelius *et al.* (1999)
	Vert, orange, noir	NS	Cylindres	Ravikumar et Viraktamath (2007)
Bactrocera oleae	Jaune	520-580 nm	Rectangles (15 x 20 x 0,5 cm)	Prokopy *et al.* (1975)
	Jaune et orange (♂)	580 nm	Dômes de ponte	Katsoyannos *et al.* (1985)
	Rouge, noir, (♀) Jaune, orange (♂)	650 nm 590 nm	Sphères (7 cm)	Katsoyannos et Kouloussis (2001)
Bactrocera neohumeralis	Jaune (♂ et ♀)	540 nm	Rectangles (15 x 20 cm)	Hill et Hooper (1984)
Bactrocera tryoni	Jaune (♂ et ♀)	540 nm	Rectangles (15 x 20 cm)	Hill et Hooper (1984)
	Noir, rouge	NS	Sphères (10 cm)	Hill et Hooper (1984)
	Jaune	NS	Rectangle (100 x 100 cm)	Meats (1983)
	Blanc, bleu	450 nm	Sphères (5 cm)	Drew *et al.* (2003)
Bactrocera minax	Orange, mélanges de vert-jaune	600-650 nm, 530 nm resp.	Sphères/disques	Drew *et al.*(2006)
Bactrocera zonata	Rouge	NS	Cylindres	Ravikumar et Viraktamath (2007)
Ceratitis capitata	Noir, jaune	NS	Sphères (7,5 cm)	Nakagawa *et al.* (1978)
	Rouge, noir	550-560 nm	Sphères (3,2 et 5,5 cm)	Cytrynowicz *et al.* (1982)
	Jaune	570-580 nm	Sphères (7 cm)	Katsoyannos (1987)
Ceratitis rosa	Jaune, rouge, noir	NS	Dôme de ponte (7-9 cm)	Quilici *et al.* (1994), Goudin (1999)
Dacus ciliatus	Jaune (♀ sexuellement mûres), orange (♀ sexuellement mûres), jaune (♂ sexuellement mûrs)	NS	Sphères (12 cm)	Vayssières et Dal (2002)
Neoceratitis cyanescens	Orange	650 nm	Sphère (3,7 cm)	Brévault et Quilici (2007)
Rhagoletis cerasi	Rouge, noir, jaune et orange	NS	Sphères, rectangles	Prokopy (1969)
	Noir	NS	Dôme de ponte	Katsoyannos (1979, *in* Katsoyannos 1989)
Rhagoletis cingulata	Jaune	NS	Rectangles	Frick *et al.* (1954, *in* Liburd *et al.* 1998)
Rhagoletis completa	Vert Jaune	NS 550 nm	Sphère (7,5 cm) Rectangle (14 x 23 cm)	Riedl et Hislop (1985)
	Jaune, vert	NS	Dôme de ponte	Cirio (1972 , *in* Katsoyannos 1989)
Rhagoletis indifferens	Rouge	NS	Sphères, rectangles	Mayer *et al.* (2000)
Rhagoletis mendax	Jaune, vert, rouge, bleu	NS	Sphères (9 cm)	Liburd *et al.* (1998)
Rhagoletis pomonella	Jaune	500 nm ?	Sphères, rectangles	Prokopy et Owens (1978)
Rhagoletis tomatis	Jaune	NS	Pièges sphériques (10 cm)	Frias *et al.* (1993)

a. Stimuli supra normaux ou super normaux

Pour Prokopy et Owens (1983) les stimuli supra- ou super- normaux sont, essentiellement pour les insectes herbivores, des stimuli constitués par la réflectance du feuillage, les pigments verts et plus encore par les pigments jaunes. Ces derniers formeraient apparemment des stimuli de type « feuillage super-normal ». Ces stimuli sont d'ailleurs couramment utilisés dans les moyens de monitoring ou de moyens de lutte directs, en piégeage de masse par exemple.

b. Vision chez la larve

On suppose que les photorécepteurs sont disposés le long des crochets céphaliques, puisque la larve montre des réactions comportementales de photosensibilité importantes (Rice 1989). La larve de troisième stade de *Bactrocera dorsalis* est capable de sélectionner de préférence, en condition expérimentale, des zones ombrées (38,29 %) au lieu de zones en éclairage naturel (3,13 %), ce qui suppose la présence de photorécepteurs efficaces (Mille 1995, Alyokin *et al*. 2000). Ceci montre la présence de stemmates sur la larve, qui lui permettent de se déplacer positivement ou négativement vis-à-vis de l'intensité lumineuse.

2.1.5.4. Son : Stridulations et acoustique chez les Tephritidae

a. Définitions

Les sons dérivent de vibrations mettant en mouvement les particules présentes sur des substrats environnants, que ces derniers soient fluides (air ou eau) ou solides (supports végétaux, pierres, etc.).

Pumphrey (1940, *in* Claridge 2005) définissait le son comme « toute perturbation mécanique en provenance d'une source externe ou localisée, dont l'insecte est potentiellement réceptif ». Claridge (2005) semble retenir cette définition car elle n'omet pas la transmission de sons ou de vibrations au travers de substrats comme les feuilles, tiges ou branches ce qui est particulièrement essentiel et courant en bioacoustique.

Henry (2005) atteste que les insectes et autres arthropodes sont de fait et par nature des animaux « sonores et bruyants ». En effet, leur exosquelette « craque, crisse ou grince » à

chaque mouvement, les prédisposant de fait, à la communication acoustique. C'est notamment à travers les stridulations (produites par les frottements de plusieurs parties spécialisées entre elles) que les arthropodes ont développé, au cours de leur évolution, et indépendamment les uns des autres, une multitude de systèmes de production sonore.

Bailey (1991) souligne que le son peut être un moyen efficace, notamment pour rechercher un partenaire sexuel, car il est utilisable dans les végétations denses, grâce notamment à la précision de réception possible du système audible binaural.

b. Mécanismes de production sonores

Ewing (1989, in Claridge 2005) proposait cinq catégories de mécanismes de production de sons, dont la vibration, la percussion, la stridulation, les mécanismes de cliquetis et l'expulsion d'air. Dumortier (1994) en propose également cinq mais cet auteur spécifie que les insectes peuvent souvent en utiliser plusieurs à la fois : (1) la friction de régions spécialisées ; (2) la déformation de membranes ; (3) l'inspiration et l'expulsion d'air ; (4) la percussion et (5) la vibration alaire.

c. Connaissances de l'acoustique chez les Tephritidae

Kanmiya (2005) décrit deux catégories de signaux sonores chez les Diptères :

- **Type I :** Sons aériens produits par de rapides vibrations des ailes ou d'autres appendices ;

- **Type II :** Sons transmis par des vibrations forcées sur les substrats comme les feuilles et tiges des végétaux.

Ce même auteur divise le **Type I** en trois groupes :

- **Groupe A :** Sons causés par le battement libre et continu des ailes durant le vol (Chironomidae et Culicidae) ;

- **Groupe B :** Battements d'ailes intermittents et contrôlés quand l'insecte est au sol ou sur un autre substrat (Drosophilidae, Phoridae, Psychodidae, Sciaridae et Tephritidae) ;

- **Groupe C :** Battements rapides et libres de tout autre appendice autre que les ailes (Glossinidae et Syrphidae).

Les sons émis par les Tephritidae sont donc de type I et du groupe B (Kanmiya 2005). Dans cette famille, des organes spécialisés, placés sur les ailes et l'abdomen, permettent de produire les sons lors des vibrations alaires. Les pectens ou peignes sont localisés sur le troisième tergite et sont uniquement présents chez les mâles des espèces des sous-genres *Bactrocera* Macquart et *Dacus* Fabricius chez les Dacinae, à l'exception de quelques espèces (Drew 1989b). Le lobe anal des ailes des mâles est également doté de soies appelées aussi microtriches, sur lesquelles les peignes abdominaux viennent frotter, lors des stridulations.

Une étude de Kanmiya (1988) sur la Mouche des Cucurbitacées (*Bactrocera cucurbitae*) a montré que, chez les mâles naturellement dotés de pectens, les sons produits ont des vibrations plus complexes que ceux des mâles dont on avait retiré les pectens. Pour l'auteur, ces résultats suggèrent que la stridulation émise par les mâles « normaux » a produit des oscillations alaires compliquées, avec un faible nombre d'harmoniques, un signal de fréquence relativement stable (avec très peu de variation en fréquence) et une grande distorsion harmonique. Malgré les différences acoustiques, l'ablation des pectens n'a pas influencé positivement le taux d'accouplements.

Myers (1952) a mis en évidence les « stridulations » du mâle de *B. tryoni* qui sont produites par les frottements répétitifs des ailes contre ces pectens et ce, lors des phases finales d'approche avant la copulation. Durant l'appel, les ailes vibrent dans une direction dorso-ventrale. Si les contours des ailes se distinguent, les ailes apparaissent troubles à cause de la rapidité des vibrations. Les appels sont généralement de courte durée. Les mâles semblent capables de s'agglutiner autour d'un mâle en phase d'appel et isolé, ce qui suppose que, comme les femelles, les mâles sont aptes à « entendre » les stridulations. Lors des travaux de Monro (1953) les stridulations ont été enregistrées. Sur 14 appels d'un même mâle, les périodes d'appel ont varié de 82 à 354 ms (millisecondes) entrecoupées d'intervalles silencieux de durées variant de 218 à 476 ms. La stridulation elle-même ne dure que 3,5 ms.

Chez *Ceratitis capitata*, Mankin *et al.* (2004) ont mesuré des signaux ayant de fréquentes fluctuations d'amplitude et des pics de fréquences d'environ 350 Hz. Ces signaux sont typiques du comportement acoustique de cette espèce. Les femelles n'ont pas montré de phonotaxie positive à longue distance mais sont restées significativement plus longtemps à côté des haut-parleurs lorsque les sons étaient émis entre 103 et 107 dB, par comparaison avec des haut-parleurs silencieux. Ce travail a aussi montré que la portée des émissions ayant augmenté significativement le nombre de captures de femelles, était inférieure à 50 cm, ce qui ne semble pas permettre une utilisation à grande échelle de ce type de piégeage.

La réception des sons est principalement réalisée grâce aux organes de Johnston situés sur les *arista* ainsi que sur d'autres récepteurs situés dans la jonction du pédicelle et du funicule (Rice 1989). En effet, Sivinsky et Webb (1985b) ont montré que les femelles dont les *arista* avaient été sectionnées n'étaient plus capables de répondre aux appels enregistrés. Mais la suppression des *arista* n'a pas changé la réponse des femelles à l'appel pré-copulatoire, suggérant qu'elles ne sont pas les seuls organes récepteurs des sons et des vibrations. Les mécanorécepteurs sont nombreux et disséminés dans de nombreux organes externes du Tephritidae adulte. Rice (1989) en place sur les organes suivants qui en sont richement innervés : les ailes, les palpes, le labium, les tarses, les haltères ainsi que l'ovipositeur.

Chez la Mouche de la Papaye (*Toxytropana curvicauda*), Sivinsky et Webb (1985a) ont montré que les femelles vierges, et non les mâles, devenaient moins actives à l'émission des sons d'approche, ce qui suppose que l'effet de proximité de cet appel sonore est de diminuer les mouvements des femelles, de les adoucir et les calmer en quelque sorte. Les plus grands mâles s'accouplent plus souvent que les plus petits ce qui tendrait à penser que les sons d'approche des grands mâles seraient plus audibles ou plus « sexy » que ceux des plus petits. Ces mêmes auteurs ont montré pour la même espèce, l'existence d'un dimorphisme sexuel au niveau de la forme des ailes, plus ovales chez le mâle.

d. Rôle et fonctions des sons chez les Tephritidae

Chez *Anastrepha suspensa*, la Mouche caribéenne des fruits, Webb *et al.* (1984) ont noté deux types de signaux sonores produits par les mâles de l'espèce : les chants d'appel et les chants pré-copulatoires, ces deux types de sons devenant plus intenses avec l'augmentation de la taille des mâles. Sivinski (1988) qui a également étudié les sons émis par les mâles de cette même espèce, indique que leur fonction reste incertaine et que plusieurs hypothèses sont émises :

- La reconnaissance entre espèces ;
- La prévention d'hybridations ;
- La sélection sexuelle ;
- Et la spéciation sympatrique, des groupes de populations dans une même région formant des espèces différentes par des barrières reproductives pré-copulatoires.

Toujours chez *Anastrepha suspensa*, Landolt et Sivinski (1992) indiquent qu'il existe deux périodes distinctes d'appel en serres, l'une durant la première heure du jour et l'autre de

la moitié à la fin de l'après-midi. En conditions de laboratoire, les mâles appellent seulement pendant l'après-midi. Ces auteurs ont aussi montré que le manque de nourriture a une grande influence sur la capacité d'appel des mâles, les apports en protéines et en sucres étant indispensables à leur bon état physique (*fitness*). Par contre, Nation (1989) indique que cette espèce n'appelle qu'au crépuscule.

Sivinski et Burk (1989) ajoutent que, plus le son émis pour attirer la femelle est long, plus le temps de copulation sera long. Ces auteurs expliquent ce résultat par le fait que le mâle ayant une moins bonne attractivité, notamment avec son appel sonore, a plus de difficultés à obtenir la coopération de la femelle et a conséquemment plus de difficultés pour insérer ses genitalia.

Kanmiya (2005) stipule que les battements des ailes chez les Tephritidae peuvent avoir des fonctions variables comme les chants (ou sons) d'appel, chants de cour, chants d'approche, chants-signaux, chants pré-copulatoires et chants copulatoires. Ce même auteur ajoute que les catégories de chants doivent correspondre à une série de comportements spécifiques dont (1) les signaux territoriaux, (2) les signaux en réponse à des mâles ou femelles con-spécifiques, (3) les sons en orientation continue envers la (les) femelle(s) proche(s), (4) les sons diffusés pendant l'émission phéromonale, (5) les sons émis au moment de l'assaut sur la femelle et (6) les sons propagés pendant la copulation.

e. Applications possibles de l'acoustique chez les Tephritidae

L'acoustique peut avoir une application dans la détection des larves dans les fruits (Sharp *et al.* 1988), ceci dans un but de surveillance de quarantaine. Par ailleurs, Sivinski (1987) et Fitt (1984) ont respectivement montré que les femelles d'*A. suspensa* et de *Bactrocera tryoni* étaient capables d'« entendre » des larves dans un dôme de ponte ou des fruits au moment de l'oviposition et de préférer les dômes de ponte ou les fruits « silencieux » à ceux où des larves se nourrissaient. Cette capacité des femelles serait une caractéristique équivalente à celles des espèces spécialisées (monophages ou oligophages), qui utilisent les phéromones de marquage pour éviter les surpopulations de larves et ainsi optimiser les ressources.

Une autre application possible serait le développement de pièges acoustiques ou du moins l'amélioration des pièges existants. En effet, Sivinski (1988) signale des possibilités de développement d'attractifs grâce à ces signaux acoustiques. D'autres auteurs (Mankin *et al.* 2004, Mizrach *et al.* 2004) exposent des possibilités d'améliorer le piégeage des femelles en particulier chez *Ceratitis capitata*.

2.1.5.5. Autres sens utilisés

De nombreux mécanorécepteurs sont localisés dans les palpes, les balanciers (ou haltères), le labre, les ailes, les articulations des pattes, les tarses et l'ovipositeur (Rice 1989).

2.1.5.6. Intégration de plusieurs stimuli et utilisation de différents sens

Katsoyannos et Hendricks (1995) ont prouvé que chez *Ceratitis capitata*, la combinaison des stimuli visuels et des stimuli olfactifs peut considérablement augmenter l'attractivité des faux fruits de 70 mm de diamètre avec des appâts alimentaires et des feuilles.

Des travaux sur la signification sexuelle des dessins alaires des Tephritidae ont été réalisés par Sivinski et Pereira (2005). Ces travaux n'ont pas permis de mettre en évidence une quelconque « utilité » de ces dessins lors des comportements de cour ou des accouplements. Mais ces auteurs notent que leur protocole, utilisant des petites cages impliquant des volumes réduits et des concentrations atypiques de mouches ainsi que de l'encre marron (ne correspondant pas aux vrais dessins alaires), n'a pas forcément pu montrer ce qu'ils cherchaient et qu'un autre protocole pourrait montrer tout autre chose.

Pour conclure sur la biologie sensorielle, toutes les activités de l'insecte sont régies par l'état physiologique au travers des organes spécialisés. Ceux-ci leur permettent d'apprécier les conditions environnementales afin de réaliser les activités selon un rythme circadien.

2.2. Impacts et moyens de lutte mis en oeuvre contre les Mouches des fruits

2.2.1. Dégâts, importances écologique et économique, et menaces

Les **dégâts** sont provoqués par la ponte des femelles dans les fruits mûrs ou proches de la maturité. Lors de cette ponte, la femelle dépose aussi des bactéries qui accélèrent la dégradation du fruit et consécutivement sa chute au sol. Au niveau du fruit, les dégâts sont la destruction de la chair par la prise de nourriture des larves pour réaliser leur développement, mais aussi par les déjections qu'elles laissent à la suite de la digestion.

Sur un plan écologique, la plante ne souffre pas à cause de ces phytophages, seuls les fruits étant touchés, les Mouches des fruits facilitant même la dissémination et la dispersion des organes de reproduction des plantes que sont les fruits et les graines qu'ils portent.

De par leurs attaques, ces ravageurs dégradent et déprécient les fruits proches de la récolte, cultivés à des fins commerciales, les rendant impropres à la consommation. Il importe donc de protéger ces fruits ce qui entraîne la réalisation de traitements en parcelle souvent peu de temps avant la récolte. Les moyens de lutte sont donc limités à l'utilisation de substances actives acceptables dans le respect des DAR ou encore de traitements ne touchant pas directement les fruits, pour éviter ainsi les problèmes de résidus.

Ces insectes sont des espèces envahissantes et de fait des espèces de Quarantaine puisqu'ils peuvent être facilement transportés lors des échanges de produits frais de plus en plus fréquents entre les pays. Ils nécessitent donc des moyens de lutte au champ pour le marché local mais aussi des moyens de lutte après-récolte pour le marché d'exportation.

Les **coûts globaux** de la lutte contre les Mouches des fruits sont assez difficiles à estimer mais des chiffres existent selon les pays et il est possible d'en citer certains. En Californie (USA) par exemple, White et Elson-Harris (1992) citent une estimation du coût des pertes dues aux Mouches des fruits à 910 millions de Dollars US (soit 80,7 milliards de Francs XPF) et celui de la lutte à 290 millions de Dollars US par an (soit 25,7 milliards de Francs XPF). Les mêmes auteurs citent aussi l'Australie où, sur une production fruitière estimée à 850 millions de Dollars australiens (soit 70 milliards de Francs XPF), le coût des pertes, si aucun moyen de lutte n'était mis en oeuvre contre les Mouches des fruits, serait de 100 millions de Dollars australiens (soit 8,2 milliards de Francs XPF). Plus récemment, l'Australie a déboursé 34 millions de Dollars australiens (soit 2,8 milliards de Francs XPF) pour éradiquer la Mouche de la Papaye, *Bactrocera papayae*. Cette mouche avait été détectée le 17 octobre 1995 et l'éradication a été déclarée effective le 23 août 1998. Pour les producteurs, le coût supporté est estimé à 100 millions de Dollars australiens (8,2 milliards de Francs XPF) (Cantrell *et al.* 2002).

Outre les coûts économiques, les moyens de lutte utilisés nécessitent des moyens chimiques ayant forcément un impact sur l'environnement. Le statut actuel des Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie doit donc être conservé du mieux possible, vu les moyens de lutte à mettre en œuvre lors de l'invasion d'une nouvelle espèce ainsi que les coûts économiques engendrés.

Un réseau de surveillance installé entre 1991 et 1994 puis renforcé depuis, permet de détecter l'éventuelle introduction de nouvelles espèces avec des attractifs sexuels (n'attirant que les mâles) : les paraphéromones (Cunningham 1989) dont le **trimedlure** (pour les espèces de *Ceratitis*), le **méthyle-eugénol** et le **cue-lure** (pour les espèces de *Bactrocera*).

Malgré ce réseau de surveillance, les **menaces** sont importantes au regard des espèces présentes dans la région et au-delà, au premier rang desquelles s'inscrit ***Bactrocera dorsalis***, la Mouche Orientale des Fruits. Cette espèce est présente en Polynésie française, Collectivité d'Outre-Mer avec laquelle nous avons de nombreux et réguliers échanges. Originaire du Sud-Est asiatique, *B. dorsalis* est capable de se développer dans 117 plantes-hôtes dans ces pays mais dans plus de 173 espèces hôtes à Hawaii (Leblanc et Putoa 2000). Mais d'autres auteurs précisent que plus de 300 hôtes permettent à cette espèce de se développer et de maintenir des populations (Mau et Martin 1992).

En second lieu, l'introduction accidentelle de ***Bactrocera cucurbitae*** (la Mouche des Cucurbitacées) aurait pour conséquence directe l'interdiction pure et simple de toute exportation de n'importe quelle cucurbitacée dont la squash (*Cucurbita pepo*). La distribution géographique naturelle de cette mouche des fruits va du Pakistan au Sud de la Chine et jusqu'en Papouasie-Nouvelle-Guinée. Suite à des introductions accidentelles, elle est aujourd'hui présente à Guam, aux îles Salomon, aux îles Mariannes du Nord et dans l'archipel hawaiien. Egalement détectée à Nauru en 1982, elle en a été éradiquée en 1999 (SPC et Contributors 2002).

En troisième position, l'introduction de ***Ceratitis capitata*** (la Mouche Méditerranéenne des Fruits) aurait pour conséquence une catastrophe au vu du nombre important d'hôtes possibles pour cette espèce, soit plus de 260 hôtes connus à ce jour (Mau et Martin Kessing 1992), mais le chiffre de 300 semble communément admis (GISD 2006). Cette espèce possède également la faculté de se développer à de faibles températures. Par ailleurs, il semblerait que sa plante-hôte originelle soit le caféier (*Coffea* spp.) et son arrivée aurait pour conséquence d'augmenter le nombre de ravageurs de cette culture. Plus récemment, l'ouverture de nouvelles voies aériennes, notamment avec La Réunion, peut faciliter l'intoduction, non seulement de *C. capitata* qui y est présente, mais aussi d'une autre espèce, la Mouche du Natal, ***Ceratitis rosa***, qui est capable de s'attaquer à 31 espèces parmi 18 familles botaniques (Etienne 1982).

Un plan d'éradication serait à mettre en place immédiatement dans le cas où l'une de ces espèces serait détectée dans le réseau de piégeage. Les possibilités actuelles d'exportations par l'accès au marché (*Market Access*), grâce aux traitements à la chaleur

humide et pulsée (*HTFA*) disponibles à l'aéroport de La Tontouta-Nouméa, seraient tout simplement anéanties en particulier avec la Nouvelle-Zélande.

2.2.2. Moyens de lutte disponibles contre ces ravageurs

Quel que soit le moyen de lutte contre les Mouches des fruits, aucun ne donne entière satisfaction, sinon celui du Traitement de l'Insecte Stérile ou *SIT* pour *Sterile Insect Treatment* dont le but est d'éradiquer l'espèce-cible ou de maintenir une région indemne de Mouches des fruits (*Suppression*). Aujourd'hui, la conjonction de plusieurs moyens de lutte permet une efficacité acceptable sur les plans économique et environnemental. Mais la mise au point de moyens de lutte comportementale (*Behavioural Control*) par l'élaboration de pièges olfactifs, visuels et autres, reste une priorité dans de nombreux pays dans le monde. Ainsi, la stratégie « *push-pull* » ou « stratégie stimulo-dissuasive » peut s'avérer intéressante. Cette stratégie implique la manipulation comportementale des insectes ravageurs et des auxiliaires par l'intégration de stimuli rendant la ressource protégée (la culture) inintéressante ou inadaptée aux ravageurs (*push*) tout en les attirant sur une source attractive (*pull*) de laquelle les ravageurs sont exclus (Cook *et al.* 2007). Ces auteurs ajoutent que les composants de cette stratégie sont généralement non toxiques. Il paraît évident que la lutte intégrée doit utiliser au maximum cette stratégie.

Par ailleurs, la lutte en après-récolte reste également une priorité car l'augmentation des échanges de produits frais entre les pays accroît les risques de dissémination des espèces de Mouches des fruits hors de leur région d'origine.

a. Traitement par tache

Ce traitement est constitué de l'application d'un insecticide de contact (avec des substances actives du type fenthion, malathion ou deltaméthrine, bien que cette dernière S.A. soit considérée comme répulsive) associé à des hydrolysats de protéines (issus de résidus de brasseries) qui attirent et tuent les mouches femelles entrées en contact (Mc Phail 1939, Steiner 1952). Ce type de traitement est réalisé un arbre sur deux (ou une ligne sur deux du verger) car l'attractif alimentaire (hydrolysats de protéines) attire convenablement les mouches présentes en verger.

Ce traitement a apporté, lors de sa mise au point, une notable amélioration aux traitements en plein jusqu'alors réalisés. Ces derniers étaient plus coûteux, entraînaient des résidus dans les récoltes, étaient plus dangereux pour l'environnement et ne correspondaient pas aux préconisations de la lutte intégrée, aujourd'hui en vigueur, car les auxiliaires prédateurs ou parasitoïdes étaient exterminés lors de ces traitements, entraînant des déséquilibres de la faune qui se traduisaient par des pullulations de ravageurs habituellement contrôlés par les auxiliaires.

Les produits phytosanitaires utilisés pour les traitements par tache sont cités dans le **Tableau IV**.

b. Association de moyens de lutte : *Lure-and-kill*

Ce n'est que très récemment qu'un mode de lutte, associant la destruction des mâles et celle des femelles, a vu le jour avec la mise au point d'un gel pour les femelles et de plaquettes empoisonnés pour les mâles.

Pour attirer et tuer les femelles, le gel commercialisé sous le nom d'Amulet® Gel est formulé à un insecticide (fipronil) auquel est rajouté un attractif alimentaire (hydrolysats de protéines) ; ce gel présenté sous forme de poudre, est mélangé à de l'eau, puis un jet de 5 ml est appliqué sur chaque arbre à protéger, grâce à une seringue calibrée. Ce gel remplace les traitements par tache cités plus haut. Ce gel est même très attractif pour les femelles de *B. tryoni* en Australie puisqu'il permet d'y protéger les fruits à noyaux (Bull 2002).

Les plaquettes sont imprégnées d'attractif sexuel (cue-lure ou méthyle-eugénol) et d'un insecticide (fipronil). Elles attirent et tuent les mâles. Il n'est pas impossible qu'un effet létal sur les femelles existe aussi, les mâles attirés et contaminés montrant une mortalité comprise entre 1 et 5 heures, période pendant laquelle il est possible qu'ils contaminent également les femelles lors des périodes d'activités sexuelles. Ces plaquettes doivent être disposées dans le verger selon un quadrillage défini (tous les 25 m) ainsi que sur son pourtour, sur les brise-vent notamment. Le vieillissement de cette « formulation » dû aux intempéries a été mesuré dans les conditions hawaiiennes. Il apparaît que l'Amulet® CL conserve son efficacité plus longtemps que l'Amulet® ME, utilisé là-bas contre *B. cucurbitae* (Vargas *et al.* 2005).

Ces moyens modernes n'exemptent pas les arboriculteurs de la **lutte prophylactique** qui consiste à retirer du verger et à détruire tous les fruits tombés à terre qui pourraient contenir des larves et ainsi permettre aux populations de se maintenir.

Récemment, des chercheurs ont étudié la possibilité d'utiliser des poudres adhésives qui peuvent transporter des insecticides, des entomopathogènes ou des phéromones permettant de lutter directement contre les insectes cibles (Armsworth *et al.* 2006). En 24 heures et en conditions de laboratoire, les mâles ont été capables de transférer les particules poudreuses montrant ainsi une possibilité de lutte de type « attraction fatale » (*lure-and-kill)* contre la Mouche Méditerranéenne des Fruits et bien sûr d'autres insectes volants.

Cette technologie *lure-and-kill* a été récemment revue (El-Sayed *et al.* 2009). Elle permet de contrôler très efficacement des populations de petites tailles, de faible densité et isolées et peut donc être utilisée dans le cadre de la lutte phytosanitaire sur le long terme. Ces mêmes auteurs ajoutent que dans le cas de l'éradication d'une espèce invasive, cette technologie offre un grand avantage en efficacité par sa densité inverse dépendante malgré le fait que le public n'accepte pas l'intégration d'insecticides et de stérilisants dans les formulations. Aussi, la recherche de supports de ces attractifs fait partie des priorités puisque ceux-ci sont généralement très volatiles, tout en combinant la solubilité du sucre, un « phagostimulant » indispensable à la fabrication des appâts (Heath *et al.* 2009).

c. Lutte biologique

Cochereau (1966) citait les possibilités de lutte biologique contre les Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie. Des parasitoïdes à introduire étaient déjà évoqués. En juillet 1966, des lâchers de *Psyttalia concolor*, en provenance du Laboratoire de Lutte Biologique d'Antibes, ont eu lieu dans la presqu'île de Nouméa, mais cette espèce ne s'est pas établie. En 1970, le même auteur a signalé la présence de *Diachasmimorpha longicaudata* (élevé de *Bactrocera curvipennis* et de *B. psidii*) et de *D. tryoni* (Cochereau 1970). En 1950, des entomologistes hawaiiens sont venus prospecter en Nouvelle-Calédonie et ont envoyé à Hawaii cinq espèces, dont deux non décrites (Clancy *et al.* 1952).

On signale aussi l'introduction de *Tetrastichus giffardianus* en Nouvelle-Calédonie en provenance de Fidji en 1936 (Hoyt 1957), mais cette espèce ne semble pas s'être établie. Plus récemment, des auteurs ont actualisé la faune des parasitoïdes de Mouches des fruits de la

région (Carmichael *et al.* 2005). Une seule espèce endémique est à signaler de Nouvelle-Calédonie : *Psyttalia muesebecki* (Hymenoptera, Braconidae, Opiinae). Ce parasitoïde endémique élevé de *B. psidii*, pourrait être particulièrement bien adapté aux espèces de *Bactrocera*, endémiques ou non.

Le **Tableau V** récapitule l'ensemble des espèces connues de Nouvelle-Calédonie, introduites volontairement ou non. Sur neuf espèces, sept sont des Braconidae Opiinae, dont deux espèces étant endémiques ou autochtones.

La lutte biologique contre les Mouches des fruits bien que commencée au début du siècle dernier (Silvestri 1914), et menée dans de nombreux pays contre beaucoup d'espèces, n'a jamais trouvé d'issue totalement positive (Wharton 1989). Cet auteur ajoute que les programmes de lutte biologique contre les Mouches des fruits vont de l'approche classique de l'importation suivie du lâcher de parasitoïdes exotiques, à l'approche plus moderne de production massive de parasitoïdes suivie de lâchers inondatifs. Clausen déduisait que la plus grande cause d'insuccès de la lutte biologique était l'utilisation d'espèces de parasitoïdes non adaptées ou pré-adaptées aux mouches-hôtes contre lesquelles elles étaient relâchées (Clausen 1956).

Parmi les facteurs biotiques de mortalité, il est important de mentionner l'impact des fourmis (Hymenoptera, Formicidae) sur les populations de Mouches des fruits. En effet, plusieurs auteurs ont évalué la prédation des larves ou des adultes par les fourmis (Wong *et al.* 1984, Wong et Wong 1988, Eskafi et Kolbe 1990) notamment chez *Bactrocera dorsalis* et *Ceratitis capitata* dans l'archipel hawaiien.

Récemment, une revue des moyens de lutte biologique contre les Mouches des fruits a été réalisée, incluant bien sûr les parasitoïdes, mais aussi les champignons, les bactéries, les nématodes, les virus ou encore d'autres agents microbiens entomopathogènes (Stibick 2004). A noter qu'un virus, se montrant très pathogène, a été découvert sur *B. tryoni* et semblerait infecter les populations à raison de 40 à 50 % (Bashiruddin *et al.* 1988). Un récent travail a permis de prouver qu'en conditions de laboratoire, le nématode *Heterorhabditis bacteriophora* était capable d'infecter le troisième stade larvaire d'un Tephritidae tropical, *Anastrepha serpentina* (Toledo *et al.* 2006).

Récemment, des chercheurs ont remarqué que les fruits traités à l'huile minérale horticole montraient un effet répulsif aux mouches femelles de *B. tryoni*, ayant des velléités de ponte (Nguyen *et al.* 2007). Cet effet répulsif se traduit sur les fruits traités, par des atterrissages plus rares sur les fruits et des temps de prospection plus courts des sites de ponte.

Les traitements aux huiles minérales, déjà très utilisés en vergers dans le cadre de la lutte contre les cochenilles (Hemiptera, Coccoidea), pourraient être renforcés pour cette action intéressante contre les Mouches des fruits.

d. Lutte autocide ou *Sterile Isect Treatment (SIT)*

Ce moyen de lutte a été conçu dans les années trente par E. F. Kipling de l'U.S.D.A. comme un moyen de lutte potentiel contre la Lucilie bouchère, *Cochliomyia hominivorax*. Le concept de la lutte autocide est basé sur la capacité d'élever, de stériliser et de relâcher un nombre suffisamment important d'insectes compétitifs pour submerger la population sauvage dans une région géographique selon un ratio dépendant du potentiel reproductif des espèces cibles (Gilmore 1989). Ces mâles stérilisés sont donc lâchés afin que les femelles sauvages, suite à leur accouplement, ne produisent que des œufs non fécondés, arrêtant de fait la descendance. Si cette méthode semble très attractive sur le plan technique, la compétitivité des mâles stériles n'est pas la même que celle des mâles sauvages ce qui a été démontré par de nombreuses publications. Les procédés de stérilisation sont possibles mais restent lourds : bombardement des pupes au cobalt radioactif (nécessitant l'encadrement d'organisations telles que l'A.I.E.A.), suivi d'un lâcher de plusieurs millions de ces pupes au-dessus des zones à éradiquer, le tout étant une technique extrêmement onéreuse (plusieurs centaines de millions d'euros pour une seule espèce).

Tableau IV – Substances actives utilisées dans la lutte contre les Mouches des fruits :

Noms commerciaux	Substances actives	Attractifs	Formes et rôles
Lebaycid®	Fenthion*	Hydrolysats de protéines	Insecticide de contact avec attractif – lutte par appât
Hy-Mal Insecticide®	Malathion	Hydrolysats de protéines	Insecticide de contact avec attractif – lutte par appât
Amulet® (connu au début sous le nom de Bactrogel®)	Fipronil	Autolysats de protéines	Insecticide de contact avec attractif – lutte par appât
Maori Yeast Autolysat ou Q Fly Lure	-	Autolysats de protéines	Attire les femelles et tue lorsqu'il est associé au gel décrit ci-dessus ou utilisé en association avec un autre insecticide
Amulet® C-L (ex BactroMAT® C-L)	Fipronil	Cue-lure	Plaquette prête à l'emploi ; attire et tue les mâles du genre *Bactrocera* attirés par le cue-lure
Amulet® M-E (ex BactroMAT® M-E)	Fipronil	Méthyle-eugénol	Idem au précédent, attire et tue les mâles des espèces *Bactrocera cucurbitae* et *B. dorsalis*
DakPot®	Malathion	Cue-Lure	Piège prêt à l'emploi

(* : Cette S.A. n'est plus homologuée en Nouvelle-Calédonie)

Tableau V – Récapitulatif des espèces de parasitoïdes présentes en Nouvelle-Calédonie :

Familles	Espèces	Origine naturelle	Mode de parasitisme	Date et origine d'introduction et observations	Références
Braconidae	***Diachasmimorpha longicaudata***	Région Indo-australienne	Endoparasitoïde larvo-pupal	Autochtone	(Clausen *et al.* 1965, Cochereau 1970, Waterhouse 1993)
	Diachasmimorpha kraussii	Australie, Papouasie Nouvelle-Guinée et Îles Salomon	Parasitoïde larvaire	Autochtone ?	Amy Carmichael, com. pers. 16 mai 2007
	Fopius arisanus	Asie	Parasitoïde d'œufs ou de jeunes larves	1966, INRA Antibes (France) établie ?	(Waterhouse 1993)
	Opius froggatti	Australie et Nouvelle-Calédonie	Parasitoïde larvaire	Autochtone ?	(Wharton 2007)
	Psyttalia concolor	Afrique	Parasitoïde larvaire	1966, INRA Antibes (France) Non établie	(Cochereau 1970)
	Psyttalia fijiensis	Indo-Pacifique	Parasitoïde larvaire	Autochtone	(Clausen *et al.* 1965)
	Psyttalia muesebecki	Nouvelle-Calédonie	Parasitoïde larvaire (?)	Endémique, espèce élevée de *Bactrocera psidii*	(Carmichael *et al.* 2005, Wharton 2007)
Eulophidae	***Tetrastichus giffardianus***	Afrique du Sud	Endoparasitoïde larvo-pupal	1936, Fidji, ne semble pas établie	(Waterhouse 1993)
Pteromalidae	***Spalangia endius***	Cosmopolite	Parasitoïde pupal (?)	Autochtone ?	(Clausen *et al.* 1965)

e. Traitements en après-récolte

Jusqu'à très récemment, les insecticides de synthèse fumigants étaient les seuls moyens permettant d'exporter des fruits et légumes frais d'un pays présentant des Mouches des fruits vers un autre pays qui en était indemne. Le principal fumigant, le bromure de méthyle (MB) est considéré aujourd'hui comme l'un des principaux agents destructifs de l'ozone (Thomas 1996) et possédant des suspicions cancérigènes avec donc des effets préjudiciables sur la santé humaine et l'environnement. C'est pourquoi des traitements alternatifs thermiques n'utilisant que la chaleur ou le froid, ont été élaborés pour obtenir des fruits indemnes afin de conserver les prérogatives drastiques de quarantaine. Ces traitements thermiques portent donc les produits frais à des températures limites de survie des insectes (Follett et Neven 2006).

Les traitements à la chaleur sont une alternative incontestable et sûre aux autres traitements de quarantaine (Couey 1989). Paull et Armstrong (1994) soulignent que ces traitements ont des actions fongicide et insecticide efficaces, sont faciles d'application et ne laissent pas de résidus ; leurs défauts sont le potentiel destructif des produits à traiter, le fait que chaque produit doit être étudié pour valider un traitement, ainsi qu'un coût supérieur à celui de la fumigation. Les traitements à la chaleur peuvent être sous plusieurs formes : le bain d'eau chaude, le traitement à la vapeur et le traitement *HTFA*.

La température létale varie selon les espèces et est mise au point dans les différents pays. En Nouvelle-Calédonie, deux traitements sont disponibles, agréés et utilisés commercialement : 47°C pendant 20 minutes et 43°C pendant 3 heures 30. Ces deux traitements ont été mis au point par rapport « au stade le plus tolérant de l'espèce la plus tolérante », c'est-à-dire les œufs âgés (de plus de 32 heures) de *B. curvipennis* et le premier stade larvaire des trois espèces de Quarantaine (Sales *et al.* 1996).

Ces moyens alternatifs avaient déjà été abordés dès le début du siècle dernier avec le froid contre les stades immatures (du stade œuf au stade pupal) principalement contre *Ceratitis capitata* (Back et Pemberton 1916a, b, Nel 1936). Mais l'apparition des insecticides de synthèse ont mis à l'écart ces moyens jusqu'à très récemment.

Pour limiter les problèmes de qualité en après-récolte des fruits soumis aux traitements thermiques, des pré-traitements de conditionnement ou d'endurcissement (*conditioning*) sont utilisés pour améliorer la qualité et la longévité des fruits notamment pour et pendant leur commercialisation jusqu'à leur consommation. Ces traitements d'endurcissement sont, la

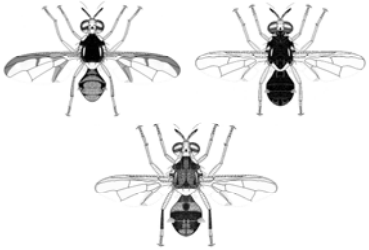
plupart du temps, des traitements courts en eau chaude à une température sensiblement inférieure à celle du traitement de désinfestation pour stimuler une thermotolérance grâce à l'expression des HSP (*Heat Shock Proteins*, protéines de choc thermique ou encore protéines de stress). Mais si les fruits s'endurcissent par des mécanismes de production de HSP, il est établi qu'il en va de même pour les insectes qui sont capables eux aussi d'en produire et ainsi de mieux supporter le traitement de désinsectisation. Ceci étant corroboré par des observations de températures de mangues au verger dépassant les 50°C (Kagy 2010). Ceci est vrai chez les Mouches des fruits (Stéphanou *et al.* 1983, Jang 1992, Beckett et Evans 1997, Thomas et Shellie 2000) mais aussi chez d'autres insectes comme les lépidoptères Tortricidae *Cydia pomonella* (Yin *et al.* 2006) ou *Epiphyas postvittana* (Beckett et Evans 1997), ou encore et de manière plus manifeste chez le diptère *Drosophila melanogaster*, la Mouche du Vinaigre, chez qui la présence de ces HSPs ont été mises en évidence pour la première fois (Ritossa 1962). Des études pourraient être intéressantes pour connaître le comportement des espèces de quarantaine vis-à-vis de ces prétraitements qui sont développés pour les mangues (Valérie Kagy com. pers.), afin de comprendre la cinétique d'apparition des HSP chez les insectes et ainsi contrecarrer l'endurcissement de ces derniers.

Par ailleurs, des travaux sur le froid sont aussi réalisés afin d'obtenir un traitement utilisable sur les fruits ne supportant pas la chaleur, comme en particulier le letchi (*Litchi chinensis*). Un traitement de 1°C pendant 12 jours a été mis au point mais son agrément par le MAF de Nouvelle-Zélande n'est toujours pas effectif (Connolly 2002, Mille *et al.* 2005b). De même que pour les traitements à la chaleur, les mécanismes physiologiques d'apparition de tolérance au froid chez les insectes se doivent d'être connus notamment par la mesure des protéines de choc (HSP) en particulier pour les stades immatures.

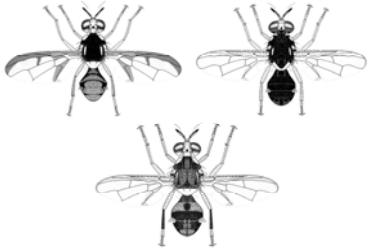
Il faut également signaler les travaux de désinfestation aux irradiations qui ont été mis au point à Hawaii et permettent de tuer les stades immatures dans les papayes exportées vers la métropole américaine, mais ce moyen n'est pas accepté par l'ensemble de la communauté internationale (Follett et Neven 2006). On pense que ce type de traitement va progressivement prendre place contre d'autres espèces de Mouches des fruits de par le monde (Hallman 2000).

Enfin, dans une étude récente, Neven *et al.* (2007) ont présenté la possibilité d'utiliser la « haute pression hydrostatique » pour traiter les fruits contre *Cydia pomonella* et *Rhagoletis indifferens*. Les différents stades de *R. indifferens* ont été traités de 1 450 à 6 525 KPa de

pression et les survies étaient déterminées le jour suivant. Les œufs et le troisième stade larvaire ont montré une plus grande tolérance à la haute pression hydrostatique que les premier et second stades. Les 100 % de mortalité étaient atteints avec des pressions supérieures à 3 625 KPa. Les fruits ainsi traités n'ont pas supporté ces traitements à la haute pression mais cette application pourrait être envisagée avec d'autres types de fruits.



CHAPITRE II - *FAUNISTIQUE DES TEPHRITIDAE ET PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE DES DACINAE ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE*



CHAPITRE II – *FAUNISTIQUE DES TEPHRITIDAE ET PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE DES DACINAE ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE*

Une mouche ne doit pas tenir dans la tête d'un naturaliste plus de place qu'elle n'en tient dans la nature.
George Louis BUFFON

Introduction

L'expérimentation biologique doit se baser premièrement sur la connaissance taxonomique ou systématique de l'espèce ou des espèces à étudier. Depuis longtemps fondée sur la morphologie, la classification des êtres vivants s'est considérablement renouvelée avec les récentes avancées de la biologie moléculaire. Cette technique apporte des capacités d'études supplémentaires plus fines, permettant notamment de comparer les espèces entre elles sur le plan moléculaire et donc d'évaluer leurs relations phylogénétiques. Mais comme le précise Boero (2010) : *La taxonomie moléculaire est un aspect essentiel de la taxonomie, mais elle ne résout pas tous les problèmes. Nous avons tout autant besoin des phénotypes que des génotypes. Le soi-disant dogme central de la biologie, prétendant un flux unidirectionnel d'informations provenant du génotype au phénotype, a proposé une supériorité logique dans les enquêtes sur les génotypes, mais l'épigénétique montre que le soi-disant dogme n'est pas une loi universelle.*

La faune entomologique est de très loin, la plus nombreuse et beaucoup de travaux sont réalisés pour tenter de classifier, ranger et quantifier cette biodiversité. Il apparaît donc indispensable ici d'actualiser cette faune et de positionner les trois espèces d'importance économique qui font l'objet de nos expérimentations. Après avoir mis à jour la faune des Tephritidae, il était important d'étudier les phénomènes de spéciation qui ont pu avoir lieu au sein de la Famille des Dacinae. En effet, dix des treize espèces représentées sont endémiques, montrant une importante radiation, à évaluer par les méthodes de la biologie moléculaire.

1. LES TEPHRITIDAE DE NOUVELLE-CALÉDONIE : Composition faunistique et gamme des plantes-hôtes

1.1. Contexte

La mise à jour de la faune est une priorité pour les groupes faunistiques tels que les Mouches des fruits, car elles sont considérées comme des insectes d'importance économique et doivent être exactement connues pour établir de façon fiable les listes officielles permettant les échanges de fruits et légumes frais entre les pays.

La gamme des plantes-hôtes de chaque espèce de Mouches des fruits permet de définir la dangerosité de l'espèce. C'est en effet le nombre de plantes-hôtes dans lesquelles une espèce de Tephritidae est capable de se développer qui permet de définir son statut d'espèce économique.

1.2. Matériels et méthodes

Etude faunistique

L'étude faunistique des Tephritidae néo-calédoniens a été majoritairement réalisée à partir de la littérature, mais aussi par l'étude de la collection de référence de l'IAC à Pocquereux. Les premiers auteurs ayant travaillé sur les Tephritidae en Nouvelle-Calédonie sont Risbec (1942) et Cohic (1956) qui ont inventorié les premières espèces d'importance économique, puis Cochereau (1970) et Drew (1989) qui a étudié l'ensemble de la faune des *Bactrocera* des régions australasienne et océanienne, puis plus récemment, l'étude réalisée par Amice et Sales (1997b) a permis la meilleure connaissance de cette faune en Nouvelle-Calédonie. Dernièrement, la description de nouvelles espèces et le signalement d'espèces connues ailleurs, toutes rares et sans caractère économique, a été réalisée par Drew et Hancock (1995) pour deux espèces, trois espèces par Norrbom et Hancock (2004) et puis tout récemment pour deux autres espèces par Han et Norrbom (2008) et Hancock (2008).

Gamme des plantes-hôtes

L'importance économique des espèces est liée à leur capacité à parasiter un nombre plus ou moins grand de plantes-hôtes *a fortiori* économiques. La connaissance des fruits-hôtes est réalisée grâce au protocole détaillé en **Figure 22**. L'étude de la gamme des plantes-hôtes a été réalisée grâce aux collectes des fruits et légumes sauvages ou cultivés.

1.3. Résultats

Les résultats sont présentés sous la forme de deux articles : un premier article publié en 2008 et intitulé « *Re-assessment of the fauna of fruit flies (Diptera, Tephritidae) and their host fruits in New Caledonia* » (**Article 1**) puis un second article intitulé « *Additions to a recent checklist of the fruit flies (Diptera: Tephritidae) of New Caledonia* » (**Article 2**) co-écrit avec David L. Hancock (Cairns, Australie) et publié en 2009.

Protocole de collecte des fruits et légumes sauvages ou cultivés dans le cadre de la connaissance de la gamme d'hôtes des mouches des fruits (Diptera, Tephritidae)

Une fois les fruits récoltés et acheminés au laboratoire, une **fiche de récolte** jointe doit être dûment remplie et remise au laboratoire. Ensuite, les fruits sont déposés sur un grillage posé sur un bac (type bac de semis) (**photo 1**), lui-même rempli de sciure pour simuler le sol à la fin du cycle du 3ème stade larvaire et faciliter la pupaison et la récolte des pupes.

Photo 1 : Bac, grillage et carton utilisés pour les émergences

Photo 2 : Détails du bac avec les fruits.

On recouvre le bac d'un carton (**photo 1 et 2**) afin d'éviter que les larves de 3ème stade ne sautent à l'extérieur. On attendra 7 jours pour réaliser un **premier tamisage** (**photo 4**) de la sciure. Puis un **second tamisage** sera effectué 5 jours plus tard.

Photo 3 : Détails du bac avec les fruits sur des boîtes grillagées, utilisées lorsqu'on a besoin de fermer le carton, pour éviter par exemple les Drosophiles.

Photo 4 : Tamisage de la sciure pour récupérer les pupes.

Les pupes récoltées sont disposées dans des boîtes de Petri (**photo 5**). Les adultes, une fois émergés sont identifiés et comptés.

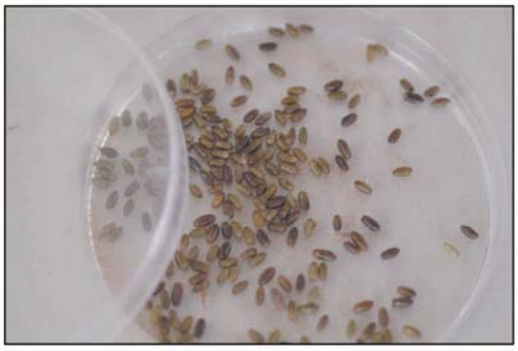


Photo 5 : Boîtes de Pétri avec les pupes récoltées avant leur mise en émergence, pour leur identification ultérieure.

Figure 22 – Protocole de collecte des fruits-hôtes en vue de l'identification des espèces de Mouches des fruits.

Article 1

Re-assessment of the fauna of fruit flies (Diptera, Tephritidae) and their host fruits in New Caledonia

Christian MILLE

Institut Agronomique néo-Calédonien, Station de Recherches Fruitières de Pocquereux
Laboratoire d'Entomologie Appliquée, BP 32, 98880 La Foa, Nouvelle-Caledonie
mille@iac.nc

ABSTRACT

World-wide, Tephritidae are known as high priority Quarantine Insects. They have been, and continue to be, the subject of research by many entomologists throughout the world. The list of Fruit Flies from New Caledonia has recently undergone a major review and an update of the fauna follows. In this article, 27 species are recorded from the island from which 13 are endemic, representing 50% of the total known fauna. Endemism is in particular high in the Tribe Dacini with nine species of *Bactrocera* and one *Dacus*. Fruit Flies are strongly linked to their hosts and this relationship is used as a mean of evaluating their economic significance. An updated list of known fruit hosts for each Tephritidae species is also provided.

RÉSUMÉ

Réévaluation de la faune des mouches des fruits (Diptera, Tephritidae) de Nouvelle-Calédonie et de leurs fruits-hôtes.
Les Tephritidae sont connus dans le monde entier comme étant des insectes de quarantaine de premier ordre. Ils ont été et sont toujours le sujet de nombreuses recherches par un grand nombre d'entomologistes de par le monde. La liste des mouches des fruits de Nouvelle-Calédonie a récemment fait l'objet de grandes modifications, aussi il est proposé ici une mise au point sur cette faune. Dans cet article, 27 espèces sont citées au sein desquelles 13 espèces sont endémiques, représentant 50% de la faune totale connue. La tribu des Dacini est bien représentée parmi la diversité endémique avec neuf espèces de *Bactrocera* et une de *Dacus*. Les mouches des fruits sont étroitement liées à leurs hôtes, cette relation est d'ailleurs un moyen d'évaluation de leur dangerosité économique. La liste mise à jour des plantes-hôtes connues pour chaque espèce de Tephritidae est également proposée ici.

MILLE C. 2008. — Re-assessment of the fauna of fruit flies (Diptera, Tephritidae) and their host fruits in New Caledonia, *in* GRANDCOLAS P. (ed.), Zoologia Neocaledonica 6. Biodiversity studies in New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 197: 251-259. Paris ISBN: 978-2-85653-605-6.

INTRODUCTION

The economic importance of Tephritidae is considerable, evidenced in the area of crop protection programmes concerning fresh fruit and vegetable trade between countries. Tephritidae can be diagnosed by the combination of the following two characters: on the wing the subcosta is bent in almost a right angle shortly before reaching the costa, and the 1-7 pairs of frontal setae on the head are converging. Further characters are typical, but may also be found in other families or do not apply to all species: head without typical vibrissae; eye in living specimens often brightly coloured; wing almost always with a pattern; anal cell present, closed apico-distally with a triangular extension; basal segment of ovipositor (oviscape) strongly sclerotized, forming a tube (Delvare & Aberlenc 1989; White & Elson-Harris 1992).

More than 4,300 species are known world-wide. Twenty-seven species are currently recognised in New Caledonia, belonging to the three known subfamilies of Tephritidae, subdivided into eight tribes and two subtribes (Norrbom *et al.* 1999a):

Subfamily PHYTALMIINAE
- Tribe ACANTHONEVRINI
  - *Austronevra irwini* Norrbom & Hancock, 2004
  - *Dirioxa pornia* (Walker, 1849)

Subfamily TRYPETINAE
- Tribe ADRAMINI (= Euphrantini)
  - *Euphranta hardyi* Norrbom & Hancock, 2004
  - *E. leichhardtiae* Permkam & Hancock, 1995
  - *E. lemniscata* (Enderlein, 1911)
  - *Piestometopon distinctum* (Perkam & Hancock, 1995)
- Tribe DACINI
  - Subtribe CERATITIDINA
    - *Ceratitella schlingeri* Norrbom & Hancock, 2004
  - Subtribe DACINA
    - *Bactrocera caledoniensis* Drew, 1989
    - *B. curvipennis* (Froggatt, 1909)
    - *B. ebenea* (Drew, 1971)
    - *B. fulvifacies* (Perkins, 1939)
    - *B. grandistylus* Drew & Hancock, 1995
    - *B. mucronis* (Drew, 1971)
    - *B. paraxanthodes* Drew & Hancock, 1995
    - *B. perpusilla* (Drew, 1971)
    - *B. psidii* (Froggatt, 1899)
    - *B. trilineola* (Drew, 1971)
    - *B. tryoni* (Froggatt, 1897)
    - *B. umbrosa* (Fabricius, 1805)
    - *Dacus aneuvittatus* Drew, 1971
- Tribe RIVELLIOMIMINI
  - *Ornithoschema mallochi* Hardy, 1992

Subfamily TEPHRITINAE
- Tribe TEPHRELLINI
  - *Sphaeniscus atilius* (Walker, 1849)

Tribe TEPHRITINI
Dioxyna conflicta (Curran, 1929)
D. sororcula (Wiedemann, 1830)
Spathulina acroleuca (Schiner, 1868)
Sphenella ruficeps (Macquart, 1851)
Tetreuaresta obscuriventris (Loew, 1873)

Norrbom & Hancock (2004) recorded two additional species belonging to the genera *Anastrephoides* Hendel, 1927 (Trypetini) and *Soita* Walker, 1865 (Adramini) from New Caledonia. They represent probably new species which will be described only when more material becomes available. The additional species supposedly belonging to the genus *Anatrephoides*, will probably be a *Philophylla* species (Trypetini) showing an "extraordinary strong converging wing pattern as *Asnastrepha* spp." (Ho-Yeon Han pers. comm. 2006). Further, another possibly undescribed species of *Oedaspis* Loew, 1862 (Dithrycini) is also known from the island but is left unnamed at the present moment because of the taxonomic problems in the genus.

REMARKS ABOUT SOME SPECIES

Bactrocera curvipennis (Froggatt, 1909)

This species was originally described from Fiji but Drew (1989) designed the lectotype invalid and that the species was not from the type locality (Norrbom *et al.* 1999b). Later, it was recorded from Vanuatu and New Caledonia by Drew (1989), Hardy & Foote (1996) and Norrbom *et al.* 1999b). The status of this species remains unclear because of an old collect of three specimens by Cheesman in the Island of Aneytum in the South of Vanuatu, in November 1930, one of the islands closest to New Caledonia. However during subsequent surveys in the seventies and eighties, this species had never been caught in trapping network or in fruit rearing (Allwood *et al.* 1997). For the moment, currently known distribution includes therefore only New Caledonia and the species is then considered endemic to New Caledonia (SPC & Contributors 2002).

Bactrocera facialis (Coquillett, 1909)

This species was erroneously recorded from New Caledonia (Norrbom *et al.* 1999b). So far *B. facialis* is only known from the Tongan Islands (Drew 1989) and is therefore deleted from the list of Tephritidae from New Caledonia.

Bactrocera psidii (Froggatt, 1899)

Originally described from New Caledonia this species was later also recorded from Tonga and Western Samoa (Norrbom *et al.* 1999). However, these records are erroneous and at the present moment *B. psidii* is endemic on New Caledonia.

Bactrocera trilineola (Drew, 1971)

Herewith we record this species for the first time from New Caledonia. Seven specimens (6 males and 1 female) are in the reference collection of the Laboratory of Applied Entomology (IAC-SRFP). Six specimens were collected

from Cue-lure traps in Maré Island (1993) and one specimen trapped in Lifou Island (2000) both islands from the Archipelago of Loyalty Islands. Those specimens were firstly identified as *B. frauenfeldi* (Schiner, 1868) by J. M. Lemontey (in 1993, unpublished), and later as *B. parafrauenfeldi* Drew, 1989 by David Paulaud (in 1999, unpublished). Specimens were then sent to Dr David Hancock who identified them as *B. trilineola* Drew. This identification was confirmed by a biomolecular study from Dr Karen Armstrong (Armstrong pers. comm. 2006). This is the first record of this species outside Vanuatu (Efate, Malekula, Espiritu Santo Islands) from where it was only known (Drew 1989; Norrbom *et al.* 1999).

Dacus aneuvittatus Drew, 1971

Originally described as *Dacus*, this species was transferred to *Bactrocera* by Drew (1989). This combination was adopted by Norrbom & Contributors (1999b). However, Drew & Hancock (1999) re-transferred it again to *Dacus* after a careful study of the holotype.

Table 1 summarises the updated species list in alphabetical order, showing the currently known attractants and the geographical location. We can note that 13 species are endemic, six are probably introduced regarding the known distribution. The present known location within the New Caledonian Archipelago is also specified between brackets.

NEW CALEDONIAN TEPHRITIDAE HOST FRUITS

Begun in 1994, this study is virtually completed, with only a few wild fruit species not yet sampled, due to the intermittent nature of the collections. This method enables an evaluation of the economic danger posed by different Tephritidae species, based on their potential to infest commercially grown fruits of various botanical families.

MATERIALS AND METHODS

When close to maturity, both determined and non-determined fruits were collected, remaining in the laboratory during the fructification period. The fruits were placed on latticework frames which were set into basins containing a layer of sawdust at the base, which allowed for the eventual recovery of pupae. When the adults emerged, they were identified and the results were noted. Non-determined fruit specimens were sent to the IRD botanist for plant host identification.

RESULTS

Table 2 summarises fruit hosts species that were attacked by fruit flies. A total of 1254 samples gave some adult fruit flies on a total of 1652 fruit samples. Sixty-nine plant species (28 families) were serving as hosts for Tephritids (Mademba-Sy 1999). Food spectrum is very large, starting with fruit fly species hosted by only one fruit species representing a strict monophagy (*Bactrocera fulvifacies*, *B. grandistylus* and *Dacus aneuvittatus*) to highly polyphagous species (*B. tryoni*, *B. curvipennis* and *B. psidii*). The economic significance is clearly shown by the number of host-species able to offer sufficient food for larval development. Each Fruit Fly species is also reviewed.

Bactrocera tryoni: the Queensland Fruit Fly, is a native of Australian East Coast. This species, accidentally introduced at the end of the 1960's in infested fruits (Cochereau 1966; Cochereau 1970), can be found in 53 different host fruits in New Caledonia (Mademba-Sy 1999). White & Elson-Harris (1992) noted 66 cultivated hosts and 60 wild hosts, however 242 host fruits are recorded in Australia (Hancock *et al.* 2000), making it an extremely polyphagous species. This species is the most frequently caught within the trapping network, the majority being in man-affected regions.

Bactrocera curvipennis: endemic to New Caledonia, this species was declared a Quarantine Species in 1994 by the New Zealand Ministry of Agriculture and Fisheries. It can infest a large range of fruits; currently a total of 34 host fruits, belonging to 16 botanical families (Mademba-Sy 1999). As this species is now virtually impossible to catch in

TABLE 1. Distribution, economic status and attractants of currently known species. Abbreviations: M-E, Methyl-eugenol; C-L, Cue-lure; *, pest species; **, beneficial species; ***, species of minor or null economic significance (Amice & Sales 1997; Drew 1989; Drew & Hancock 1995; Drew & Hancock 1999; Drew *et al.* 1997; Hancock pers. comm. 2006; Hancock & McGuire 2000; Hardy & Foote 1996; Norrbom *et al.* 1999b; Norrbom & Hancock 2004; White & Elson-Harris 1992).

Species	Attractants	Geographical location
Austronevra irwini ***	Unknown	Endemic to NC (Grande Terre).
Bactrocera caledoniensis ***	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera curvipennis *	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera ebenea ***	M-E	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera fulvifacies ***	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera grandistylus ***	Unknown	Endemic to NC (only in Maré Island).
Bactrocera mucronis ***	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera paraxanthodes ***	M-E	Endemic to NC (Grande Terre. and Maré Island).
Bactrocera perpusilla ***	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera psidii *	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Bactrocera trilineola *	C-L	Vanuatu, NC (Lifou and Maré Islands).
Bactrocera tryoni *	C-L	Australia, Pitcairn, French Polynesia, NC (Grande Terre, several interceptions in Maré Island, but does not seem to be established).
Bactrocera umbrosa *	M-E	East Asia, Micronesia, Vanuatu, NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Ceratitella schlingeri ***	Unknown	Endemic to NC (Grande Terre).
Dacus aneuvittatus ***	C-L	Endemic to NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Dioxyna conflicta ***	Unknown	Bismarck Archipelago, Indonesia, Niue, Papua New Guinea, Tonga, Vanuatu, Western Samoa, NC (Grande Terre).
Dioxyna sororcula ***	Unknown	A very large distribution including the Palaearctic region with Canary Islands, and also Australia, Bonin Islands, Cook Islands, Easter Island, Fiji Islands, French Polynesia, Hawaii Islands, Marianna Islands, Marshall Islands, Niue, Indonesia, PanTropical, Papua New Guinea, Western Samoa, NC (Grande Terre).
Dirioxa pornia ***	Unknown	Australia, NC (Grande Terre, Lifou and Maré Islands).
Euphranta hardyi ***	Unknown	Endemic to NC (Grande Terre).
Euphranta leichhardtiae ***	Unknown	Australia, NC (Grande Terre).
Euphranta lemniscata ***	Unknown	Australia, Burma, Fiji Islands, India, Marianna Islands, Papua New Guinea, Taiwan, Tonga, NC (Grande Terre).
Ornithoschema mallochi ***	Unknown	Australia (SE Queensland), NC (Grande Terre).
Piestometopon distinctum ***	Unknown	Guam, NC (Grande Terre).
Spathulina acroleuca ***	Unknown	Egypt, Afrotropical, Oriental, and Australasian Regions, NC (Grande Terre).
Sphaeniscus atilius ***	Unknown	China, Indonesia, Australasian, Oceanian and Oriental regions, NC (Grande Terre).
Sphenella ruficeps **	Unknown	Australia, NC (Grande Terre); observed in Australia attacking European Senecio sp. flower heads.
Tetreuaresta obscuriventris **	Unknown	Originally a neotropical species, subsequently introduced into numerous countries for Biological Control of Elephantopus mollis Kunth (Asteraceae), NC (Grande Terre)

the trapping network, the ecological emphasis has moved to *B. tryoni*. To explain this condition, the first point is the ecological displacement of *B. curvipennis* by *B. tryoni* since its introduction, the second point could also be a weaker response to cue-lure than during the sixties (Cochereau 1970), observed several times by two technicians of the laboratory with males present in the vinicity of the traps, failing to enter in the traps.

TABLE 2. List of Fruit Fly plant hosts, from fruits collected. Abbreviations: B. t., *Bactrocera tryoni*; B. p., *B. psidii*; B. c., *B. curvipennis*; B. u, *B. umbrosa*; B. cal., *B. caledoniensis*; B. m., *B. mucronis*; B. fu., *B. fulvifacies*; B. par., *B. paraxanthodes*; Di. p., *Dirioxa pornia*; D. an., *Dacus aneuvittatus*; B. gr., *B. grandistylus*.

Families	Botanical Names	B. t.	B. p.	B. c.	B. u.	B. cal.	B. m.	B. fu.	B. pa.	Di. p.	D. an.	B. gr.
Anacardiaceae	*Anacardium occidentale*	■	■	■						■		
	Mangifera indica	■	■	■								
	Spondias cytherea	■										
Annonaceae	*Annona muricata*		■									
	Annona reticulate	■	■	■			■					
	Annona squamosa	■	■									
Apocynaceae	*Cerbera manghas*		■				■					
	Ochrosia elliptica			■								
	Thevetia peruviana	■	■	■			■					
	Tylophora biglandulosa										■	
Araliaceae	*Schefflera gabriellae*								■	■		
	Schefflera sp.								■	■		
	Strobilopanax sp.								■			
Combretaceae	*Terminalia catappa*	■	■	■			■			■		
Convolvulaceae	*Merremia tuberose*			■		■						
Ebenaceae	*Diospyros bicolour*	■	■									
	Diospyros fasciculosa											■
	Diospyros kaki	■	■									
	Diospyros macrocarpa		■	■								
	Diospyros sp.	■	■	■								
Euphorbiaceae	*Fontainea pancheri*						■					
Hernandiaceae	*Hernandia cordigera*	■										
Lauraceae	*Persea Americana*	■								■		
Loganiaceae	*Neuburgia neocaledonica*			■								
	Fagraea berteroana					■						
Malpighiaceae	*Malpighia glabra*	■	■	■								
Moraceae	*Artocarpus altilis*	■			■					■		
	Artocarpus heterophyllus	■			■							
	Ficus pancheriana	■										
	Ficus sp.	■	■									
	Morus alba	■	■	■								
Musaceae	*Musa popoulou*	■										
Myrtaceae	*Eugenia uniflora*	■	■	■								
	Psidium cattleyanum	■	■	■								
	Psidium cattleyanum var. *lucidum*	■	■	■								
	Psidium acutangulum	■	■	■						■		
	Psidium guajava	■	■	■			■			■		
	Syzygium jambos	■	■	■						■		
	Syzygium malaccense	■	■									

Families	Botanical Names	B. t.	B. p.	B. c.	B. u.	B. cal.	B. m.	B. fu.	B. pa.	Di. p.	D. an.	B. gr.
Oleaceae	*Olea paniculata*											
Oxalidaceae	*Averrhoa carambola*											
Passifloraceae	*Passiflora edulis*											
	Passiflora quadrangularis											
Punicaceae	*Punica granatum*											
Rhamnaceae	*Sizyphus mauritiana*											
Rhizophoraceae	*Crossostylis multiflora*											
Rosaceae	*Eriobotrya japonica*											
	Fragaria ananassa											
	Prunus domestica											
	Prunus persica var.*nectarine*											
	Prunus persica											
Rubiaceae	*Coffea* sp.											
	Guettarda speciosa											
	Morinda citrifolia											
Rutaceae	*Casimiroa edulis*											
	Citrus aurantifolia X Fortunella japonica											
	Citrus grandis											
	Citrus latifolia											
	Citrus paradise											
	Citrus reticulata											
	Citrus sinensis											
	Citrus sp.											
Sapindaceae	*Pometia pinnata*											
Sapotaceae	*Chrysophyllum cainito*											
	Pyriluma sphaerocarpum											
Solanaceae	*Capsicum annuum*											
	Capsicum sp.											
	Lycopersicon esculentum											
	Solanum melongena											
	Total by species	53	26	34	2	3	6	1	3	14	1	1

Bactrocera psidii: endemic to New Caledonia, this was declared a Quarantine Species. It was reared from 26 fruit species within 12 plant families (Mademba-Sy 1999). In terms of trapping, this species is second in term of number of captured flies in traps, just behind *B. tryoni.*

Dirioxa pornia: it is native to Australia and was introduced to New Caledonia by the first Europeans trading between the Pacific Islands. The fly has non-economic status, as it only attacks damaged fruits, generally those that have fallen. A total of 14 species of fruit within seven botanical families are host to this fly in New Caledonia (Mademba-Sy 1999).

Bactrocera mucronis: this endemic species attacks six host fruits belonging to five botanical families (Mademba-Sy 1999). Based on the small numbers that have been trapped, it has been classed as a species of minor economic significance.

Bactrocera paraxanthodes: this is an endemic species for which only three hosts are known, all within the family of Araliaceae (Mademba-Sy 1999).

Bactrocera caledoniensis: the known hosts of this endemic species are not economic. They belong to three plant families (Mademba-Sy 1999).

Bactrocera umbrosa: this regional native is a typically oligophagous species, which can only breed in two economically important fruit species of Moraceae, *Artocarpus altilis* and *A. heterophyllus* (Breadfruit and Jackfruit respectively).

Dacus aneuvittatus, *Bactrocera fulvifacies* and *Bactrocera grandistylus:* they are typically monophagous species, only breeding in one fruit species, which are respectively *Tylophora biglandulosa* (Apocynaceae), *Olea paniculata* (Oleaceae) and *Diospyros fasciculosa* (Ebenaceae) (Mademba-Sy 1999). These plant species do not have an economic significance.

Bactrocera ebenea and *Bactrocera perpusilla:* to date, these species have no known host fruits.

Bactrocera trilineola: in Vanuatu, this species is known to breed on a wide host range. It is recorded from 32 fruit species of which 24 commercial fruits including *Citrus* spp. (Rutaceae), guava (*Psidium* spp., Myrtaceae), mango (*Mangifera indica*, Anacardiaceae), papaya (*Carica papaya*, Caricaceae), *Syzygium* spp. (Myrtaceae) and soursoap (*Annona muricata*, Annonaceae), from 18 plant families (SPC & Contributors 2002). This species has not been reared from any fruit yet in New Caledonia.

CONCLUSION

With the paper by Norrbom & Hancock (2004), the New Caledonian Tephritidae fauna increased from 14 to 27 described species, as well as three species that are currently undescribed. This paper also is recording for the first time *Bactrocera trilineola* from New Caledonia. So far it was only known from Vanuatu. Presenting this revised list of Diptera has both updated the Quarantine and the knowledge of biodiversity.

Much work remains to be done, as there is still an important lack of information, notably on the hosts of certain species, which remain unknown. It is probable that there are several species to be discovered and described (Norrbom & Hancock 2004), borne out by the example of *Bactrocera grandistylus,* which is restricted to Maré Island. In addition, some Tephritini in the subfamily Tephritinae are still underrepresented, probably because some improved collecting techniques would need to be experimented (Merz pers. comm. 2007).

ACKNOWLEDGMENTS

My sincere thanks go first to IAC Technicians and Laboratory Observers, Mister David Paulaud, Madam Sylvie Cazères, Misters José Brinon and Jean-Pierre Kataoui, for their assistance and availability. My thanks also go to Dr David Hancock (Australia) especially for the identification of *Bactrocera trilineola* and for his assistance in creating a legible paper and providing updated information. I also warmly thank Dr Bernhard Merz (Switzerland) who suggested me essential corrections on the manuscript to create an updated paper on the Tephritidae New Caledonian fauna. Thanks also to Dr Hervé Jourdan (IRD, Centre de Nouméa) for reviewing and giving important suggestions. Acknowledgements are also addressed to Dr Jérôme Munzinger, botanist (IRD, Centre de Nouméa), for identifications of host fruits. Finally, I would like to thank Madam Jane Jore for the translation into English.

REFERENCES

ALLWOOD A. J., TUMUKON T., TAU D. & KASSIM A. 1997. — Fruit fly fauna in Vanuatu, *in* Management of fruit flies in the Pacific. *ACIAR proceedings* 76: 77-80.

AMICE R. & SALES F. 1997. — Fruit fly fauna in New Caledonia, *in* Management of fruit flies in the Pacific. *ACIAR proceedings* 76: 68-76.

COCHEREAU P. 1966. — *Les mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie.* ORSTOM, Nouméa, 14 p.

COCHEREAU P. 1970. — Les mouches des fruits et leurs parasites dans la zone Indo-Australo-Pacifique et particulièrement en Nouvelle-Calédonie. *Cahiers de l'ORSTOM, Série Biologie* 12: 15-50.

DELVARE G. & H.-P. ABERLENC 1989. — Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale - Clés pour la reconnaissance des familles. CIRAD, Département

GERDAT, Laboratoire de Faunistique, Montpellier, 302 p.

DREW R. A. I. 1989. — The tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) of the Australasian and Oceanian regions. *Memoirs of the Queensland Museum* 26: 1-521.

DREW R. A. I. & HANCOCK D. L. 1995. — New species, subgenus and records of *Bactrocera* Macquart from the South Pacific (Diptera: Tephritidae: Dacinae). *Journal of the Australian Entomological Society* 34: 7-11.

DREW R. A. I. & HANCOCK D. L. 1999. — Phylogeny of the Tribe Dacini (Dacinae) Based on Morphological, Distributional, and Biological Data, *in* ALUJA M. & A. L. NORRBOM (eds), *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior.* CRC Press, Boca Raton, Florida, USA: 491-504.

DREW R. A. I., ALLWOOD A. J. & TAU D. 1997. — *Bactrocera paraxanthodes* Drew & Hancock – an example of how host records and attractant responses contribute to taxonomic research, *in* Management of fruit flies in the Pacific. *ACIAR proceedings* 76: 131-133.

HANCOCK D. L. & MCGUIRE D. J. 2000. — New records of Tephritinae (Diptera: Tephritidae) from Australia and the South Pacific. *Australian Entomologist* 27 (4): 101-102.

HANCOCK D. L., HAMACEK E. L., LLOYD A. C. & ELSON-HARRIS M. M. 2000. — *The distribution and host plants of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Australia*. Queensland Government, Department of Primary Industries, HRDC, Brisbane, 75 p.

HARDY D. E. & FOOTE R. H. 1996. — 66 Family TEPHRITIDAE, Australasian/ Oceanian Diptera Catalog, Web Version. URL: http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/tephritidae.html (consulted in February 2006).

MADEMBA-SY F. 1999. — *Rapport annuel 1998-1999.* Station de Recherches Fruitières de Pocquereux. CIRAD-Mandat de gestion Nouvelle-Calédonie, Païta, 74 p.

NORRBOM A. L. & HANCOCK D. L. 2004. — New species and new records of Tephritidae (Diptera) from New Caledonia. *Bishop Museum Bulletin in Entomology* 12: 67-77.

NORRBOM A. L., CARROLL L. E., THOMPSON F. C. & FREIDBERG A. 1999a. — Status of knowledge (9-47), *in* THOMPSON F. C. (ed.), Fruit fly expert identification system and systematic information database. *Myia* 9, 524 p.

NORRBOM A. L., CARROLL L. E., THOMPSON F. C., WHITE I. M. & FREIDBERG A. 1999b. — Systematic database of names, *in* THOMPSON F. C. (ed.), Fruit fly expert identification system and systematic information database. *Myia* 9: 65-251.

SPC & Contributors 2002. — Species profile of *Bactrocera curvipennis*. Secretariat of the Pacific Community, URL: http://www.spc.int/pacifly/Species_profiles/B_curvipennis.htm (consulted in April 2007).

WHITE I. M. & ELSON-HARRIS M. M. 1992. — *Fruit flies of economic significance, Their identification and Bionomics.* ACIAR-CABI, Wallingford, 601 p.

Article 2

ADDITIONS TO A RECENT CHECKLIST OF THE FRUIT FLIES (DIPTERA: TEPHRITIDAE) OF NEW CALEDONIA

C. MILLE[1] and D.L. HANCOCK[2]

[1]*Institut Agronomique néo-Calédonien, Station de Recherches Fruitières de Pocquereux, Laboratoire d'Entomologie Appliquée, BP 32, 98880 La Foa, New Caledonia*

[2]*PO Box 2464, Cairns, Qld 4870*

Abstract

Euphranta marina Permkam & Hancock, *Philophylla millei* Han & Norrbom and *Oedaspis ouinensis* Hancock are added to the most recent list of New Caledonian fruit flies.

Introduction

Twenty-seven named species of Tephritidae (fruit flies) were recorded from New Caledonia by Mille (2008). This note records a further three species that were either unnamed at the time or are newly recorded from the country.

Additions to New Caledonia species list

Euphranta marina Permkam & Hancock

Material examined. NEW CALEDONIA: 3 ♂♂, 3 ♀♀, Bourail Poé [Beach], (Creek Salé), 21°36'12.90"S, 165°22'24.80"E, 26.ii.-2.iii.2008, S. Cazères, bred ex *Avicennia marina* (in SRFP, La Foa).

Comments. Described by Permkam and Hancock (1995) from coastal areas of northern and eastern Australia, this mangrove-breeding species is known also from southern Papua New Guinea. It is newly recorded from New Caledonia.

Philophylla millei Han & Norrbom

Comments. This species was described from the Sarraméa district by Han and Norrbom (2008). It was previously reported as '*Anastrephoides* sp.' by Norrbom and Hancock (2004) and Mille (2008).

Oedaspis ouinensis Hancock

Comments. This species was described from Mount Ouin by Hancock (2008). It was previously reported as '*Oedaspis* sp.' by Mille (2008).

References

HAN, H.-Y. and NORRBOM, A.L. 2008. A new species of *Philophylla* Roudani (Diptera: Tephritidae: Trypetini) from New Caledonia, recognized based on female postabdominal structure and molecular sequence data. *Zootaxa* **1759**: 43-50.

HANCOCK, D.L. 2008. A new species of *Oedaspis* Loew and new records of other fruit flies (Insecta: Diptera: Tephritidae) from New Caledonia. *Memoirs of the Queensland Museum* **52**(2): 203-206.

MILLE, C. 2008. Re-assessment of the fauna of fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their host fruits in New Caledonia. Pp 251-259, in: Grandcolas, P. (ed.), Zoologia Neocaledonica 6. Biodiversity studies in New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* **197**.

NORRBOM, A.L. and HANCOCK, D.L. 2004. New species and new records of Tephritidae (Diptera) from New Caledonia. *Bishop Museum Bulletin in Entomology* **12**: 67-77.

PERMKAM, S. and HANCOCK, D.L. 1995. Australian Trypetinae (Diptera: Tephritidae). *Invertebrate Taxonomy* **9**: 1047-1209.

1.4. Discussion

1.4.1. Faune des Tephritidae

Sur la base de premiers inventaires connus (Risbec 1942, Cohic 1955, 1956), Cochereau (1966) dénombrait six espèces. Certaines avaient fait l'objet d'erreur d'identification ou sont aujourd'hui tombées en synonymie : *B. curvipennis*, *B. psidii*, *B. umbrosa* et *Dirioxa pornia*. Dès cette époque, les risques d'introduction d'espèces exotiques et économiquement dangereuses avaient été signalés (Cochereau 1970). Dans ce même article, cet auteur inventoriait cinq espèces économiques (celles citées ci-dessus auxquelles il rajoutait *B. tryoni* nouvellement introduite) et plusieurs espèces indéterminées en collection.

Si aujourd'hui l'inventaire paraît plus complet, avec 30 espèces décrites et valides (Mille 2008, Mille et Hancock 2009), il faut signaler la présence d'espèces inféodées à une seule plante-hôte ainsi que d'autres ne répondant pas aux attractifs connus, à l'instar de *Bactrocera grandistylus* dont la distribution actuelle est limitée à l'île de Maré. On peut donc prédire la présence d'autres Tephritidae encore indéterminés.

La Nouvelle-Calédonie renferme des représentants de quatre des six sous-familles de Tephritidae reconnues dans le monde (Norrbom *et al.* 1998), ces espèces étant réparties en huit tribus et 15 genres (**Figure 23**) auxquels il faut ajouter le genre *Soita* dont l'espèce inventoriée n'est pas encore identifiée, ou décrite.

Sur ces 15 genres représentés en Nouvelle-Calédonie, outre *Dioxyna* et *Euphranta* avec respectivement deux et quatre espèces, la majorité n'est représentée que par une seule espèce. Seul *Bactrocera* montre une plus grande diversité avec notamment neuf espèces endémiques, sur les 12 présentes. En revanche et malgré cette diversité générique, aucun genre endémique n'est à signaler à ce jour (**Figure 24**).

Afin de visualiser toutes ces espèces et faciliter la reconnaissance des Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie, cinq posters (**Annexe II**) seront prochainement proposés à la publication. Le premier est consacré aux **principales espèces d'importance économique**, le second à **leur description à partir de leurs dessins pour permettre leur reconnaissance**, le troisième à **leur cycle biologique, les dégâts occasionnés et les moyens de lutte**, le quatrième aux **principales menaces** pour le pays et enfin le cinquième est consacré aux **moyens de lutte disponibles** en Nouvelle-Calédonie.

Sous-Famille des Phytalmiinae
Tribu des Acanthonevrini
Austronevra **Permkam & Hancock, 1995**
Dirioxa **Hendel, 1928**

Sous-Famille des Trypetinae
Tribu des Adramini (= Euphrantini)
Euphranta **Hardy, 1983**
Piestometopon **Meijere, 1914**
Soita **Walker, 1865***
Tribu des Rivelliomimini
Ornithoschema **Meijere, 1914**
Tribu des Trypetini
Philophylla **Rondani, 1870**

Sous-Famille des Dacinae
Tribu des Dacini
Sous-Tribu des Ceratitidina
Ceratitella **Malloch, 1939**
Sous-Tribu des Dacina
Bactrocera **Macquart, 1835**
Dacus **Bezzi, 1909**

Sous-Famille des Tephritinae
Tribu des Ditrhycini
Oedaspis **Loew, 1862**
Tribu des Tephrellini
Sphaeniscus **Becker, 1908**
Tribu des Tephritini
Dioxyna **Frey, 1945**
Spathulina **Rondani, 1856**
Sphenella **Robineau-Desvoidy, 1830**
Tetreuaresta **Hendel, 1928**

Figure 23 – Déclinaison des sous-familles, tribus, sous-tribus et genres présents en Nouvelle-Calédonie (D'après Norrbom & Hancock 2004). * Le genre *Soita* concerne une espèce en cours de détermination.

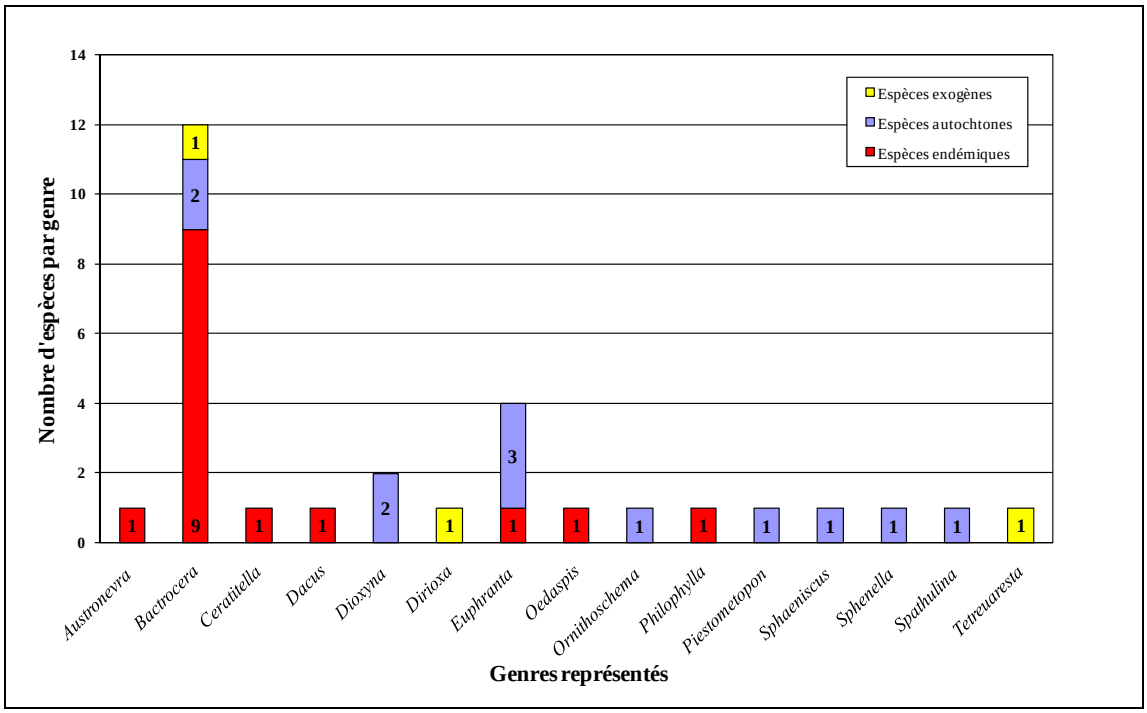


Figure 24 – Représentation spécifique de chaque genre présent en Nouvelle-Calédonie.

Suite à la publication de l'**Article 1** (Mille 2008), trois espèces ont été ajoutées à la liste actualisée par la publication de l'**Article 2** (Mille et Hancock 2009), ainsi le **Tableau VI** récapitule les 30 espèces actuellement recensées de Nouvelle-Calédonie.

Une synthèse des caractéristiques des 30 espèces de Tephritidae de Nouvelle-Calédonie montre que :

- Quinze espèces décrites sur 30 sont endémiques, soit 50 % de la faune totale des Tephritidae actuellement connue ;

- Parmi ces 15 espèces endémiques, 10 espèces sont de la Sous-Famille des Dacinae qui regroupe les genres *Bactrocera* et *Dacus*. C'est donc cette Tribu qui est la mieux représentée avec un taux d'endémisme de près de 77 % (avec 10 espèces sur 13). Au sein de cette tribu, c'est le genre *Bactrocera* qui montre la plus forte radiation de la famille ;

- La distribution géographique parfois assez large de certains taxa ne s'explique pas toujours par une simple introduction ;

- Dix espèces présentes le sont aussi en Australie, soit par des introductions très récentes ou plus anciennes, soit par une présence commune, montrant une fois de plus les affinités faunistiques importantes entre l'Australie en particulier orientale et la Nouvelle-Calédonie ;

- Enfin, vu la biodiversité entomologique actuellement connue en Nouvelle-Calédonie, la surface des terres émergées (comparées à d'autres îles équivalentes) et l'ancienneté (au minimum 30 à 35 MA) de la Grande Terre, il est très probable que de nouvelles espèces de Tephritidae restent à découvrir.

1.4.2. La gamme de fruits-hôtes des principales espèces de Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie

Ce point a été actualisé dans le **Tableau 2** de l'**Article 1**, qui récapitule les plantes-hôtes des Tephritidae inféodées aux fruits.

A ce jour, les plantes-hôtes de *B. ebenea* et *B. perpusilla* ne sont toujours pas connues. Par ailleurs, Drew *et al.* (2003) présument que le fruit originel de *Bactrocera tryoni* est celui du « Cerisier bleu » (*Elaeocarpus angustifolius*) dont la fructification apparaît en juin. Malgré plusieurs mises en émergence de ces fruits, aucun adulte de *B. tryoni* n'a été obtenu jusqu'à présent (Mille 2008).

Tableau VI – Récapitulatif des 30 espèces de Tephritidae présentes en Nouvelle-Calédonie, avec leur attractif et leur distribution géographique. [Les sous-genres, lorsque disponibles, sont entre parenthèses ; M-E = Méthyle-eugénol ; C-L = Cue-lure (D'après Amice et Sales 1997, Drew 1989, Drew et Hancock 1995, Drew et Hancock 2000, Drew *et al.* 1997, Han et Norrbom 2008, Hancock et McGuire 2000, Hancock (Com. pers. 2006), Hancock 2008, Hardy et Foote 1996, Mille 2008, Mille et Hancock 2009, Norrbom et Hancock 2004, Sales 1998, Thomson 1998, White et Elson-Harris 1992)] :

Genres (sous-genres) et espèces	Attractifs	Distribution
Austronevra irwini	Inconnu	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) caledoniensis	C-L	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) curvipennis	C-L ?	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) ebenea	M-E	Endémique
Bactrocera (Zeugodacus) fulvifacies	C-L	Endémique
Bactrocera (Afrodacus) grandistylus	Inconnu	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) mucronis	C-L	Endémique
Bactrocera (Notodacus) paraxanthodes	M-E	Endémique
Bactrocera (Sinodacus) perpusilla	C-L	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) psidii	C-L	Endémique
Bactrocera (Bactrocera) trilineola	C-L	Îles Loyauté (Maré et Lifou), Vanuatu
Bactrocera (Bactrocera) tryoni	C-L	Australie, Pitcairn, Polynésie Française
Bactrocera (Bactrocera) umbrosa	M-E	Asie orientale (Malaisie, Sud de la Thaïlande), Philippines, Indonésie, Palau, Papouasie Nouvelle-Guinée, Îles Salomon, et le Vanuatu
Ceratitella schlingeri	Inconnu	Endémique
Dacus (Asiadacus) aneuvittatus	C-L, M-E	Endémique
Dioxyna conflicta	Inconnu	Archipel du Bismarck, Indonésie, Niue, Papouasie Nouvelle-Guinée, Samoa Occidentales, Tonga, Vanuatu
Dioxyna sororcula	Inconnu	Pantropicale
Dirioxa (Rioxa) pornia	C-L	Australie
Euphranta (Rhacochlaena) hardyi	Inconnu	Endémique
Euphranta (Euphranta) marina	Inconnu	Australie (Côtes du Territoire du Nord, Queensland et Nouvelles Galles du Sud)
Euphranta (Rhacochlaena) leichhardtiae	Inconnu	Australie
Euphranta (Rhacochlaena) lemniscata	Inconnu	Australie, Birmanie, Iles Fidji, Iles Mariannes, Inde, Papouasie Nouvelle-Guinée, Taiwan, Tonga
Oedaspis ouinensis	Inconnu	Endémique
Ornithoschema mallochi	Inconnu	Guam
Philophylla millei	Inconnu	Endémique
Piestometopon distinctum	Inconnu	Australie (Sud-Est du Queensland)
Spathulina acroleuca	Inconnu	Afrique du Sud, Australie, Egypte, Inde, Indonésie, régions afro-tropicales, australasiennes et orientales
Sphaeniscus atilius	Inconnu	Régions australasiennes, océaniennes et orientales
Sphenella ruficeps	Inconnu	Australie
Tetreuaresta obscuriventris	Inconnu	Amérique du Sud, introduite dans de nombreux pays

2. LES ESPÈCES D'IMPORTANCE ÉCONOMIQUE

Les espèces dites économiques ont été définies comme telles en utilisant les tests de statut-hôte (Mademba-Sy 1998) mais aussi la gamme des fruits-hôtes (**Tableau 2** de l'**Article 1**). En effet, leurs facultés à se développer dans de nombreux hôtes – et donc de leur possibilité d'adaptation dans d'autres pays –, leur importance numérique dans le réseau de piégeage, et enfin l'appréciation du *MAF* de Nouvelle-Zélande ont permis de désigner les trois espèces économiques, *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni*.

Les élevages de Mouches des fruits se sont avérés indispensables pour mener à bien les essais de tolérance aux températures léthales, qui ont permis la mise au point des traitements post-récolte (Sales *et al.* 1997, Waddell *et al.* 2000) aujourd'hui utilisés à l'Unité de Traitement Thermique (UTT) de l'aéroport de La Tontouta. La mise au point des élevages a donc été nécessaire et le protocole mis au point (Clare et Lemontey 1994) est toujours utilisé aujourd'hui.

Mises à part les mouches capturées dans les pièges à cue-lure en parcelles pour les suivis de populations (**Chapitre VI**), les études sur les trois espèces nuisibles de Nouvelle-Calédonie ont toutes été réalisées avec des mouches issues de ces élevages. Il eut été en effet très difficile, voire impossible, de mener toutes ces observations et expérimentations avec des mouches sauvages.

2.1. Élevage des espèces nuisibles

Contexte

Le maintien, en conditions contrôlées (température de 25 ± 2°C et humidité relative de 60 ± 10 %) implique des contrôles de qualité des élevages afin de conserver le mieux possible les caractéristiques biologiques des trois espèces nuisibles. Parmi ces caractéristiques, la connaissance précise des temps de développement de chaque stade immature était nécessaire pour l'obtention de ces stades lors des essais de tolérance thermique. De plus, comme vu précédemment dans le **Chapitre I**, les femelles adultes ont besoin d'entérobactéries pour produire leurs oeufs, et sont donc indispensables pour l'ovogénèse. Une étude portant sur ces entérobactéries était donc indipensable pour le maintien des élevages.

2.1.1. Développement des stades immatures en condition d'élevage

Matériels et méthodes

A partir d'une ponte standard issue des élevages, dix paquets de cent œufs ont été observés toutes les heures et chaque stade atteint noté.

Résultats

Les temps de développement des stades immatures (de l'œuf à la pupe) des trois espèces nuisibles, obtenus dans les conditions de l'élevage, sont représentés **Figure 25**. Peu de différences notables sont à signaler, sinon que *B. curvipennis* montre une éclosion décalée par rapport aux deux autres espèces. On remarque aussi que les premiers et deuxièmes stades sont relativement furtifs quelle que soit l'espèce. *B. curvipennis* complète son cycle larvaire deux jours en moyenne avant *B. psidii* et un jour avant *B. tryoni*.

2.1.2. Principales entérobactéries des trois Tephritidae nuisibles

Matériels et méthodes

Afin de connaître les espèces d'entérobactéries utilisées par les trois espèces de Tephritidae, des mouches aussi bien sauvages (mâles et femelles, capturées sur la SRAP) que d'élevage (issues de cages dont les pourcentages d'éclosion étaient de 40 ou de 80 %) ont été collectées, puis transportées au laboratoire du Service des Laboratoires officiels vétérinaires, agroalimentaires et phytosanitaires de la Nouvelle-Calédonie, du département Analyses vétérinaires à Port-Laguerre, en vue de procéder aux prélèvements des contenus des jabots des mouches et à leur mise en culture.

Résultats

Les résultats des associations Tephritidae/entérobactéries obtenues sont résumés dans le **Tableau VII**. Sur les six espèces d'entérobactéries, deux espèces sont présentes chez *B. curvipennis*, quatre chez *B. psidii* et deux chez *B. tryoni*. Pour des facilités de multiplication, seule *Klebsiella oxytoca* a été multipliée et donnée à volonté aux mouches pour leur permettre un développement optimal.

2.2. Description des trois espèces nuisibles

Contexte

Les essais suivants ont nécessité des illustrations précises réalisées au MEB/SEM de certains organes spécialisés chez les deux espèces endémiques.

Matériels et méthodes

Les insectes utilisés pour les photographies au MEB/SEM proviennent des élevages du laboratoire de l'Equipe Entomologie Appliquée. Des œufs, des larves de troisième stade et des adultes (mâles et femelles) ont été transportés à l'institut *Lancare Research* à Auckland en vue de leur préparation au point de séchage critique (*Critical point drying*). Les insectes doivent être complétement déshydratés. Ils sont tout d'abord transférés de l'alcool à 70 % dans des paniers en Styrofoam® (mousse dure de polystyrène extrudée), eux mêmes disposés dans des boîtes de petri. L'alcool à 70% est remplacé par de l'alcool à 95 % pendant 10 à 15 minutes, puis on remplace l'alcool à 95 % par de l'éthanol pur. Cette opération est répétée une fois. Ensuite, tout le processus se déroule à l'intérieur du *Critical Point Dryer* (**Figure 26**) selon le protocole donné en **Annexe I**. Puis les spécimens sont recouverts d'une fine couche d'or avec le *SEM Coating Unit E5100* (Polaron Equipment Ltd, Watford, RU). Les spécimens sont alors prêts à être photographiés au MEB/SEM (Philips 505 SEM, Eindhoven, The Netherlands).

Résultats

Les photographies obtenues figurent les antennes, les yeux composés et les ocelles, les microtriches et les pectens des mâles, les *aculei* ou ovipositeurs de *B. curvipennis*, *B. psidii* et de *B. tryoni*.

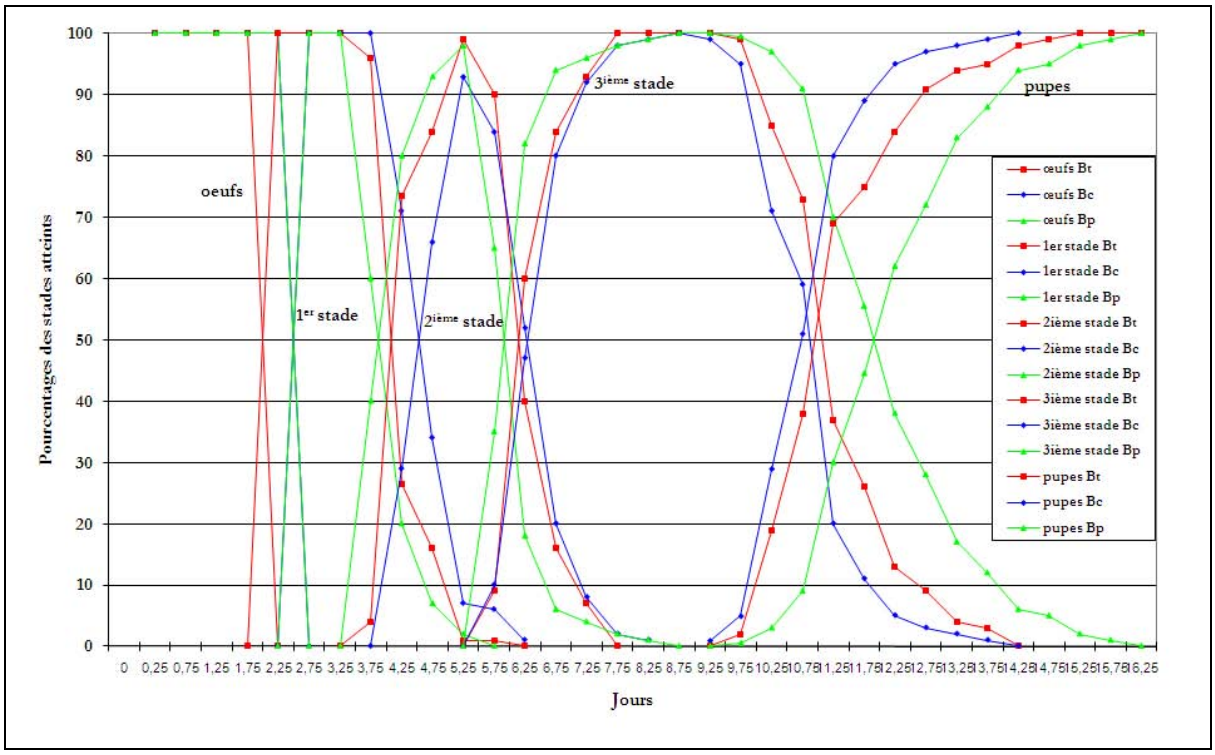


Figure 25 – Temps moyen de développement des trois espèces nuisibles de Nouvelle-Calédonie (Bt : *Bactrocera tryoni* ; Bc : *B. curvipennis* ; Bp : *B. psidii*)

Tableau VII – Résultats des isolations d'entérobactéries des jabots des trois Tephritidae économiques d'élevage et sauvages :

	Espèces d'entérobactéries					
Espèces de Tephritidae	*Citrobacter freundii*	*Enterobacter cloacae*	*Klebsiella oxytoca*	*Kluyvera* spp.	*Providencia alcalifasciens*	*Providencia rettgeri*
B. curvipennis						
B. psidii						
B. tryoni						

Figure 26 – Le *Critical Point Dryer* (BAL-TEC modèle CDP 030) utilisé pour la préparation des spécimens en vue de leur photographie au MEB/SEM (Photo Birgit Rhodes).

2.3. *Bactrocera curvipennis* (Froggatt, 1899)

Drew (1989) et White & Elson-Harris (1992) rappellent que cette espèce endémique a été décrite sous le nom de *Dacus curvipennis* Froggatt en 1909, puis nommée *Strumeta curvipennis* Perkins, 1939 et enfin *Dacus (Strumeta) curvipennis* Drew, 1974.

L'adulte possède un thorax noir bordé de bandes brunes ou jaunes. Le scutellum est entièrement jaune. L'abdomen est brun ; celui du mâle est muni d'un peigne ou pecten. Les ailes sont ornées de dessins caractéristiques. Outre la forte ornementation du bord d'attaque, les ailes sont ornées de deux bandes noires, ce qui la distingue aisément des autres espèces (**Figure 27**). La **Figure 30** illustre la tête de l'espèce. L'apex de l'ovipositeur de la femelle est présenté en **Figure 31**. La **Figure 32 (1)** représente l'appareil reproducteur femelle de *B. curvipennis*. On pourra se reporter à la **Figure 14** (**Chapitre I**) pour la description des différents organes.

Si dans les années soixante, cette espèce était la plus abondante en terme de captures (Cochereau, 1966 ; 1970), elle est aujourd'hui difficile à observer voire rare, suite à l'introduction accidentelle de *B. tryoni* dans l'archipel fin des années soixante (Cochereau 1970). Cependant, on la retrouve dans les fruits de *Ximenia americana* ainsi que dans ceux de *Guettarda speciosa* (Rubiaceae). Les collectes de fruits et légumes sauvages ou cultivés et leur mise en émergence ont permis d'observer 35 espèces hôtes sauvages ou cultivés (Mademba-Sy 1998) pour *B. curvipennis*, en incluant le Prunier du bord de mer, soit un total de 16 familles botaniques.

Par ailleurs, ses stades immatures sont les plus tolérants aux traitements thermiques tant à la chaleur (Sales *et al.* 1996) qu'au froid (Connolly 2002, Mille *et al.* 2005b) conférant à cette espèce un statut de quarantaine de premier ordre, même si sa distribution est devenue plus restreinte suite à l'introduction de *B. tryoni*.

2.4. *Bactrocera psidii* (Froggatt, 1899)

Cette espèce endémique a été décrite sous le nom de *Dacus psidii* (Froggatt), *D. ornatissimus* Froggatt, *D. virgatus* Coquillett, *Strumeta psidii* (Froggatt) et *Tephritis psidii* Froggatt, en 1899. Le thorax et l'abdomen sont d'un noir brillant, faisant ressortir d'étroites bandes jaune brillant sur le thorax. Le scutellum noir est bordé de jaune dans sa partie apicale. Le mâle possède un peigne sur l'abdomen. Les ailes ne sont parées que d'un léger dessin à

peine visible (**Figure 28**). Les principaux caractères de reconnaissance de l'espèce sont un corps noir (abdomen et thorax) et des ailes pratiquement translucides. La **Figure 30** illustre la tête de l'espèce. L'apex de l'ovipositeur de la femelle est présenté en **Figure 31**. La **Figure 32 (2)** représente l'appareil reproducteur femelle de *B. curvipennis*, on pourra se reporter à la **Figure 14** (**Chapitre I**) pour la description des différents organes.

Cette espèce est aujourd'hui la seconde espèce en nombre de captures dans les pièges. Elle est considérée comme un ravageur de tout premier ordre et par conséquent un insecte de quarantaine. Pour *B. psidii*, 25 fruits hôtes sauvages et cultivés ont été identifiés (Mademba-Sy 1998).

Il est intéressant de noter que cette espèce est capable de se développer dans les fruits de ***Niemeyera (Sebertia) acuminata***, une Sapotacée endémique hyperaccumulatrice de nickel (Boyd *et al.* 2006). Boyd (1998 *in* Boyd *et al.* 2006) évoque trois stratégies pour les herbivores pouvant attaquer les plantes hyperaccumulatrices : l'évitement, un régime alimentaire dilué et la tolérance. Boyd *et al.* (2006) ont montré que *B. psidii* était tolérante à des concentrations de 420 µg/g du poids sec des larves, 160 pour les pupes, 72 pour les enveloppes pupales et 65 pour les adultes, sans montrer de faiblesse ni de maladie induites.

Il serait intéressant de connaître la tolérance des autres espèces endémiques de Mouches des fruits à la toxicité reconnue des métaux lourds comme le nickel, ces derniers étant une importante composante des sols néo-calédoniens. Ceci permettrait de connaître leur distribution originelle avant l'introduction des plantes cultivées, suite à l'arrivée des premiers hommes dans l'archipel.

2.5. *Bactrocera tryoni* (Froggatt, 1897)

Cette espèce a tout d'abord été connue sous les noms de *Chaetodacus tryoni* (Froggatt), *Dacus ferrugineus tryoni* (Froggatt), *Dacus tryoni* (Froggatt), *Strumeta tryoni* (Froggatt) et de *Tephritis tryoni* Froggatt en 1897. L'adulte a une couleur dominante orange à noir. Le thorax est brun et orné de bandes jaunes. Le mâle est également doté de peignes sur l'abdomen. Les ornementations alaires sont présentes sur la bande costale jusqu'à l'apex de l'aile. Le scutellum est entièrement jaune (**Figure 29**). La **Figure 30** illustre la tête de l'espèce. L'apex de l'ovipositeur de la femelle est illustré en **Figure 31**. La **Figure 32 (3)** représente l'appareil reproducteur femelle de *B. curvipennis*, on pourra se reporter à la **Figure 14** (**Chapitre I**) pour la description des différents organes.

Cette espèce est originaire d'Australie orientale dont l'Etat du Queensland d'où son nom commun, ainsi que le Nord des Nouvelle-Galles du Sud.

Jusqu'en 1970, seules des espèces endémiques (majoritairement du genre *Bactrocera* et en particulier *B. curvipennis* en terme de nombres de captures), ou indigènes (*B. umbrosa*) ou introduites (*Dirioxa pornia*), étaient présentes (et pour certaines très nombreuses) dans les pièges appâtés au cue-lure (Cochereau 1966, 1970). La Mouche du Queensland est capturée fin des années soixante par Cochereau et son identité est confirmée par Drew dès 1969 (Cochereau 1970). Cette espèce est également présente en Polynésie Française depuis 1970, résultant de l'importation de mandarines néo-calédoniennes (Rudolph Putoa com. pers.) ainsi qu'à Pitcairn (Leblanc et Putoa 2000). Elle est régulièrement capturée dans les pays insulaires de la région suite à des introductions accidentelles. On signale une interception de l'espèce le 21 novembre 2001 aux Îles Cook où un « plan d'urgence Mouche des Fruits » a immédiatement été mis en place et a permis son éradication (Anonyme 2002). Elle a aussi été détectée à plusieurs reprises à Auckland dans le réseau de surveillance de l'aéroport, en provenance d'Australie.

Avec 240 espèces hôtes répertoriées en Australie (Hancock *et al.* 2000), *B. tryoni* est l'une des espèces les plus dangereuses sur le plan économique dans le monde, et aussi l'une des plus étudiées. Les collectes de fruits ont permis de considérer 53 espèces de fruits-hôtes sauvages ou cultivés en Nouvelle-Calédonie (Mademba-Sy 1998).

Figure 27 – Adulte femelle de *Bactrocera curvipennis* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères)

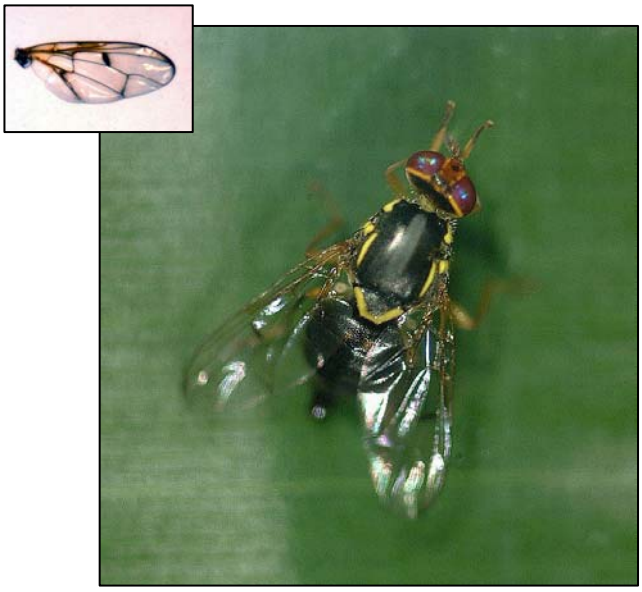


Figure 28 – Adulte femelle de *Bactrocera psidii* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères)

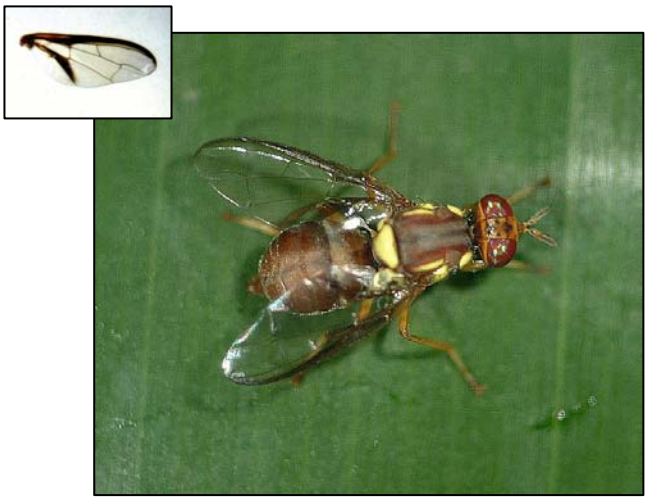


Figure 29 – Adulte femelle de *Bactrocera tryoni* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères)

Figure 30 – Tête complète (de haut en bas) de *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et de *B. tryoni* (Photos Birgit Rhodes, *Landcare Research*).

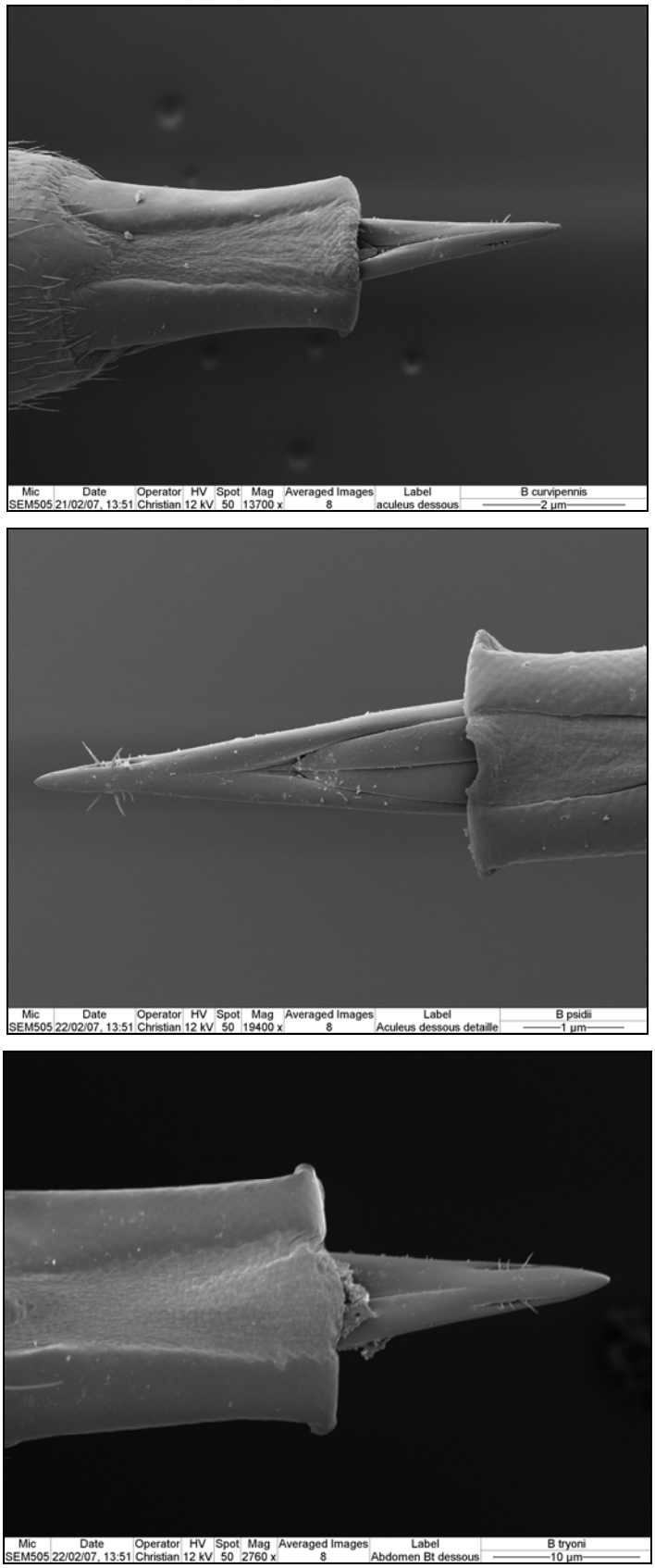


Figure 31 – Comparaison des photos MEB/SEM des trois apex des *aculei* des ovipositeurs chez les femelles des trois espèces nuisibles chez (de haut en bas) *Bactrocera curvipennis, B. psidii* et *B. tryoni* (Photos CM).

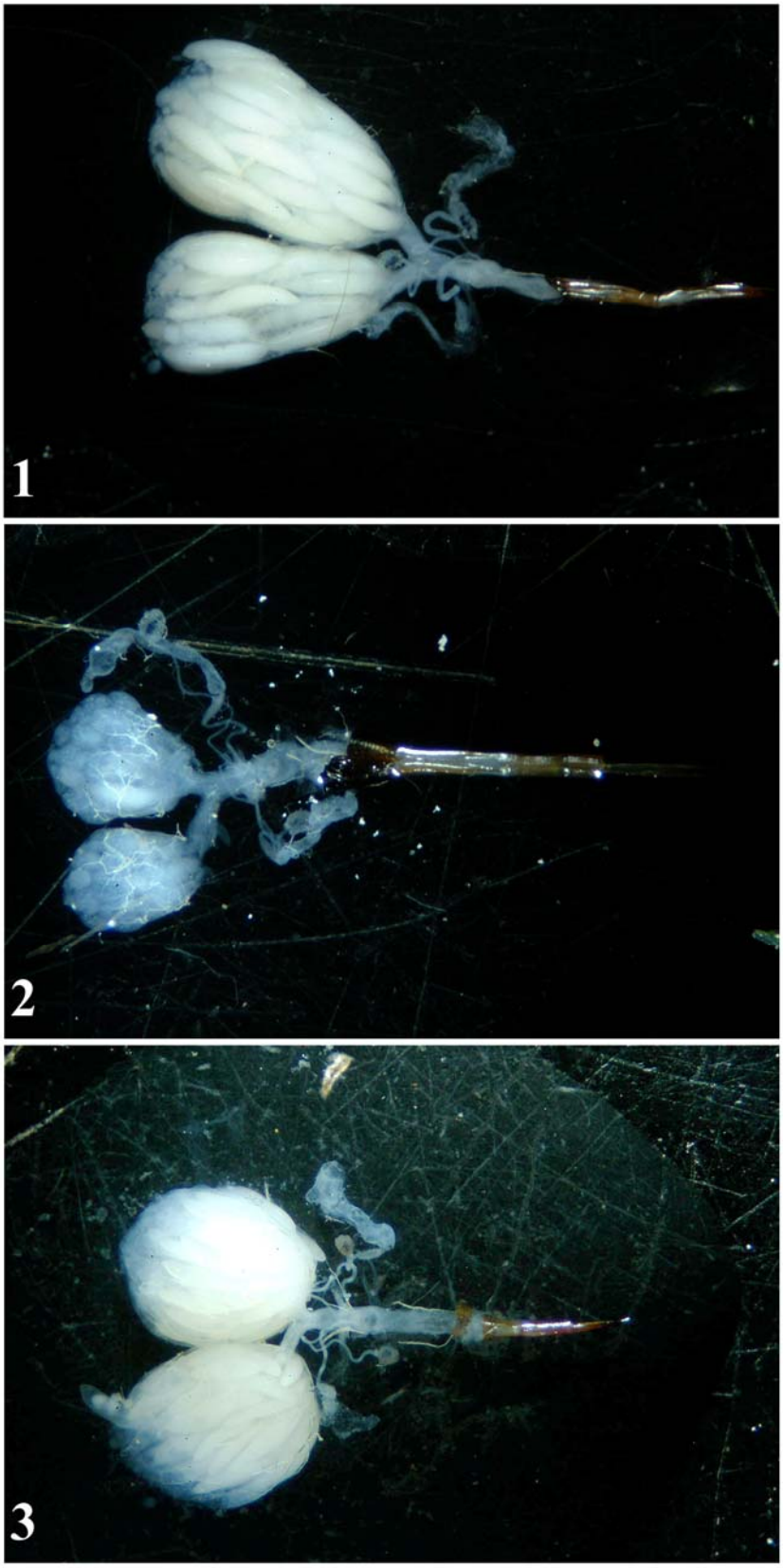


Figure 32 – Appareils reproducteurs femelle de (1) *Bactrocera curvipennis*, (2) *B. psidii* et (3) *B. tryoni* (Photos Sylvie Cazères).

2.6. Les autres mouches d'intérêts agricole ou environnemental

Il faut noter également la présence de *Bactrocera umbrosa* (**Figure 33**) qui, inféodée à l'Arbre à pain et au Jackier (respectivement *Artocarpus altilis* et *A. heterophyllus*), serait une contrainte non négligeable pour le développement éventuel de ces deux espèces fruitières dans une perspective économique.

Bactrocera trilineola (**Figure 34**) vient récemment d'être identifiée par David L. Hancock, sur sept anciens spécimens de la Collection de Référence du Laboratoire d'Entomologie Appliquée de la SRAP (qui avaient été préalablement identifiés de manière erronée comme « *Bactrocera parafrauenfeldi* »). Cette identification morphologique a été confirmée par une étude moléculaire (Karen Armstrong com. pers.). Ces spécimens ont été obtenus du réseau de piégeage des Îles Loyauté et plus précisément de Maré et Lifou. Reste à savoir pourquoi cette espèce est si peu représentée dans les collections d'insectes.

Plusieurs hypothèses seraient intéressantes à étudier :

- La différenciation entre *B. caledoniensis* et *B. trilineola* est très ténue : « une tête noir brillant » ce qui pourrait impliquer d'anciennes identifications erronées ;
- Une arrivée récente aux Îles Loyauté détectée grâce au Réseau Mouches des fruits ;
- Une présence ancienne, mais dont la population des Îles Loyauté ne manifesterait pas la polyphagie observée chez les populations du Vanuatu, où elle est la première espèce sur le plan économique.

Enfin, la présence de *Tetreuaresta obscuriventris* (**Figure 35**) souligne l'intérêt agronomique ou environnemental des Tephritidae dans la lutte contre certaines mauvaises herbes ou plantes envahissantes. Cette espèce sans doute arrivée avec sa plante-hôte *Elephantopus mollis* (Asteraceae), contrôle cette dernière qui peut être qualifiée de « nuisance potentielle » dans les zones alluvionnaires de sous-bois (Laurent Desvals, com. pers.). Le contrôle de cette adventice semble satisfaisant comme à Hawaii où 80 à 90 % de fleurs sont infestées (Alyokhin *et al.* 2002).

Dans le cadre de la lutte contre d'autres espèces végétales envahissantes présentes en Nouvelle-Calédonie, des espèces de Tephritidae pourraient être introduites, comme *Cecidocares connexa* contre *Chromolaena odorata* (si cette espèce de plante envahissante venait à envahir la Nouvelle-Calédonie) ou encore *Eutreta xanthochaeta* contre *Lantana camara*, ce qui permettrait d'améliorer la lutte biologique actuelle avec deux chrysomèles (*Octotoma scabripennis* et *Uroplata girardi*) et une mouche mineuse des fruits (*Ophyiomia lantanae*). La spécificité de ces Tephritidae vis-à-vis de leurs hôtes est très remarquable.

2.7. Répartition géographique des Mouches des fruits sur le territoire néo-calédonien

C'est Amice et Sales (1997b) qui ont étudié la répartition géographique des principales espèces de Tephritidae en Nouvelle-Calédonie, grâce au réseau de surveillance des Mouches des fruits. Il résulte de cette étude que l'importance de chaque espèce est fonction de l'habitat, de la préférence des hôtes et de la période étudiés. Ainsi, *Bactrocera tryoni* est plus présente dans les zones perturbées et anthropisées, alors que *B. psidii* est plus présente dans les forêts primaires et les zones rurales. Ces auteurs ajoutent que certaines espèces rares sur la Grande Terre sont plus abondantes sur les Îles Loyauté comme *B. caledoniensis* et *B. ebenea*. À titre informatif, les graphiques de leur étude sont reproduits en **Annexe VI**.

Il est important d'ajouter que la répartition géographique de ces insectes est assez volubile compte-tenu de leurs capacités de vol sur de grandes distances (Bateman 1972, Fletcher 1973) et aussi de la disponibilité des fruits-hôtes.

Figure 33 – Adulte de *Bactrocera umbrosa* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères).

Figure 34 – Adulte de *Bactrocera trilineola* et détail de l'aile en insert (Photos Steeve Wilson, Sylvie Cazères).

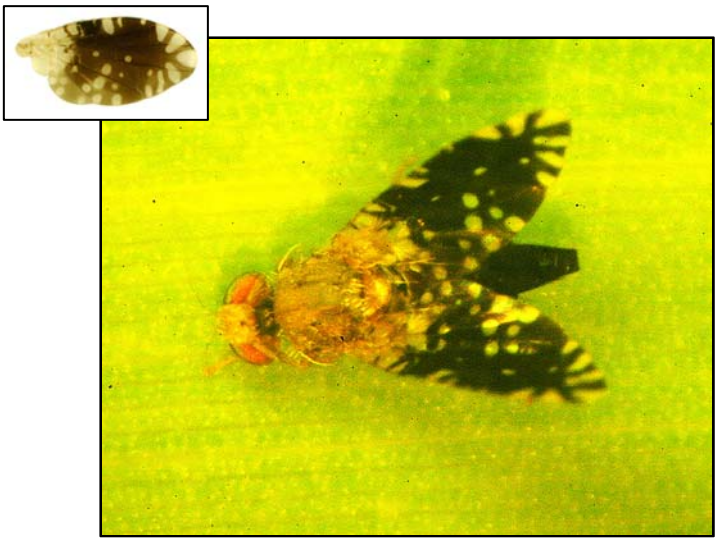


Figure 35 – Adulte de *Tetreuaresta obscuriventris* et détail de l'aile en insert (Photos CM).

3. APPROCHE PHYLOGÉNÉTIQUE MOLÉCULAIRE DES DACINAE ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE

3.1. Introduction

La biologie moléculaire permet aujourd'hui de disposer de nouveaux outils pour mieux appréhender la taxonomie et la systématique des êtres vivants, parmi de nombreuses autres applications. L'analyse des données moléculaires permet aussi de mieux comprendre les processus qui sont à l'origine à l'apparition des espèces, les phénomènes de spéciation. Il est également possible d'étudier des *patterns* biogéographiques entre espèces phylogénétiquement proches.

C'est avec des séquences d'ADN d'un ou plusieurs gènes homologues que l'on peut réaliser des phylogénies moléculaires. Pour Mariadassou (2007), « un arbre phylogénétique est un arbre binaire qui représente une phylogénie et montre le degré de parenté entre différents organismes, censés avoir un ancêtre commun. Un nœud à deux descendants représente le plus proche ancêtre commun de ces deux descendants, et la longueur d'une branche entre un ancêtre et un descendant représente le temps ou, dans un sens à définir plus précisément, la *quantité d'évolution* entre l'apparition de ces deux espèces. Chaque nœud est un taxon. Les feuilles de l'arbre représentent les taxa encore existants tandis que les nœuds internes représentent de taxa hypothétiques qui ont disparu ou n'ont jamais existé ». Pour inférer ces arbres phylogénétiques, on peut utiliser trois grands types de méthodes d'analyses : les méthodes de distance, la méthode cladistique et les méthodes probabilistes.

Les méthodes de distances (phénétiques) qui regroupent les taxons en fonction de leur similitude/dissimilitude globale. Ces méthodes vont reposer sur l'analyse du degré de divergence entre taxa considérés pour reconstruire un arbre phylogénétique.

La méthode cladistique est aussi appelée méthode de parcimonie car basée sur le principe d'économie d'hypothèse. Cette méthode repose sur une analyse de caractères qui, à partir d'une matrice (taxon/caractères) construit l'arbre qui maximise le nombre de caractères dus à l'ascendance commune.

Les méthodes probabilistes (maximum de vraisemblance et inférence bayésienne) reposent quant à elles sur le concept de vraisemblance que l'on peut exprimer comme étant proportionnelle à la probabilité d'observer des données D sous un modèle H particulier (L = Pr (D/H). La vraisemblance d'un arbre phylogénétique sera donc proportionnelle à la

probabilité (P) d'observer des données (D = des séquences) pour une hypothèse évolutive donnée [la topologie de l'arbre (T) et un modèle d'évolution moléculaire]. Ainsi L(T) = C * P (données/T) pour C constant. En maximum de vraisemblance, on cherche l'arbre qui maximise cette vraisemblance L, alors qu'en inférence bayésienne, on utilise des chaînes de Markov (méthode MCMC) pour estimer les probabilités *a posteriori* d'un très grand nombre d'arbres phylogénétiques. En inférence bayésienne, la meilleure topologie correspondra au consensus de tous les arbres qui ont été explorés par les chaînes de Markov.

Quel que soit le critère de choix de l'arbre (similitude/dissimilitude globale, principe d'économie d'hypothèse, vraisemblance) on utilise des algorithmes de recherches heuristiques (solution approchée) pour estimer avec un maximum de pertinence un grand nombre de topologies. En effet, il est impossible d'estimer toutes les topologies existantes car ces dernières sont trop nombreuses ; ainsi par exemple, pour 20 taxons, il n'existe pas moins de 274 877 906 944 arbres distincts.

Inférer une phylogénie demeure donc un problème complexe, car les choix méthodologiques sont multiples et les estimations nombreuses. Dans le cadre de ce mémoire, l'approche en inférence bayésienne a été préférentiellement choisie, car c'est une approche récente qui est connue pour être très performante.

Murienne *et al.* (2005) ont étudié le genre de blattes *Angustonicus* présent en Nouvelle-Calédonie et en Australie orientale. Leur étude de phylogénie moléculaire a permis de montrer que la diversification des *Angustonicus* était de moins de deux MA, soit très récente remettant sérieusement en cause l'hypothèse de l'origine gondwanienne de la faune et de la flore de la Nouvelle-Calédonie. Il est apparu intéressant d'appliquer ce type d'étude aux espèces de Dacinae endémiques de Nouvelle-Calédonie, d'une part pour connaître les relations phylogénétiques entre les espèces du groupe dans leur aire géographique naturelle, et d'autre part pour mieux comprendre les facteurs qui ont influencé leur diversification.

Norrbom (1994) indique que le plus ancien fossile connu de Tephritidae est *Protortalotrypeta grimaldii*. Découvert dans de l'ambre de République Dominicaine, ce fossile serait âgé de 25 MA. Les Tephritidae sont traditionnellement considérés comme originaires des paléotropiques et présumés post-gondwaniens (Headrick et Goeden 1998). Pour ces auteurs, les Trypetinae et les Dacinae seraient les lignées ancestrales de la famille, alors que les Tephritinae semblent être apparus plus tardivement, leur diversité spécifique étant importante dans les régions subtropicales et tempérées du monde. Mais pour Drew et Hancock (2000) les représentants de la sous-famille des Dacinae seraient bien d'origine gondwanienne.

3.2. Connaissances actuelles sur la phylogénie des Dacinae

Drew et Hancock (2000) considèrent quatre genres chez les Dacini : *Ichneumonopsis* Hardy (1 espèce), *Monacrostichus* Bezzi (3 espèces), *Bactrocera* Macquart (576 espèces), et *Dacus* Fabricius (672 espèces) (les nombres d'espèces sont actualisés suivant Evenhuis *et al.* 2009). La monophylie des Dacini est soutenue par des données morphologiques et nucléotidiques (Hancock 1986, Foote *et al.* 1993 *in* Smith *et al.* 2002, Han et McPheron 1997) et comme déjà mentionné, les Dacini ont été récemment érigés au rang de sous-famille (Han et Ro 2009).

Drew et Hancock (2000) ajoutent que les deux genres *Dacus* et *Bactrocera* sont originaires d'Inde. Le genre *Dacus* s'est abondamment diversifié dans les savanes en Afrique. Le genre *Bactrocera* aurait radié dans les forêts humides des régions gondwaniennes avant de se disperser vers le Pacifique Sud, pendant que le genre *Dacus* aurait radié plus faiblement, mais dans les régions arides. La spéciation des Dacinae a pu coïncider avec l'évolution des Angiospermes dans le Sud-Est asiatique et le Pacifique. Drew et Hancock (2000) notent aussi que les plantes-hôtes des Dacinae, présentes dans les forêts tropicales et subtropicales ont été observées dans les horizons fossiles du Crétacé supérieur (80 MA) jusqu'à l'Oligocène (25 MA). Mais pour Drew (2004) les espèces de la faune des Dacinae auraient radié pendant le Tertiaire, soit durant les dernières 65 MA.

De par leur importance économique dans de nombreuses régions du monde, les Dacinae ont été relativement bien étudiées sur le plan de la phylogénie moléculaire. Mais un travail global de biogéographie historique reste à concrétiser. Les taxa néo-calédoniens sont d'ailleurs très intéressants sur ce plan, puisqu'ils sont sans doute d'affinité australienne (dix espèces de Tephritidae en commun avec l'Australie) mais aussi d'autres régions du Pacifique car Michaux et White (1999) par leur travaux de phylogénie morphologique, ont montré une origine commune de plusieurs espèces *Bactrocera* de Micronésie et de Nouvelle-Calédonie dans des cladogrammes géographiques. Les *Bactrocera* ont déjà fait l'objet de travaux biogéographiques (Michaux et White 1999, Jamnongluk *et al.* 2003, Segura *et al.* 2006), mais en intégrant seulement quelques espèces de Nouvelle-Calédonie

Le positionnement cladistique et biogéographique des deux espèces endémiques polyphages d'importance économique serait important à étudier. Car un récent travail moléculaire suggère que *Bactrocera cucurbitae* serait plus proche du genre *Dacus* que du genre *Bactrocera* dans lequel cette espèce est aujourd'hui classée (Segura *et al.* 2006).

Les *Bactrocera* ont fait l'objet de plusieurs travaux pour tenter de classifier les nombreux sous-genres décrits. En évaluant des portions de gène mitochondrial et deux caractères morphologiques (analyses en parcimonie), Smith *et al.* (2003) ont trouvé que pour 24 espèces de *Bactrocera* appartenant à neuf sous-genres, le genre *Bactrocera* était monophylétique.

Pour le genre *Dacus*, les travaux récents de Virgilio *et al.* (2009) ont montré que les espèces inféodées aux Apocynaceae (telles que *Dacus aneuvittatus*) formaient un groupe-frère monophylétique des espèces inféodées aux Cucurbitaceae et aux Passifloraceae. Leurs résultats montrent aussi un conservatisme dans les associations plantes-insectes entre les *Dacus* africains et leurs plantes-hôtes.

La présence de *Dacus aneuvittatus* en Nouvelle-Calédonie est intéressante du point de vue biogéographique, comme on l'a vu plus haut. Cette espèce a tout d'abord été décrite par Drew (1971) sous le nom de « *Dacus aneuvittatus* », puis a ensuite été placée chez les *Bactrocera* sous le nom de « *B. aneuvittata* (Drew, 1989) ». Mais Drew et Hancock (2000) l'ont replacée au sein du genre *Dacus* et dans le sous-genre *Dacus* car l'espèce possède bien des tergites abdominaux fusionnés, seul caractère permettant de séparer les deux genres. Ces auteurs ajoutent que la fusion des tergites abdominaux est un caractère apomorphe (état dérivé de caractères homologues) du genre *Dacus*.

Dans un premier temps, il paraît intéressant de confirmer si toutes les espèces endémiques de *Bactrocera* font bien partie de ce genre en comparaison avec le genre *Dacus*, monospécifique en Nouvelle-Calédonie. Puis, plusieurs questions peuvent être posées successivement :

- Les *Bactrocera* endémiques de Nouvelle-Calédonie forment-ils un groupe monophylétique ?

- Peut-on expliquer l'importante spéciation au sein des *Bactrocera* endémiques ? Par la présence de nombreux hôtes naturels et de biotopes distincts ? Peut-on parler de micro-endémisme caractéristique de la biodiversité néo-calédonienne (Bradford et Jaffré 2004, Bauer *et al.* 2006, Grandcolas *et al.* 2008, Pillon et Nooteboom 2009) également chez les Dacinae ?

- Quelle est la place de l'espèce *Dacus aneuvittatus*, longtemps considérée comme faisant partie du genre *Bactrocera* (Drew 1989, Drew et Hancock 2000), dans la sous-famille des Dacinae ?

3.3. Matériels et méthodes

Origine des insectes

Au total, 14 spécimens représentant 12 espèces et un taxon de *Bactrocera* et une espèce de *Dacus* ont été collectés (**Tableau VIII**). Ces spécimens ont été conservés dans l'alcool à 70° et placés au congélateur à -18°C. Parmi ces spécimens, 10 espèces sont endémiques et quatre d'entre elles sont autochtones ou introduites (**Tableau VIII**), ces dernières servant de témoin à nos expérimentations.

Extraction de l'ADN total des 14 échantillons :

L'extraction de l'ADN total des espèces endémiques a été réalisée selon le protocole Muraji et Nakahara (2001) dont les étapes principales sont résumées ci-après :

- Broyage des mouches pendant 5 à 10 secondes dans un tube avec la pointe d'une pipette et 50 µl de tampon de broyage (ou *squishing buffer*) : 10 mM Tris-Cl pH 8.2, 1 mM EDTA, 25 mM NaCl et 200 µg/ml de protéinase K (ajoutée extemporanément),

- Incubation à 25 ou 27° pendant 20 à 30 minutes,

- Inactivation de la protéinase K par un chauffage à 95°C pendant 1 à 2 minutes,

- Extraction de l'ADN avec une solution de phénol chloroforme isoamyl alcool (25:24:1) puis précipitation à l'éthanol.

La qualité de l'ADN extrait a été vérifiée par électrophorèse en déposant 1µL de la solution d'ADN obtenue pour les échantillons 3 et 11 et 2 µL pour tous les autres échantillons.

Amplification PCR d'un fragment mitochondrial d'ADN ribosomique :

Les réactions PCR ont été réalisées en utilisant les oligonucléotides, **sens mtD-33** 5'-ATG TTT TTG TTA AAC AGG CG-3' et **anti sens 12Ra** 5'-ATC GCC CGT CGC TCT TAT TA-3' définis par Muraji et Nakahara (2001) qui permettent d'amplifier un fragment d'environ 830 pb comprenant la majorité du gène codant pour l'ARNr 16S, l'ARNt^{VAL} et la partie 5' de l'ARNr 12S (**Figure 36**).

Tableau VIII – Détails des échantillons utilisés :

N° d'échantillons	Espèces	Provenance	Date, lieu et moyen de collecte
1	*Bactrocera caledoniensis*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP, piège au CL
2	*Bactrocera curvipennis*	N-C	VII/2007, Grande Terre, élevage IAC
3	*Bactrocera ebenea*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP, piège au CL
4	*Bactrocera fulvifacies*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP, piège au CL
14	*Bactrocera grandistylus* *	N-C	14/XII/1993, Maré, piège au CL
5	*Bactrocera mucronis*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP, piège au CL
6	*Bactrocera paraxanthodes*	N-C	02/VII /2001 Maré (Mr Kocegori), piège au CL
7	*Bactrocera perpusilla*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP, piège au CL
8	*Bactrocera psidii*	N-C	VII/2007, Grande Terre, élevage IAC
9	*Bactrocera trilineola*	Vanuatu	15-17/X/2006, Big Bay, piège au CL, leg Mr Jourdan
10	*Bactrocera trilineola*	N-C	21/IV/2006, Maré
13	*Bactrocera tryoni*	N-C	VII/2007, Grande Terre, élevage IAC
11	*Bactrocera umbrosa*	N-C	VII/2007, Grande Terre, Sarraméa, piège au ME
12	*Dacus aneuvittatus*	N-C	VII/2007, Grande Terre, SRAP

* Ce spécimen étant âgé de 17 ans, une tentative d'extraction a été réalisée sans succès car l'ADN était sans doute trop dégradé.

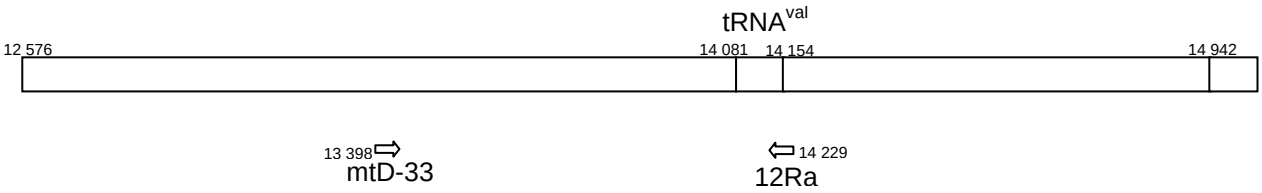


Figure 36 – Fragment du gène codant pour l'ARNr 16S, l'ARNt^{VAL} et la partie 5' de l'ARNr 12S

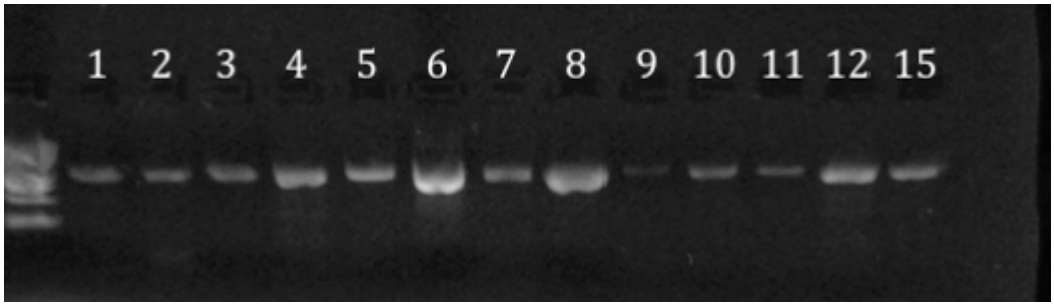


Figure 37 – Vérification des produits de purification (5 µL) sur gel d'agarose 1%.

Les réactions PCR ont été effectuées dans un volume final de 50 µL en présence des réactifs suivants : 1 unité de GoTaq^{TM} DNA polymérase (Promega), 0,2 mM dNTPs, 0,5 mM $MgCl_2$, tampon de la Gotaq 1X et 0,2 µM de chaque oligonucléotide et environ 50 ng de solution d'ADN des différents échantillons. Les conditions de PCR en terme de nombre de cycle et de température d'appariement des amorces sont les suivantes :

1x :	**5'**	**94°C**
30x :	**30''**	**94°C**
	30''	**55°C**
	1'	**72°C**
1x :	**4'**	**72°C**

Les produits d'amplification PCR ont été séparés par électrophorèse sur gel d'agarose 1% en présence d'un marqueur de poids moléculaire (1Kb DNA-ladder, Promega). Pour chaque échantillon, une seule bande d'amplification a été obtenue à la taille attendue.

Purification des fragments PCR avec le Kit Qiaquick (Qiagen) :

Le fragment PCR obtenu pour chaque échantillon a été extrait du gel de migration à l'aide d'un scalpel sous lumière ultra-violet et purifiée en utilisant le kit Qiaquick (Qiagen). Une partie des produits de purification (5 µL) a été déposée sur gel d'agarose 1 % pour vérification.

Séquençage : Amplification PCR et électrophorèse

La PCR de séquençage a été réalisée suivant les conditions recommandées par le kit « Big Dye Terminator v3.1 » (Applied Biosystems) à partir de 20 ng de fragments PCR purifiés et dosés précisément à l'aide d'un nanodrop. Pour chaque échantillon, deux réactions de PCR ont été réalisées, l'une avec l'oligonucléotide sens mtD-33 et l'autre avec l'anti-sens 12Ra. Dans chaque cas, la réaction a été effectuée dans 50 µL finale en utilisant le *ready réaction premix* contenant les ddNTP marqués et la DNA polymérase diluée au cinquième par rapport aux instructions du fournisseur, le tampon de la Gotaq x2 et 3,2 pmol d'oligonucléotides. Les conditions PCR sont les suivantes :

1x :	**1'**	**96°C**
60x :	**15''**	**98°C**
	10''	**50°C**
	4'	**60°C**
1x :	**infini**	**4°C**

Après purification des produits PCR sur colonne Sephadex G50, les fragments ont été séparés grâce au séquenceur ABI3130 (Applied Biosystems).

Une fois les séquences obtenues, la première étape a été de vérifier que la partie amplifiée correspondait bien aux gènes recherchés (segments de gènes codant pour l'ARNr 12 et 16S et l'ARNt^{VAL}), en la comparant avec les autres séquences déjà présentes dans les banques de données sur le site http://blast.ncbi.nlm.nih.gov. Puis le chromatogramme de chacune des séquences a été analysé sous le logiciel « FinchTV » (www.geospiza.com/finchtv/) dans le but d'identifier dans la mesure du possible les nucléotides indéterminés (notés N) et de vérifier les autres nucléotides de la séquence. Une fois les séquences corrigées, les séquences sens et anti-sens (inversée et complémentée sur le site http://bioinfo.hku.hk/services/analyseq/cgi-bin/invcomp_in.pl) sont raboutées de façon à aboutir un fragment contigu. Les séquences ainsi corrigées et raboutées permettent de réaliser les alignements avec le logiciel Clustalw2 (disponible sur http://www.ebi.ac.uk/Tools/clustalw2/index.html).

L'arbre obtenu ci-après a été inféré sous « MrBayes » (http://mrbayes.csit.fsu.edu/), le logiciel le plus utilisé en inférence bayésienne. Il fonctionne avec les fichiers de type nexus « .nex » (format spécifique à MrBayes), dont les dernières lignes correspondent aux spécifications de l'analyse.

3.4. Résultats

Une première série de résultats a été obtenue à partir de nos propres extractions (réalisées au Laboratoire LIVE de l'UNC) et du séquençage sur la Plate-Forme du Vivant située au Centre IRD de Nouméa. Une seconde série de résultats ont été obtenus en sous-traitance chez Macrogen, en Corée du Sud. Deux séquences pour deux espèces (*B. fulvifacies* et *B. umbrosa*) ont été complètement séquencées par Macrogen. Sept séquences correspondant à sept espèces (*B. caledoniensis*, *B. curvipennis*, *B. ebenea*, *B. mucronis*, *B. perpusilla*, *B. psidii* et *Dacus aneuvitattus*) ne sont que partiellement séquencées. Il n'a pas été possible d'utiliser les séquences obtenues de *B. grandistylus*, car l'ADN était trop dégradé. En résumé, seules les séquences des espèces *B. caledoniensis*, *B. curvipennis*, *B. ebenea*, *B. fulvifacies*, *B. mucronis*, *B. paraxanthodes*, *B. perpusilla*, *B. psidii*, *B. tryoni*, *B. trilineola*, *B. umbrosa* et *Dacus aneuvittatus* étaient utilisables.

Les alignements ont été réalisés sur 13 séquences exploitables (soit 12 espèces avec en plus *B. trilineola* en provenance de Maré). Les séquences des extra-groupes comme *Aedes aegypti* (Accession N° NC010241.1) et *Ceratitis capitata* (Accession N° NC000857.1) ont été obtenues sur le site de NCBI GenBank. Une fois les alignements réalisés, un arbre en inférence bayésienne a été inféré.

L'arbre obtenu (**Figure 38**) fait apparaître l'espèce *Dacus aneuvittatus* à la base de toutes les autres espèces de *Bactrocera* également séquencées. *Bactrocera paraxanthodes* se place en première position de l'ensemble des autres espèces de *Bactrocera*. Ensuite un clade est formé par *B. ebenea* et *B. umbrosa*. Viennent ensuite *B. perpusilla* puis *B. fulvifacies* formant un clade à part entière pour chacune de ces deux espèces. L'avant-dernier clade est formé par *B. curvipennis*, *B. mucronis* et *B. tryoni*. Et enfin le dernier clade est formé par les espèces *B. trilineola* (du Vanuatu et de Maré), *B. caledoniensis* et *B. psidii*. On observe que les deux individus de *B. trilineola* ne se retrouvent pas ensemble : ainsi l'individu collecté à Maré apparaît plus proche phylogénétiquement de *B. caledoniensis* et *B. psidii*.

La mesure du support des nœuds et des données par les probabilités *a posteriori* des clades est indiquée au nœud de chacune des branches. La plupart des nœuds sont moyennement supportés (< 0,90) ; ainsi la relation entre *B. curvipennis* et *B. tryoni* n'est supportée que par une valeur de 0,40 (c'est à dire que seulement 40 % des topologies retenues par l'analyse bayésienne retrouve cette relation). Pour d'autres clades, le support est plus important, comme pour les groupes incluant *B. trilineola* (Vanuatu), *B. trilineola* (Maré), *B. caledoniensis* et *B. psidii* (avec respectivement un support de 1,00 ; 0,71 et 0,89).

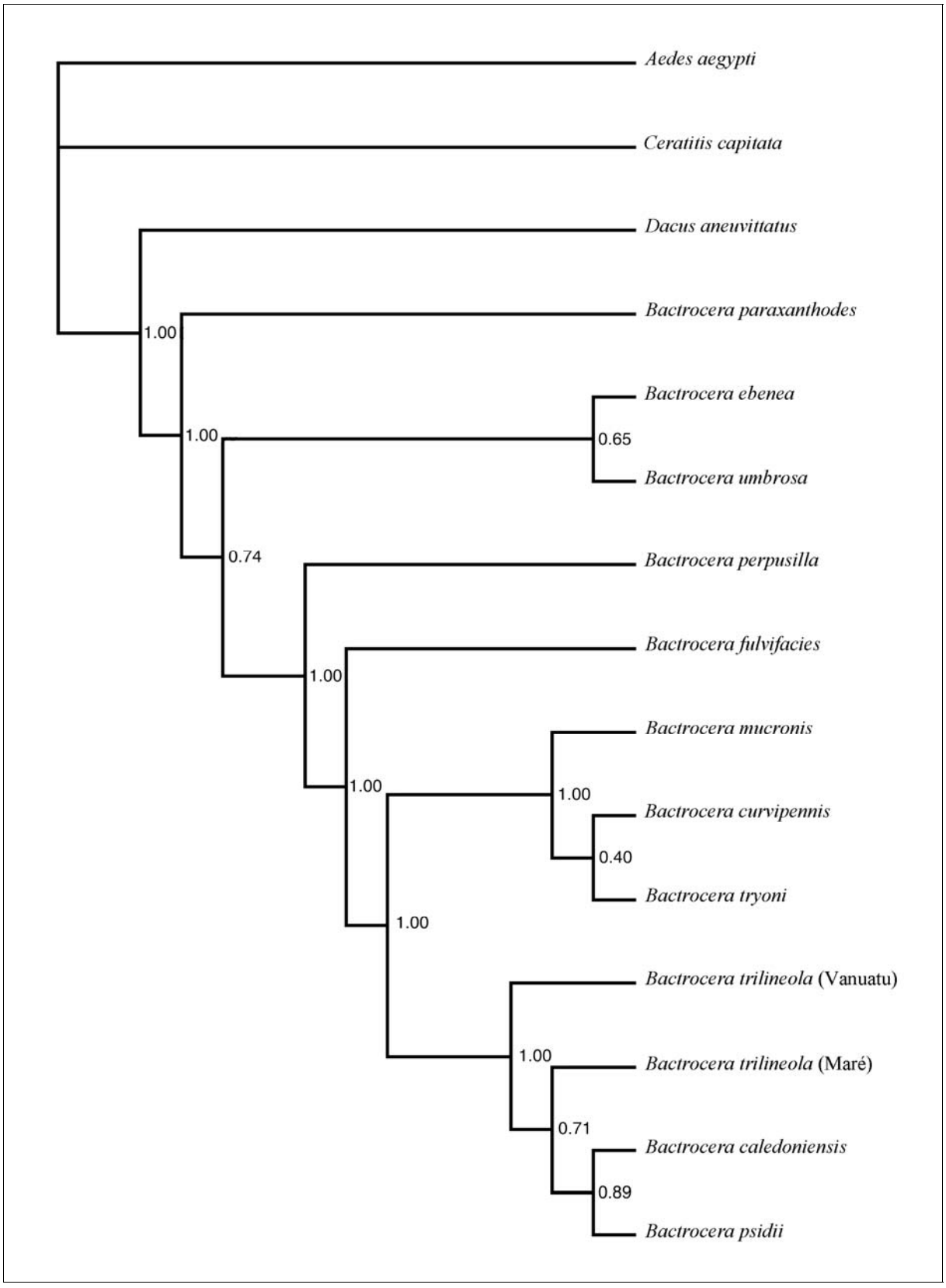


Figure 38 – Arbre en inférence bayésienne.

3.5. Discussion et conclusions

La portion de gène séquencée est insuffisante pour statuer formellement sur le positionnement des différentes espèces endémiques, cependant le résultat apparaît congruent pour plusieurs espèces et groupes d'espèces.

La position de *Dacus aneuvittatus* ne peut être certifiée ici, car d'autres gènes et un échantillonnage plus large seraient nécessaires pour confirmer ou infirmer ce positionnement. Cette hypothèse avait été proposée par Drew et Hancock (2000) puis rejetée (Smith *et al.* 2003). Cependant, on peut faire l'hypothèse que les genres *Bactrocera* et *Dacus* constituent bien deux ensembles distincts phylogénétiquement, ce qui est d'ailleurs illustré par plusieurs travaux. Aujourd'hui, l'hypothèse retenue est que les genres primitifs *Ichneumonopsis* et *Monascrotichus* seraient à l'origine des genres *Bactrocera* et *Dacus* (Drew et Hancock 2000). Les deux genres se seraient diversifiés écologiquement au début de la dislocation du Gondwana et de la dérive du sous-continent indien vers la Laurasia : les *Dacus* aux tergites fusionnés se sont principalement associés aux Apocynaceae (= Asclepiadaceae) dans les savanes, pendant que les *Bactrocera* aux tergites libres se sont associés à des fruits de forêts humides. *Tylophora biglandulosa*, la seule espèce d'Apocynaceae hôte larvaire confirmée de *D. aneuvittatus* (Amice et Sales 1997b, Mille 2008) se retrouve aussi bien en forêt humide qu'en forêt sèche de la même manière que *T. anisotomoides*, alors que *T. micrantha* est seulement connu de forêt sclérophylle (Jaffré *et al.* 2004). Sachant que *T. biglandulosa* est considérée comme autochtone et non endémique (Jaffré *et al.* 2004), il serait nécessaire de vérifier le statut-hôte des deux autres espèces de *Tylophora*, mais aussi de plusieurs autres espèces d'Apocynaceae endémiques de Nouvelle-Calédonie. Cela permettrait de vérifier si cette espèce est restée inféodée aux forêts sclérophylles comme la majorité des espèces de ce genre.

Le genre *Bactrocera* apparaît monophylétique en Nouvelle-Calédonie, puisque toutes les espèces forment un clade dans notre analyse, mais il faut tempérer ce résultat car l'échantillonnage avec une seule espèce de *Dacus* est trop réduit. La première espèce qui apparaît est *B. paraxanthodes*, une espèce sténophage (**Figure 39**) des Araliaceae, inféodée aux genres *Schefflera* et *Strobilipanax* et dont les mâles répondent à l'attractif sexuel méthyle-eugénol. Drew *et al.* (1997) intègrent cette espèce dans le « complexe *xanthodes* ». *Bactrocera xanthodes* est une espèce présente à Wallis et Futuna, aux Îles Cook, aux Samoa Américaines, aux Samoa Occidentales, aux Îles Tonga, aux Îles Fidji, à Nauru et peut-être à Niue (Drew *et al.* 1997).

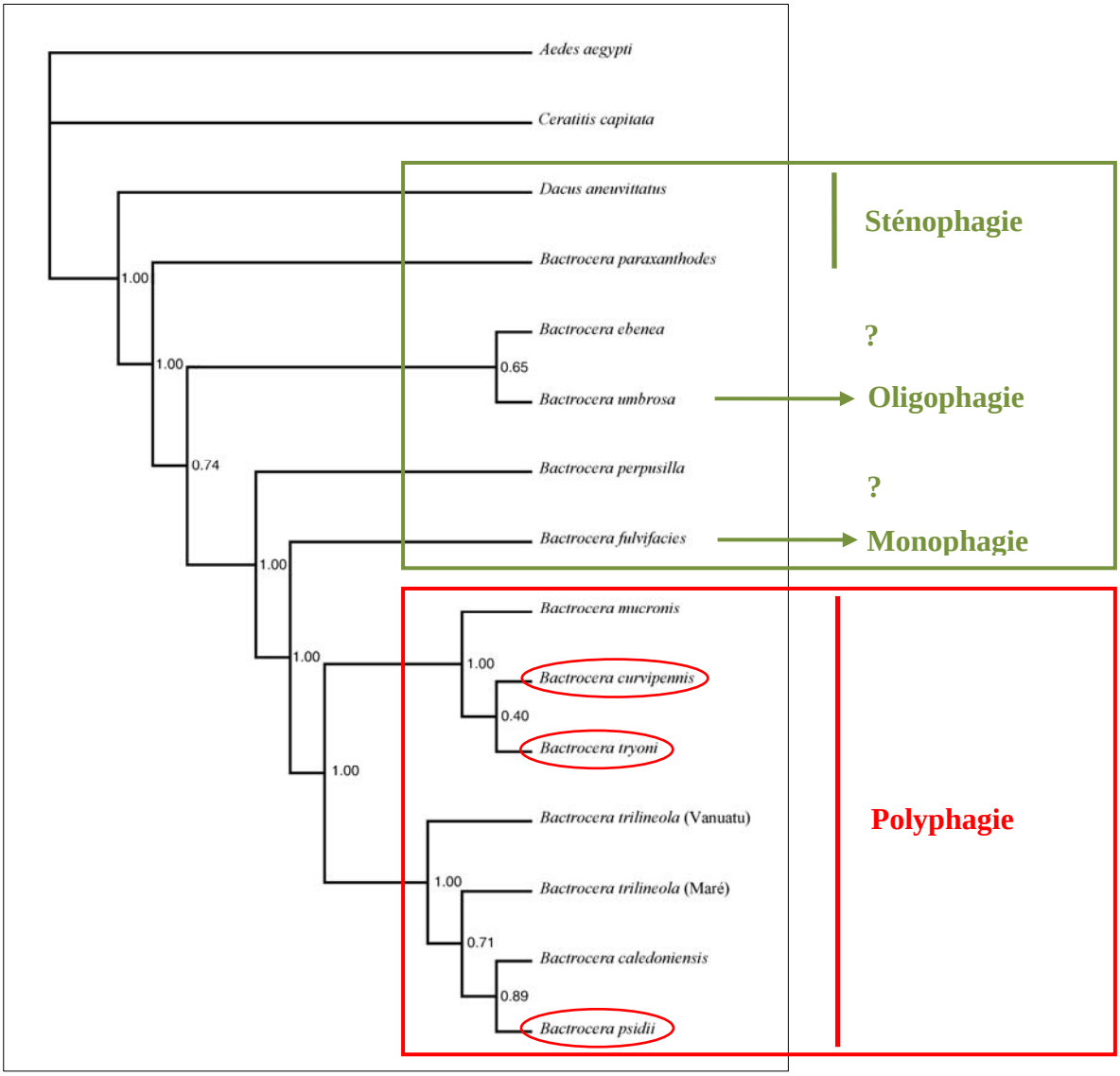


Figure 39 – Répartition des espèces selon leur régime alimentaire et position des trois principales espèces (ellipse rouge).

Une étude moléculaire de ce complexe d'espèces indique que deux groupes distincts coexistent dans le Pacifique, l'un de Fidji et Tonga et le second du Vanuatu (Hoeben *et al.* 1996) mais sans intégrer *B. paraxanthodes*, seulement présente en Nouvelle-Calédonie. Une étude plus large de ce complexe pourrait être menée afin à connaître les relations de ces espèces entre elles.

En l'absence d'informations sur la (ou les) plante(s)-hôte(s) de *B. ebenea* (**Figure 39**), le clade formé par *B. ebenea* et *B. umbrosa* est difficile à expliquer. Seules des études plus poussées avec l'extraction d'autres gènes, pourra éventuellement expliquer cette relation phylogénétique. Ces deux espèces, distinctes sur le plan morphologique sont sensiblement de la même taille et plus grosses que les autres espèces. La proximité phylogénétique entre ces deux espèces pourrait inciter à rechercher la (ou les) plante(s)-hôte(s) de *B. ebenea* vers la famille des Moraceae ou des familles voisines, sachant que *B. umbrosa* est oligophage avec deux espèces d'*Artocarpus*. En Nouvelle-Calédonie, les Moraceae comprennent 37 espèces dont 73 % sont endémiques (Jaffré *et al.* 2004).

Bactrocera perpusilla est également une espèce dont la (ou les) plante(s)-hôte(s) reste(nt) inconnue(s). Si on considère son sous-genre *Sinodacus* (Drew 1989a), sa place taxonomique est intéressante mais seules la connaissance de la plante-hôte et une étude phylogénétique plus vaste permettront de mieux positionner cette espèce.

Dans la topologie obtenue, *B. fulvifacies* se positionne en groupe-frère des deux groupes monophylétiques composés d'espèces polyphages (**Figure 39**) vues plus loin. *B. fulvifacies* est une espèce monophage stricte inféodée à *Olea paniculata* (Oleaceae) (**Figure 39**). Le positionnement obtenu en **Figure 38**, indique que la monophagie pourrait être un passage avant la polyphagie lors de la spéciation, à condition que l'espèce vue précédemment *B. perpusilla* soit également monophage ou sténophage.

L'avant-dernier groupe monophylétique est constitué de *B. mucronis*, *B. curvipennis* et de *B. tryoni*. Ces espèces sont toutes les trois polyphages (**Figure 39**). Le fait que les deux espèces endémiques *B. mucronis* et *B. curvipennis* se groupent avec l'espèce introduite *B. tryoni* paraît surprenant. Mais si on considère les résultats d'Armstrong et Ball (2005) (sur 60 espèces) et l'arbre phylogénétique du site de BOLD (sur 116 espèces) disponible en **Annexe III,** tous deux obtenus avec le gène mitochondrial *cytochrome oxydase I* (COI), *B. curvipennis* semble bien faire partie du complexe *tryoni*. Ce complexe d'espèces est composé de *B. tryoni*, *B. aquilonis* (espèce allopatrique de *B. tryoni* seulement présente dans le Nord du continent australien) et de *B. neohumeralis* (espèce sympatrique de *B. tryoni*) même si le support de rééchantillonnage ou « *bootstrap* » est considéré faible (Armstrong et Ball 2005).

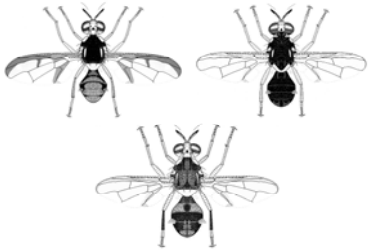
Dans une étude ultérieure, il serait intéressant de comparer les espèces *B. curvipennis* et *B. mucronis* avec les trois espèces du complexe *tryoni*.

Le dernier groupe est constitué par *B. caledoniensis*, *B. psidii* et *B. trilineola* (de Maré et du Vanuatu). *B. caledoniensis* et *B. trilineola* font partie du complexe *frauenfeldi* (Drew 1989a). Mais dans l'étude moléculaire d'Armstrong et Ball (2005) et aussi sur le site BOLD (**Annexe III**), les espèces *B. melanotus* (Îles Cook), *B. neocognata* (Indonésie), *B. jarvisi* (Australie) et *B. kirki* [Polynésie Française, Tonga, Samoa Américaines, Samoa, Niue, Wallis et Futuna, Rotuma (Îles Fidji)] semblent faire partie du complexe *frauenfeldi*. Ce groupe constitué par *B. caledoniensis*, *B. psidii* et *B. trilineola* (des Îles Loyauté et du Vanuatu), pourrait aussi être étudié de manière à expliquer leurs relations phylogénétiques. On peut supposer que *B. trilineola* serait l'ancêtre des deux espèces néo-calédoniennes *B. caledoniensis* et *B. psidii*. Mais sur le plan moléculaire, *B. trilineola* du Vanuatu et « *B. trilineola* de Maré » sont considérées comme une seule et même espèce (Karen Armstrong, com. pers.). La situation originale résultant de la position de l'individu collecté à Maré mérite donc d'être étudiée de manière plus approfondie. Michaux et White (1999) ont montré qu'avec *B. caledoniensis*, la Nouvelle-Calédonie était proche de la Micronésie (en particulier des Mariannes du Nord avec *B. ochrosiae*), ce que les auteurs eux-mêmes considèrent comme équivoque. Ceci peut peut sembler difficilement explicable du point de vue biogéographique, mais au même titre que les deux espèces précédemment citées, on peut noter l'étrange distribution d'*Ornithoschema mallochi* à Guam (île de la Micronésie) et en Nouvelle-Calédonie (*cf.* **Tableau VI**).

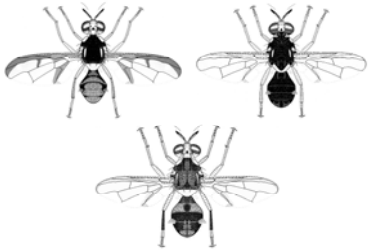
En conclusion, il est intéressant de noter que les espèces polyphages, importantes sur le plan économique, appartiennent à deux clades distincts, l'une, *B. curvipennis* montrant une origine semble-t'il australienne, l'autre, *B. psidii* montrant une origine possible du Vanuatu, bien que sa tolérance au nickel puisse au contraire la positionner à l'origine des espèces du complexe *frauenfeldi*. Par ailleurs, il semble probable que la monophagie soit un « passage évolutif obligé » pour les espèces polyphages, les groupes frères des deux « groupes polyphages » étant monophages (**Figure 39**). Il serait également intéressant de savoir si la polyphagie favoriserait la spéciation. En effet, on peut remarquer que les espèces polyphages sont regroupées, apparaissant plus proches (**Figure 39**). C'est pourquoi Drew et Romig (2000) ont souligné l'importance du comportement dans la spéciation. Ces auteurs pensent que les processus de spéciation des Dacinae et leurs relations phylogénétiques ne pourront être finalisés que lorsque la synthèse d'études taxonomiques et éthologiques intensives, au

sein des espèces dans leurs habitats endémiques, sera accomplie. Les interactions comportementales et biologiques entre les Mouches des fruits et leurs plantes-hôtes, en particulier au sein de leur habitat endémique, ont fortement influencé l'évolution des associations ravageurs/plantes-hôtes qui, en retour ont sûrement une grande influence sur l'évolution des espèces de mouches et *a fortiori* sur les processus de spéciation. Ces auteurs ajoutent qu'en conséquence, toute évaluation phylogénétique au sein de la famille des Dacinae, doit aussi faire l'objet de travaux sur la biologie et l'éthologie en particulier sur la ou les plante(s)-hôte(s). De plus, Drew (2004) considère que le « système spécifique commun de reconnaissance pour la rencontre et la fécondation » (*in* Lherminer et Solignac 2000) ou *Specific-Mate Recognition System* convient bien aux Dacinae, compte-tenu de leur système reproductif basé sur les espèces-hôtes et les habitats associés qui, relié au potentiel de spéciation allopatrique dans les vastes systèmes insulaires, permet plus facilement la spéciation.

Le présent travail est seulement une amorce de ce qui pourrait être fait avec les espèces endémiques de *Bactrocera* et de *Dacus*. Des travaux complémentaires d'extraction d'ADN et de séquençage du gène 18S par exemple, en incluant *B. grandystilus*, seraient une priorité. Les séquences obtenues pourraient être comparées aux 83 séquences de *Bactrocera* et aux 50 séquences de *Dacus* au sein du réseau BOLD. Subséquemment, les alignements et constitutions d'arbres pourraient expliquer, de manière plus rationnelle, les relations phylogénétiques ainsi que la biogéographie de ce groupe important sur le plan économique.



CHAPITRE III - *COMPORTEMENT DES TROIS MOUCHES DES FRUITS D'IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DE NOUVELLE-CALÉDONIE*



CHAPITRE III – *COMPORTEMENT DES TROIS MOUCHES DES FRUITS D'IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DE NOUVELLE-CALÉDONIE*

Dès qu'on veut creuser un peu le moindre détail des choses, se dresse un pourquoi auquel ne peut répondre l'investigation scientifique. L'énigme du monde a certainement son explication ailleurs que dans les petites vérités de nos laboratoires. Mais laissons Micromégas philosopher, et revenons au terre à terre de l'observation.

Jean-Henri FABRE

Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons observé que parmi les Dacinae présentes en Nouvelle-Calédonie, seules *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni* étaient considérées comme insectes de quarantaine et d'importance économique.

Le comportement de l'espèce exogène *B. tryoni* est bien étudié dans sa région d'origine, alors que celui des deux espèces endémiques reste méconnu à bien des égards. Les séquences comportementales décisives des Tephritidae ont été étudiées et sont bien documentées (*cf* **Chapitre I**), mais les enchaînements diffèrent d'une espèce à l'autre et ces différences peuvent être mises au jour lors d'études plus fines. Au sein du comportement sexuel proprement dit, les différences les plus importantes entre espèces sont les périodes pendant lesquelles ce comportement a lieu (*cf* paragraphe 1.2. Discussion de l'article 3). C'est l'étude des rythmes circadiens qui permet d'observer ces périodes déterminantes de l'histoire naturelle de ces insectes. Cette étude portant sur les deux espèces endémiques *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii* comparées à l'espèce introduite *B. tryoni*, a permis de montrer des périodes d'appel distinctes.

Lors du comportement pré-copulatoire, les mâles frottent leurs organes spécialisés (**Figure 40**). Pendant ce frottement, un « chant » faisant partie de cette séquence comportementale est produit. L'acoustique de ce chant constitue une autre différence importante entre espèces lors du comportement pré-copulatoire (*cf* Tableau 1 de l'article 3). Une étude acoustique préliminaire a donc été réalisée pour caractériser finement les sons émis par les mâles des trois espèces nuisibles lors de leurs périodes respectives d'appel.

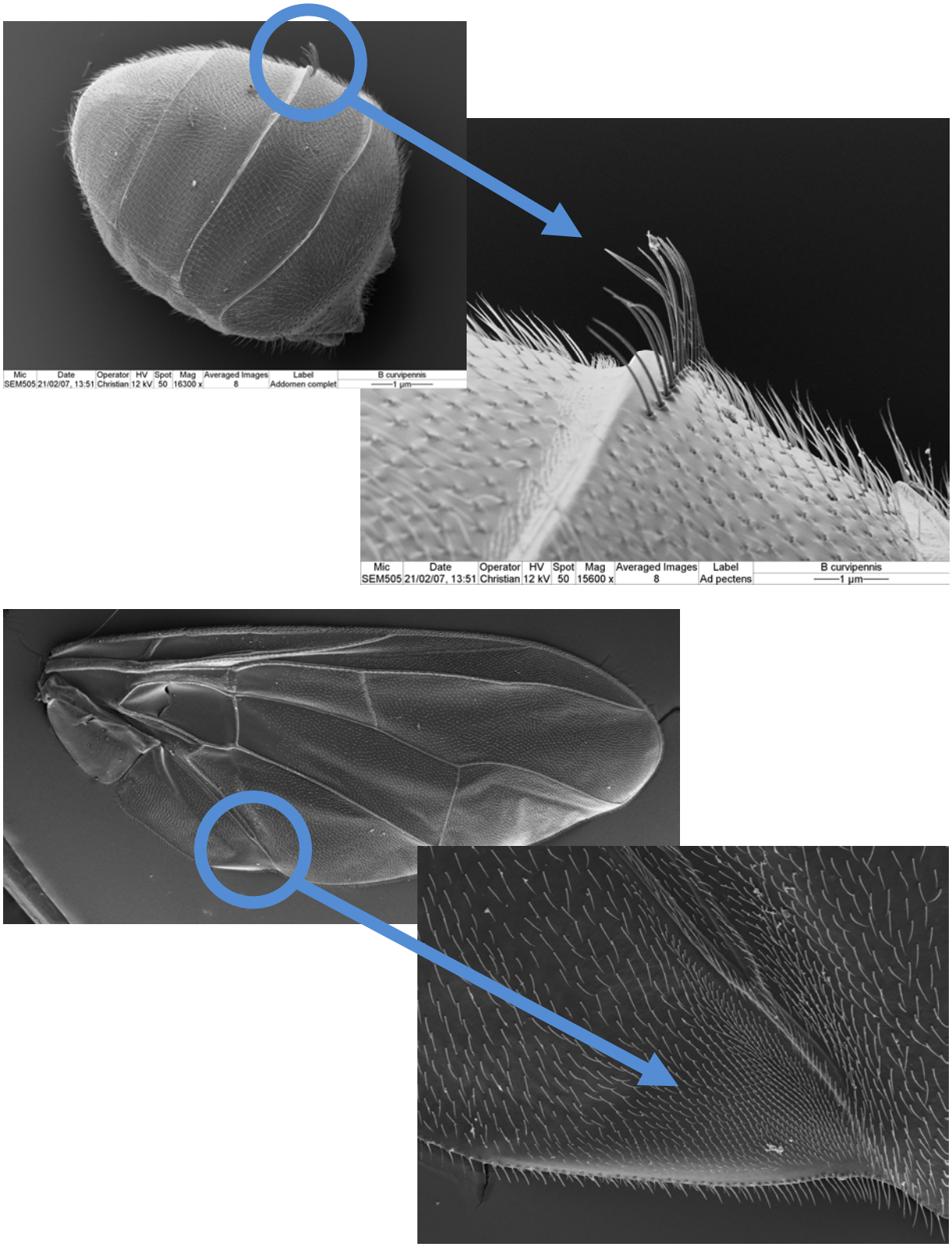


Figure 40 – Photos MEB/SEM des détails et positions des pectens et des microtriches : les pectens (en haut) chez *Bactrocera curvipennis* et les microtriches (en dessous) chez *B. psidii*, organes spécialisés chez le mâle pour le comportement pré-copulatoire (Photos CM).

A. COMPORTEMENT PRÉ-COPULATOIRE DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES

1. RYTHME CIRCADIEN DE L'APPEL PRÉ-COPULATOIRE

1.1. Contexte

Les rythmes (ou horloges) circadiens sont des paramètres qui ont été étudiés sur de nombreuses formes de vie (Dunlap 1999). Ces horloges internes régulent une large gamme de processus physiologiques et comportementaux. Elles sont notamment responsables de la bonne santé et de la forme physique des organismes (*fitness*). Pour ces organismes, les rythmes circadiens ont aussi une valeur adaptative (Paranjpe et Sharma 2005).

Les horloges circadiennes sont définies par : (1) une périodicité basée sur 24 heures, (2) une protection contre des changements de température, de nutrition et de pH, au sein de limites physiologiques permises, et (3) une adaptabilité autour d'une période précise de 24 heures. Ce dernier point est une propriété-clef de ces horloges, connue sous le terme d'« entraînement » permettant aux organismes de garder la notion de temps au sein de leur environnement local (Paranjpe et Sharma 2005).

La photopériode est notamment un facteur externe parmi les plus importants pour l'activité sexuelle des Tephritidae. Causse et Féron (1967) ont montré, chez *Ceratitis capitata*, que lorsque des mouches âgées de 10 jours étaient soumises à 48 heures de lumière continue, l'effet du rythme nycthéméral d'accouplement était supprimé. Les mouches maintenues en photopériode naturelle avaient une activité sexuelle qui s'arrêtait à 18 heures, alors que celles soumises à la lumière continue, montraient une activité sexuelle permanente. Les auteurs concluaient que l'effet du rythme nycthéméral d'accouplement était purement et simplement supprimé. Ils ont aussi montré que la dernière phase obscure subie conditionnait la durée de l'activité sexuelle.

L'étude de ces rythmes permet donc de connaître une partie importante de l'emploi du temps de chaque espèce, ce qui doit être acquis pour les deux espèces endémiques.

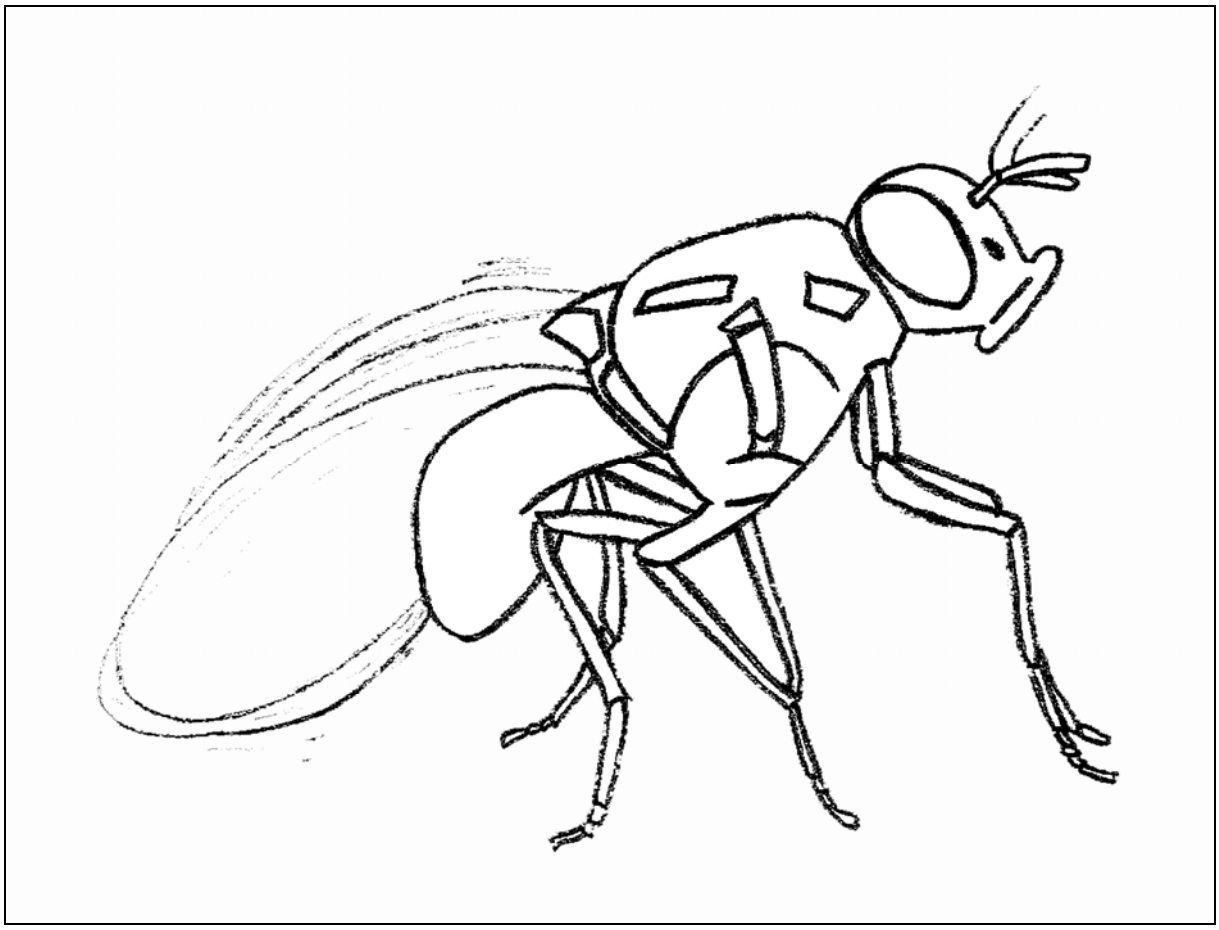


Figure 41 – Position du mâle de *Bactrocera psidii* battant des ailes lors du comportement d'appel pré-copulatoire, les ailes devenant pratiquement invisibles (Dessin P. Taton et M. Hoarau).

1.2. Matériels et méthodes

Dix mouches mâles vierges (séparées des femelles trois jours après l'émergence) issues des élevages du laboratoire, élevées depuis plus de 50 générations, et sexuellement mûres (âgées d'au moins 15 jours) sont utilisées dans chacune des cinq cages (30 x 30 x 30 cm) mises en place pour l'essai. Les cages d'expérimentations sont pourvues en sucre, hydrolysats de protéines et en eau à volonté. Les mouches mâles sont disposées dans les cinq cages la veille au soir pour éviter le stress dus aux manipulations. L'expérience est réalisée en continu de 4H30 ou 5H00 du matin jusqu'à 19H00, du début à la fin de la période naturelle d'éclairement. Le nombre de mâles en appel phéromonal est compté et noté toutes les demi-heures. Lors de chaque observation, l'intensité lumineuse est mesurée et enregistrée à l'aide d'un luxmètre (Lutron LX-105, Taiwan), ainsi que la température et l'humidité relative (Cox Recorders Upland, Californie, USA).

Pour les analyses statistiques, pour chaque essai, nous avons calculé la moyenne des pourcentages de mâles en appel (**Figure 41**) dans les cinq cages d'observation à chaque intervalle de 30 minutes. Les valeurs indiquées sont des moyennes ± SEM (erreur standard à la moyenne). Du au faible nombre d'échantillons (n = 5 cages d'observation), les pourcentages n'étaient pas normalement distribués. Nous avons donc comparé les pourcentages moyens de mâles en appel avec les test de Kruskal-Wallis, suivis du test non-paramétrique de Dunnett ou test de Steel (Steel 1959) pour la comparaison contre un groupe de contrôle (le premier groupe caractérisé par l'absence de mâle en appel après le lever du soleil). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Unistat 5.6 (Unistat Ltd., Londres, Angleterre).

1.3. Résultats

Les résultats de cette étude sont proposés sous la forme d'un article formaté pour être soumis prochainement au *Journal of Economic Entomology*. L'**article 3** s'intitule :

> **Mille C. and N. Hassaine.** « *Comparative study of the circadian rhythm of pre-mating calling behaviour in three significantly economic* Bactrocera *species (Diptera: Tephritidae) in New Caledonia* ».

Article 3

Comparative study of the circadian rhythm of pre-mating calling behaviour in three significantly economic *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) in New Caledonia

Christian MILLE[1], Nadine HASSAINE[2]

Abstract

Three economically important species of Tephritidae present in New Caledonia play a major role in limiting access to export markets for fresh fruits and vegetables. Here we examine the pre-mating calling behaviour. The three species showed distinct circadian rhythms of pre-mating calling behaviour. Males from two New Caledonian endemic species, *Bactrocera curvipennis* and *B. psidii*, call at dawn and from morning to the middle of the afternoon, respectively, while the introduced *B. tryoni* calls at dusk. The calling period is quite short for *B. tryoni* and *B. curvipennis* (30-60 min and 1.5-2 hr respectively), and much longer for *B. psidii* (6-9 hr). Thus, each of the three species shows a specific circadian rhythm of pre-mating calling behaviour, independent of natural patterns in light intensity. In contrast to other known flies within the Tephritidae, *B. curvipennis* is shown to exhibit calling behaviour at dawn, the first time this pattern is observed in the genus *Bactrocera*.

Key-words: Tephritidae, Fruit flies, *Bactrocera* spp., calling behaviour, sexual behaviour, New Caledonia.

Résumé

Etude comparative du rythme circadien du comportement d'appel pré-copulatoire chez trois espèces *Bactrocera* (Diptera, Tephritidae) d'importance économique de Nouvelle-Calédonie. Trois espèces d'importance économique de Tephritidae sont présentes en Nouvelle-Calédonie et sont responsables de la limitation de l'accès aux marchés d'exportation des fruits et légumes frais. Cette étude a pour objet le comportement d'appel pré-cupulatoire. Les mâles des deux espèces endémiques de Nouvelle-Calédonie, *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii*, appellent respectivement à l'aube et du matin au milieu de l'après-midi, alors que l'espèce introduite *B. tryoni* appelle au crépuscule. La période d'appel est relativement courte pour *B. tryoni* et *B. curvipennis* (30-60 min et 1,5-2 h respectivement), et plus longue pour *B. psidii* (6-9 h). Chaque espèce montre donc un rythme circadien du comportement d'appel pré-copulatoire spécifique, indépendant des conditions de d'intensité lumineuse. Contrairement à d'autres espèces connues de Tephritidae, *B. curvipennis* montre un comportement d'appel à l'aube, c'est la première fois que ceci est observé dans le genre *Bactrocera*.

Mot-clefs : Tephritidae, Mouches des fruits, *Bactrocera*, comportement d'appel, comportement sexuel, piège, Nouvelle-Calédonie

[1] Corresponding author: *Institut Agronomique néo-Calédonien / Station de Recherche Agronomique de Pocquereux, PO Box 32 - 98880 LA FOA NEW CALEDONIA mille@iac.nc.*[2] NH CONSULTANT 18, rue Paul Verlaine 98835 DUMBEA, NEW CALEDONIA *nh.consultant@lagoon.nc*.

Among the currently identified species of Tephritid fruit flies (Norrbom et Hancock 2004, Han et Norrbom 2008, Hancock 2008, Mille 2008, Mille et Hancock 2009), three are economically important in New Caledonia and are considered as international quarantine insects. These include two endemic species, *Bactrocera curvipennis* (Froggatt) and *B. psidii* (Froggatt); as well as the Queensland fruit fly, *B. tryoni* (Froggatt), which was accidentally introduced from Australia in the 1960's (Cochereau 1970). These three species are part of the Dacinae subfamily, within the tribe Dacini (Han et Ro 2009). In New Caledonia, work on these three pests has so far been focused on their developmental cycle (C. Mille un-published), primarily in order to study the effectiveness of quarantine heat treatments (Lemontey et Mademba-Sy 1995, Sales *et al.* 1997, Waddell *et al.* 2000) and, more recently, cold treatments (Mille 1995, Connolly 2002) developed for access to export markets.

One of the most important aspects of Tephritid sexual behaviour is the pre-mating calling behaviour. It is characterized by a so-called "calling phase," generally accompanied by pheromone release helped by wing fanning in the male, which leads to copulation. In most of *Bactrocera* species, males secrete droplets of pheromone from their anus, the liquid is wiped off with the tarsae of the hind legs, and is subsequently deposited on the microtrichia of the cubital cell of the wings (Kuba et Sokei 1988). Finally, wing vibrations enhance the dispersal of the pheromone by rubbing these microtrichia against the pectens (male specialized combs) on the third abdominal segment. The calling phase is the trigger for the entire remaining sequence of reproductive behaviour. It has been studied in numerous species of the main tephritid pest genera *Anastrepha*, *Bactrocera*, *Ceratitis*, *Neoceratitis*, *Rhagoletis* and *Toxotrypana* (see references in Table I).

The present study is dedicated to the circadian rythm of the pre-mating behaviour of the three economically-important fruit fly species in New Caledonia, to better understand their sexual behaviour. These data are essential for further use of the Sterile Insect Technique (SIT). This technique has been successfully used in suppressing several species of fruit flies, especially the Medfly (*Ceratitis capitata* Wiedmann), and the Mexican fruit fly (*Anastrepha ludens* (Loew)). The circadian rhythm of pre-mating calling behaviour can be used as one tool, among others, for quality control and the assessment of competitiveness between sterilized males and wild males (Hendrichs *et al.* 2002, Quilici *et al.* 2002).

The calling behaviour of *B. tryoni* has been well documented (Myers 1952, Barton Browne 1957b, Tychsen 1972). Therefore, we included this species in the present study to estimate if materials and procedures used were appropriate for the two New Caledonian

endemic species because it is known that the pattern of calling behaviour might become modified in some geographically-displaced species (Sivinski *et al.* 2001).

Materials and Methods

Origin of the flies. All flies came from the Applied Entomology Laboratory at the Pocquereux Fruit Research Station, where 30 generations have been reared, with wild flies added to the rearing cages once a year. The rearing methods are in the HortResearch manual (Clare et Lemontey 1994). Laboratory rearing was conducted under a constant temperature of 25 ± 1°C, a constant relative humidity of 60 ± 10% and with L12:D12 photoperiod under artificial light supplemented by natural light which is important for mating behaviour studies.

Procedures. For each of the three species, we used 50 males which were $\geq$ 15 days old (i.e. sexually mature), and had been separated from other flies 3 days after they emergence (and were therefore socially naive). Ten males were placed into each of five observation cages (30 x 30 x 30 cm) in the laboratory, in front of a window providing natural light. Flies had full access to water and food. Number of cages could not exceed five to guarantee reliable recording of calling males by a single observer. Transfers from the rearing cages were carried out during the previous evening of the test day in order to reduce handling stress. Light intensity (Luxmeter Lutron LX 105, Taiwan) and the number of calling males were recorded every half hour from sunrise to sunset. Temperature and relative humidity were constant (Thermo-hygro Cox Recorders California, USA) at 25 ± 2°C and 70 ± 10% and light intensity was the only variable factor. Any male beating its wings in a relatively fixed spot and otherwise remaining motionless was considered as exhibiting calling behavior. For each species, the experiment was carried out four times (for visual clarity, only one experiment per species is shown in the graphs).

Statistical analyses. In each experiment, we calculated the average percentage of calling males in the five observation cages at 30 minute intervals. Values are means ± SE. Due to the small number of samples (n = 5 observation cages), percentages were not always normally distributed. Comparisons of the average percentages of calling males were therefore assessed using Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test or Steel's test (Steel 1959) for comparisons against a control group (first group, after sunrise, characterized by the absence of calling male). All statistical analyses were performed using Unistat 5.6 software (Unistat Ltd., London, England).

Results

The calling behaviour of *B. curvipennis* (Fig. 1) occurred during and just after dawn, for a period of 1.5-2 hours according to the experiment. In *B. psidii* (Fig. 2), calling behaviour started well after sunrise, and lasted for a period of 6-9 hours. In *B. tryoni* (Fig. 3) males called at dusk for a period of 30-60 minutes. Thus, while males of *B. curvipennis* and *B. tryoni* called for relatively short periods, *B. psidii* displayed a calling behaviour of several hours.

Each species displayed a relatively precise daily cycle in calling behaviour; the onset and the duration were similar for all four experiments, even though the amount of natural light varied from one experiment to another.

Discussion

We observed distinct calling patterns among three species of tephritid pests in New Caledonia: at dawn for *B. curvipennis*, diurnally for *B. psidii*, and at dusk for *B. tryoni*.

The constancy of the onset and duration of calling behaviour within each species, independent of natural variations in light intensity, implies the presence of an internal circadian mechanism (Tychsen et Fletcher 1971). However, validation of this hypothesis requires additional experiments under conditions of constant light and temperature, in order to confirm the constancy of the calling behaviour cycle (Tychsen 1978).

The dawn calling observed for *B. curvipennis* is unique within members of the genus *Bactrocera*. Among tephritids only *Anastrepha cordata* and *A. distincta* show this pattern (Table 1).

B. psidii's diurnal calling behaviour is a pattern also observed in *B. neohumeralis*, *B. kirki*, *B. melanotus* and *B. trilineola* (Table 1).

The pattern observed for *B. tryoni* is similar to the observations of Myers (1952), Barton-Brown (1957b) and Tyschen (1972) therefore it confirms the validity of the procedures used for the two New Caledonian endemic species. It also shows that the calling behaviour of *B. tryoni* in New Caledonia was not modified in this geographically-displaced species.

Dusk calls are predominant in 31 species, including 27 within *Bactrocera* (Table 1). The results obtained with the two New Caledonian endemic species show that they do not perform their calling behaviour within that most frequent period (i.e. at dusk) for the *Bactrocera* genus.

Our experimental conditions was not designed to test lek behaviour (Emlen et Oring 1977) in the three studied species. However, this behaviour has previously been demonstrated

in *B. tryoni* (Tychsen 1977), and further studies under more natural conditions will provide information on lek behaviour in *B. curvipennis* and *B. psidii*.

Lastly, some authors have shown that fly density is an important factor influencing calling behaviour in the Tephritidae (Castrejon-Gomez *et al.* 2007). Laboratory-reared males of *Anastrepha serpentina* called independently of density, whereas wild ones only called when 5 or 10 individuals were together. The effect of fly density on calling behaviour in the two endemic New Caledonian *Bactrocera* species remains to be studied as well.

Acknowledgements

We would like to thank the team of the Applied Entomology Laboratory, Pocquereux Fruit Research Station, in particular Mrs Sylvie Cazères, Mr José Brinon, and Mr Jean-Pierre Kataoui, for the quality of their work on rearing as well as their valuable help. We also would like to thank Dr Jean-Pierre Cayol for his help in getting some valuable contacts and, Dr Bruno Scherrer for his gifted advice for the statistics for the present work.

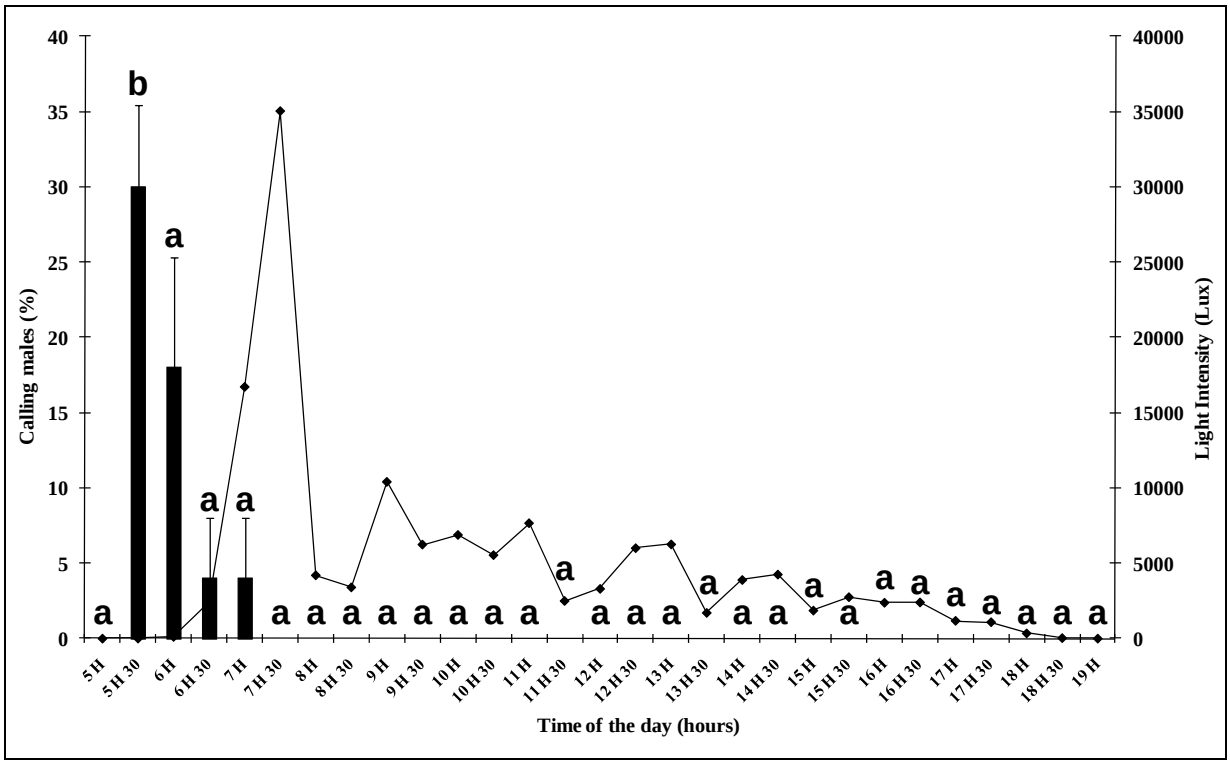


Figure 1. Variations of the percentage of calling *Bactrocera curvipennis* males, and light intensity during the day, for one of the four experiments [the values represent means ± SEM; n = 5 observation cages; Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (first group, after sunrise, characterized by the absence of calling male); $p < 0.05$ *vs*. control group; same letters show homogeneous groups].

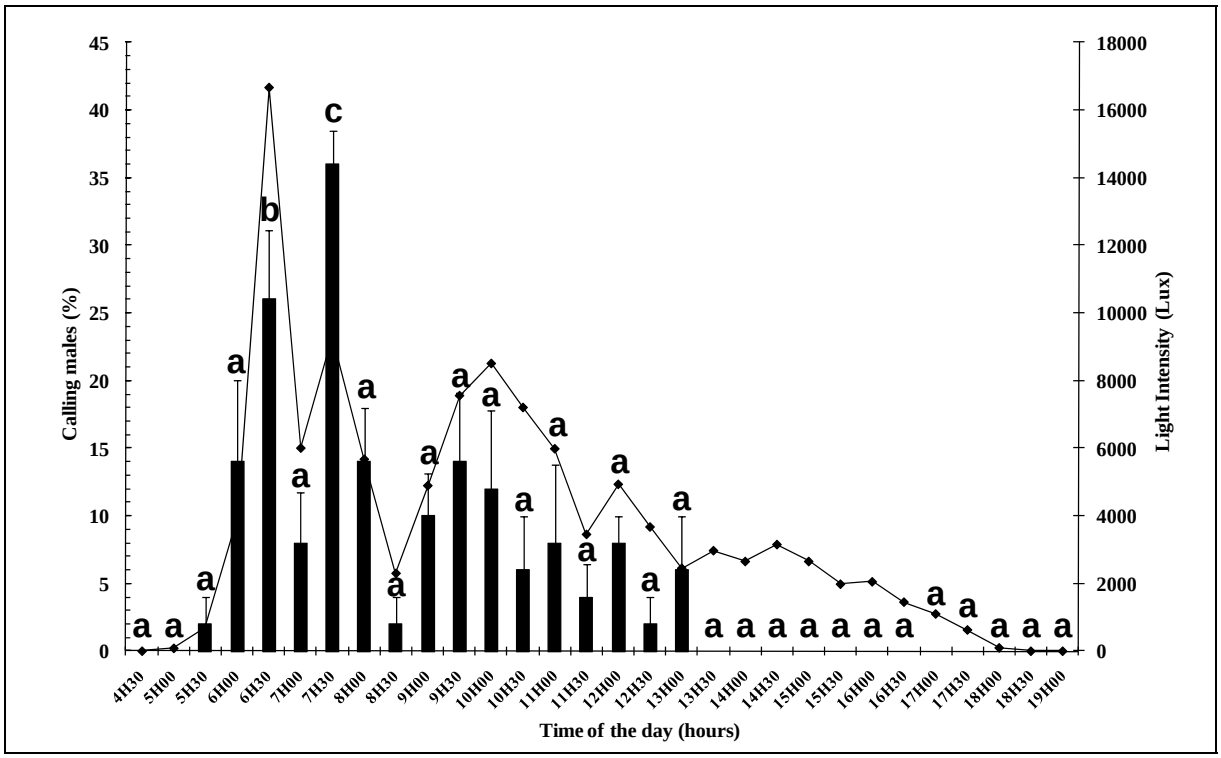


Figure 2. Variations of the percentage of calling *Bactrocera psidii* males, and light intensity during the day, for one of the four experiments [the values represent means ± SEM; n = 5 observation cages; Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (first group, after sunrise, characterized by the absence of calling male); $p < 0.05$ vs. control group; same letters show homogeneous groups].

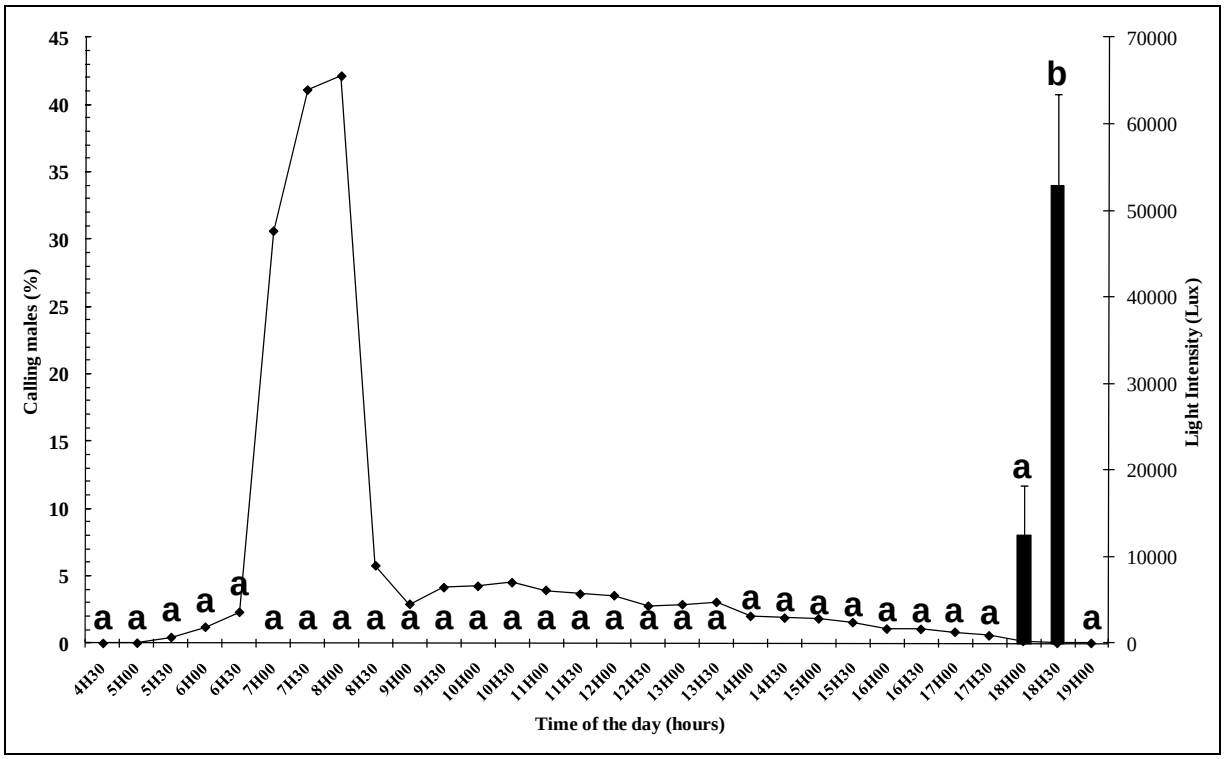


Figure 3. Variations of the percentage of calling *Bactrocera tryoni* males, and light intensity during the day, for one of the four experiments [the values represent means ± SEM; n = 5 observation cages; Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (first group, after sunrise, characterized by the absence of calling male); $p < 0.05$ vs. control group; same letters show homogeneous groups].

Table I. Calling periods in 62 frugivorous Tephritidae species in six genera, and their original geographic distribution (After Norrbom *et al.* 1998):

		Calling periods during the day					
Species	**Original geographic distribution**	**Daw**	**Mornin**	**Afternoo**	**Dus**	**Non-defined**	**References**
Anastrepha aphelocentema	Mexico		■				(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha bezzii	From Mexico to southern Brazil		■				(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha cordata	Mexico, Guatemala, Belize, Panama, Venezuela	■					(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha distincta	From USA (Texas) to Peru and Brazil	■					(Aluja *et al.* 2001a)}
Anastrepha fraterculus	From USA (Texas) to North Argentina, and Trinidad		■				(Nation 1989, Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha hamata	From Mexico to Brazil		■				(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha interrupta	From USA (Florida) to Bahamas, Cuba, Virgin Islands, Dominica				■		(Pereira *et al.* 2007)
Anastrepha ludens	From USA (Texas) to Central America				■		(Nation 1989)
Anastrepha obliqua	From Mexico to Argentina and Greater & Lesser Antilles		■				(Sivinski *et al.* 2001)
Anastrepha robusta	From Mexico to Central America		■				(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha serpentina	From USA (Texas) to Peru and Argentina, and Trinidad		■	■			(Aluja *et al.* 2001a)}
Anastrepha sororcula	Ecuador, Paraguay and Brazil			■			(Facholi-Bendassoli et Uchôa-Fernandes 2006)
Anastrepha striata	Mexico, Bolivia and Brazil		■	■			(Aluja *et al.* 2001a)
Anastrepha suspensa	Greater Antilles and Bahamas				■		(Nation 1989)
Bactrocera aglaiae	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera aquilonis	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera cacuminata	Australia				■		(Myers 1952, Raghu 2002)
Bactrocera cucumis	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera cucurbitae	From Pakistan to South China and Japan, to Bougainville Island				■		(Koyama 1989)
Bactrocera curvipennis	New Caledonia	■					Present study
Bactrocera decurtans	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera distincta	Fiji, Western & American Samoa, Tonga				■		(Allwood 1997)
Bactrocera diversa	India, Nepal, Sri Lanka, China, Thailand				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera dorsalis	India, Sri Lanka, to Vietnam& Taiwan				■		(Koyama 1989)
Bactrocera endriandrae	New Guinea, Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera facialis	Tonga				■		(Allwood 1997)
Bactrocera frauenfeldi	Belau & Northern Marianas to New Guinea and Kiribati				■		(Allwood 1997)
Bactrocera halfordiae	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera jarvisi	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera kirki	American and Western Samoa, Tonga, Niue, Society & Austral Islands		■				(Allwood 1997)
Bactrocera kraussi	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera latifrons	Pakistan, India, Sri Lanka, South China, Taiwan, Thailand, Laos, Western Malaysia, Singapore				■		(Jackson et Long 1997)
Bactrocera melanotus	Cook Islands		■				(Allwood 1997)
Bactrocera minuta	Vanuatu				■		(Allwood 1997)
Bactrocera musae	New Guinea, Australia, Bismarck Archipelago, Solomon Islands				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera neohumeralis	Papua New Guinea, Australia		■	■			(Meats *et al.* 2003)
Bactrocera oleae	Eritrea, Kenya, South Africa				■		(Mazomenos 1989)
Bactrocera opiliae	Australia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera passiflorae	Fiji, Tonga, Niue				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera psidii	New Caledonia		■	■			Present study
Bactrocera quadrisetosa	Vanuatu				■		(Allwood 1997)
Bactrocera scutellaris	India, Nepal, Burma, Thailand, South China				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera tau	India & Sri Lanka, South China & Taiwan to Indonesia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera tenuifascia	Australia					■	(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera trilineola	Vanuatu, New Caledonia		■	■			(Allwood 1997)
Bactrocera tryoni	Australia				■		(Barton Browne 1957b)
Bactrocera tsuneonis	Japan, China					■	(Sivinski *et al.* 2001)
Bactrocera umbrosa	From Western Malaysia & Philippines to Vanuatu & New Caledonia, and Micronesia				■		(Allwood 1997)
Bactrocera xanthodes	Fiji, American & Western Samoa, Tonga, Cook Island				■		(Allwood 1997)
Bactrocera zonata	Pakistan, Sri Lanka to Vietnam, Indonesia				■		(Sivinski *et al.* 2001)
Ceratitis capitata	Tropical Africa, Madagascar, Mauritius and Reunion		*	**			*(Féron 1962)** (Sivinski *et al.* 2001)
Ceratitis catoirii	Mauritius and Reunion		■				(Quilici *et al.* 2002)
Ceratitis rosa	Zaire & Uganda to South Africa, Mauritius and Reunion				■		(Myburgh 1962, Quilici *et al.* 2002)
Neoceratitis cyanescens	Madagascar, Mauritius and Reunion		■				(Brévault et Quilici 2000)
Rhagoletis conversa	Chile					■	(Yee 2002)
Rhagoletis indifferens	Canada & USA					■	(Yee 2002)
Rhagoletis juglandis	USA & Mexico					■	Papaj (pers. comm., 2007)
Rhagoletis mendax	Canada & USA		■	■			(Smith et Prokopy 1982)
Rhagoletis pomonella	Canada to Mexico					■	(Prokopy et Bush 1973)
Rhagoletis turpiniae	Mexico & Guatemala		■				(Aluja *et al.* 2001b)
Rhagoletis zoqui	Mexico			■			(Aluja *et al.* 2001b)
Toxotrypana curvicauda	USA (South Texas), to Colombia & Venezuela, West Indies, Bahamas		■	■			(Aluja *et al.* 2001b)

1.4. Discussion et conclusions

La périodicité journalière précise du comportement d'appel observée au sein de chaque espèce, indépendamment des fluctuations naturelles d'intensité lumineuse au cours de la journée, est probablement sous le contrôle d'une horloge circadienne endogène. La validation de cette hypothèse nécessite des expérimentations supplémentaires, en conditions de lumière et de température constantes, pour vérifier la persistance de la périodicité du comportement d'appel (Tychsen 1978). Cependant, plusieurs arguments vont déjà dans le sens de l'implication d'une horloge circadienne. Ainsi, des études moléculaires ont montré que les gènes *clock* et *period* sont responsables de la régulation du comportement sexuel en lien avec les fluctuations environnementales chez *B. cucurbitae* (Miyatake *et al.* 2002, Matsumoto *et al.* 2008). De plus, le gène *cryptochrome (cry)*, composant photosensible de l'horloge circadienne, a aussi été découvert chez *B. tryoni* (An *et al.* 2004).

Meats *et al.* (2003) ont étudié les hybrides de deux Tephritidae dont les périodes de reproduction (*mating time*) étaient différentes : *B. tryoni* (espèce s'appariant au crépuscule) et *B. neohumeralis* (espèce s'appariant dans la journée). Ils ont montré que la période de reproduction était un trait de caractère héréditaire et que ce caractère était une barrière difficilement franchissable pour les hybridations.

L'appel auroral observé chez *B. curvipennis* est original puisque dans la littérature, seules *Anastrepha cordata* et *A. distincta* présentent ce *pattern* (**Tableau 1** de l'**article 3**). Avant les travaux de Han et Ro (2009) sur le repositionnement des Dacini au rang de sous-famille, les genres *Bactrocera* et *Anastrepha* étaient classées dans la sous-famille des Trypetinae (Norrbom *et al.* 1998), tout en faisant partie de deux tribus distinctes, les Dacini et les Toxotrypanini, cette dernière non représentée en Nouvelle-Calédonie. L'éloignement taxonomique (les deux genres étant dans deux sous-familles distinctes) et l'éloignement géographique (*Anastrepha* est américain) ne peuvent donc pas expliquer l'existence de cet appel auroral dans le genre *Bactrocera*. Il s'agirait donc plus d'une déviance comportementale liée à la rivalité sexuelle (*sexual conflict*) qui s'avère l'un des principaux mécanismes de la spéciation (Arnqvist *et al.* 2000).

Par ailleurs, beaucoup d'énergie semble nécessaire à ces manifestations, car par exemple chez *Anastrepha suspensa*, le manque de nourriture diminue ou empêche les capacités d'appel des mâles (Landolt et Sivinski 1992). Le rythme circadien de l'appel pourrait aussi dépendre du besoin nutritionnel des mâles pour réaliser l'appel.

Le travail de synthèse présenté dans le tableau N°1 de l'article permet de situer les résultats obtenus pour *B. curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni*, au sein des Tephritidae et de donner une vue d'ensemble de la période d'appel pour 62 espèces frugivores. Les genres *Anastrepha* (14 espèces), *Bactrocera* (36 espèces), *Ceratitis* (3 espèces), *Neoceratitis* (1 espèce), *Rhagoletis* (7 espèces) et *Toxotrypana* (1 espèce) comprennent des espèces avec des appels auroraux, diurnes ou crépusculaires et sans période définie. On y remarque que l'appel auroral y est très peu représenté avec trois espèces seulement, appartenant aux genres *Anastrepha* et *Bactrocera*. Avec *B. curvipennis*, c'est donc la première fois qu'un comportement d'appel auroral est observé pour le genre *Bactrocera*. Les appels diurnes (incluant matin et après-midi) concernent 17 espèces dont deux *Bactrocera*, dont *B. psidii*. Les appels crépusculaires sont prépondérants avec 25 espèces concernées (dont 21 espèces du genre *Bactrocera*). Il faut signaler que seuls les genres *Bactrocera* et *Rhagoletis* renferment respectivement deux et quatre espèces sans période d'appel définie. A ce propos, on peut noter que la littérature est contradictoire sur la période d'appel de *Rhagoletis pomonella*. L'absence de période d'appel définie est parfois interprétée comme une stratégie permettant de restreindre les risques d'hybridation (Sivinski *et al.* 2001). Par ailleurs, chez le genre *Rhagoletis*, les mâles montrent un comportement sexuel avec défense d'un territoire (sur le fruit-hôte) appelé *resource defense mating system* (Prokopy et Papaj 2001). Ceci se rapproche du comportement observé pour le genre *Bactrocera* où la plante-hôte est un site de rendez-vous constituant un territoire pour les comportements de cour et d'accouplement (Drew et Romig 2001).

Une étude ultérieure sur le comportement de lek doit être réalisée pour *B. curvipennis* et *B. psidii*.

2. ÉTUDE ACOUSTIQUE DES STRIDULATIONS DES MÂLES DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES

2.1. Introduction

La bioacoustique est une science relativement jeune qui, associée à l'émergence des nouvelles technologies, a pris un essor considérable ces dernières années. Bien que les premières études portant sur les Tephritidae aient été entreprises il y a plusieurs décennies (Myers 1952, Monro 1953, Sivinski et Webb 1985b, a), il semble que le regain d'intérêt pour la bioacoustique des Mouches des fruits soit beaucoup plus récent, en particulier avec *Ceratitis capitata* (Mankin *et al.* 2004) ou encore *Bactrocera tryoni* (Mankin *et al.* 2008). Ces récentes études permettent d'envisager de nouveaux moyens de piégeage et de lutte, il apparaît donc important de connaître l'acoustique des trois espèces nuisibles de Nouvelle-Calédonie.

Notions générales sur le son et définitions des termes utilisés

L'intensité d'un son est appréciée par une grandeur physique : le niveau de pression acoustique dont l'unité est le décibel. L'échelle des décibels suit une loi logarithmique qui correspond à l'augmentation des sensations perçues par l'oreille.

Cette pression acoustique est corrigée en fonction de la « hauteur » de son, soit sa fréquence en hertz. Les sonomètres apportent ce type de correction ; la pondération A qui correspond le mieux à la sensation est généralement celle qui est retenue.

L'unité est donc le décibel A ou dBA. La mesure de bruit correspond à un niveau sonore équivalent (Leq) ou niveau de bruit continu et constant qui a la même énergie totale que le bruit réel pendant la période considérée.

Quelques définitions

Bruit ambiant : bruit total existant dans une situation donnée dans un intervalle de temps donné. Il est composé de l'ensemble des bruits émis par toutes les sources proches et éloignées.

Bruit particulier : composante du bruit ambiant qui peut être identifiée, spécifiquement, et que l'on désire distinguer du bruit ambiant, notamment parce qu'il est l'objet d'une requête.

Bruit résiduel : bruit ambiant, en l'absence du bruit particulier.

Emergence : Différence entre bruit ambiant (installations en marche) et bruit résiduel.

2.2. Matériels et méthodes

La méthode dite « de contrôle » est inspirée de l'arrêté du 23 janvier 1997 et de la norme correspondante NF S 31-010 sur la caractérisation et la mesure des bruits de l'environnement. Cette méthode suit les grandes étapes suivantes d'analyse d'une situation sonore :

- **Analyse du contexte**,
- **Choix des intervalles d'observation et des dates et périodes appropriées à la mesure**,
- **Acquisition des données** sur le terrain y compris une appréciation des conditions météorologiques selon une grille,
- **Analyse des mesures**.

Le résultat final des mesures est arrondi au ½ dBA le plus proche dans tous les cas hors procédure de calibrage.

Le dépouillement de signaux acoustiques est un ensemble de tâches fondées sur l'analyse d'indices audio phoniques et spectraux avec des données sur le contexte et l'environnement.

La méthode employée sur le dépouillement des signaux s'appuie sur la modélisation d'un savoir-faire pour isoler, mesurer, comparer, classer et identifier des indices pertinents dans un signal acoustique.

Pour réaliser ces dépouillements, la société « ERA » exploite des outils performants d'analyse temps réel et temps différée :

- Acquisition et traitement du signal.
- Filtres réglables en continu en temps réel, accélération / décélération sur le signal …

La méthode de mise en œuvre s'adapte aux différents signaux étudiés et à la nature des phénomènes recherchés, choix des types de représentations, paramétrage des algorithmes et exploitation des outils.

Les moyens d'acquisition MD ou enregistreur H2 ZOOM et disque informatique supportent des enregistrements de plusieurs dizaines de minutes avec des outils d'analyse permettant d'investiguer les fichiers temporels à l'échantillon près. L'enregistrement des données est rejoué, et l'ensemble des enregistrements est numérisé et mémorisé sur disque dur.

À cette occasion, on intègre les sensibilités du capteur et le gain de la chaîne d'enregistrement pour disposer des mesures en unités physiques (Pascal).

Des images amplitude/temps, et temps/fréquence sont créées, puis le signal est écouté afin d'analyser chaque enregistrement. L'analyse consiste à effectuer un inventaire systématique des indices acoustiques. Cet inventaire permet de catégoriser et classer ces indices (bruit large bande, bandes de bruit, raies). Chaque indice peut être ainsi qualifié (relevé fréquentiel, largeur spectrale, instabilité, prédominances, etc.).

Les niveaux en bande large sont obtenus à l'aide de filtres d'une largeur d'un tiers d'octave, couvrant la gamme de 5 à 10 000 Hz.

En bande étroite, les spectres sont calculés par transformée de Fourier après pondération de « Hanning ». Les gammes de base sont calculées avec 800 points en fréquence et les finesses d'analyse associées (**Tableau IX**).

À cette occasion, on applique un filtre de correction à l'enregistrement du capteur si nécessaire. Les résultats sont fournis en niveau de pression acoustique :

$$\mathbf{Lp = 20 \log (P / Po)\ dB\ (A)}$$

Avec pour référence $Po = 2 \times 10^{-5}$ Pa (Cette valeur correspond à la valeur moyenne de pression acoustique perceptible par l'oreille humaine pour un son pur de 1 000 Hz).

Courbes de pondération

L'oreille ne perçoit pas de la même façon les fréquences graves, médium et aiguës. Afin de réaliser une mesure représentative du niveau physiologique à l'aide d'un appareil électronique (sonomètre), il a été nécessaire d'introduire des filtres qui reproduisent sensiblement les sensations auditives de l'oreille. La plus courante est la pondération A (atténuation des fréquences basses et des fréquences hautes). **Le niveau sonore est alors exprimé en dB (A).**

Description du matériel de mesure

Le matériel utilisé est un sonomètre intégrateur de précision, permettant l'analyse temps réel du bruit, l'acquisition, le stockage et le transfert des mesures vers un micro-ordinateur compatible PC. Cet appareillage est conforme à la norme NF S31 109 (catégorie 1 des sonomètres), il est de type IE 33 (**Figure 43**) et de classe 2 (IVIE Larson Davis, USA, N° de série 1905B213D00, avec une calibration datant du 29 avril 2005). Les réglages utilisés sont résumés dans le **Tableau X**. Les autres appareils utilisés pour les enregistrements sont illustrés en **Figures 44 à 48**.

Contrôle de l'appareillage

Un contrôle doit être fait avant et après chaque série de mesures à l'aide d'un calibreur conforme à la norme NF S31-139. Cal 150 SN 3139 (Larson Davis). Un calibrage de l'appareil incluant un contrôle acoustique du microphone à une fréquence de 1 000 Hz, sera réalisé pour chaque série de mesures. Les résultats des calibrages sont regroupés dans le **Tableau XI**.

Description de la chaîne de dépouillement des mesures

Les données enregistrées sont transférées avec le logiciel IE33 et analysées avec le logiciel IvieXLS v4.3.12 élaborés par le constructeur. Les données recueillies avec ce matériel sont retranscrites après traitement. Elles donnent les mesures directement en Leq(A).

Description du matériel d'enregistrement

Les mesures en temps réel de contrôle pendant les enregistrements sont : Le niveau continu équivalent Leq pondéré A, le niveau de pression acoustique instantané Lp en dBA avec constante de temps rapide et la retenue du niveau maximum en dBA sont mesurés.

L'appareil possède les **caractéristiques métrologiques suivantes :**

- Dynamique de 30 à 120 dBA
- Résolution d'affichage de 1 dB
- Linéarité de ± 1,5 dB.

Paramétrage et calibration de la chaîne d'analyse et de dépouillement

Comme dans un analyseur de signaux classique le système VTR offre la possibilité d'afficher des niveaux absolus. Pour réaliser ce type de mesures il faut maîtriser l'ensemble des paramètres d'entrée. Les capteurs sont caractérisés par leur **sensibilité** (V/*EU*) et leur bande passante. L'amplificateur est caractérisé par son **gain** souvent exprimé en dB. Pour un enregistreur, il faut connaître le **gain** ou **l'atténuation** à l'enregistrement. Ce gain ou cette atténuation est exprimé en dB. La sensibilité et le gain de la chaîne sont des paramètres primordiaux car ils conditionnent le paramétrage d'entrée du système d'analyse VTR.

Description de la chaîne d'analyse et de dépouillement

Le système se compose d'un calculateur, associé à des périphériques de stockage et d'impression, disposant de deux entrées analogiques.

Les applications d'acquisition et de traitements des données enregistrent des données **en unités physiques du système international** (USI) et **en valeur efficace** (ou RMS, *root mean square*). Ces données sont homogènes à des tensions. On abrège souvent le terme « unités physiques » (UP) par l'équivalent anglo-américain « EU » (*Engineering Units*).

Ainsi, les accélérations sont enregistrées en mètres par seconde carrée, les fluctuations de pression et les niveaux de pression acoustique en Pascal (newton par mètre carré) etc… et les tensions en volts.

La **représentation** de ces signaux se fait généralement en décibels référencés à une valeur convenue ; il y a donc une opération de codage entre la description interne (du fichier, de l'analyseur…) en unités physiques et la représentation accessible à l'opérateur (graphes, synthèses de raies, …).

Le processus de mesure d'une amplitude est le suivant :

1. Acquisition du signal temporel,
2. Passage dans le domaine fréquentiel : FFT, filtrage 1/3 d'octave, banc de filtres, etc… ;
3. Mesure de la puissance efficace, par exemple : module de la FFT = (réel² + imaginaire²), ce résultat est une puissance (unité carrée : V^2, Pa^2, …, EU^2) à une constante près ;

4. Recadrage en amplitude par l'opération « racine carrée » afin d'obtenir des unités (V, Pa…, EU), le niveau obtenu est une mesure brute de l'amplitude du signal dans le filtre considéré : on parle d'amplitude donnée au **niveau de bande**.

Cette chaîne de mesure a permis d'enregistrer en parallèle et de procéder à une analyse fine et une interprétation des données.

Procédures

Pour chacune des trois espèces étudiées, une cage de 30 mâles âgés de 13-15 jours était apportée de la SRAP jusqu'au laboratoire d'ERA (M. Miguel POL) à Nouméa, pour réaliser les enregistrements. La cage était ensuite déposée dans la chambre anécoïque (**Figure 42**) construite à cet effet. Ainsi la plus grosse partie des bruits résiduels était supprimée. Le niveau acoustique a été mesuré. Ensuite l'analyse des données a été réalisée par Monsieur POL. Ces analyses ont tout d'abord consisté à isoler les sons non voulus (les vols et le « bruit résiduel ») des sons d'appel recherché (« bruit particulier »). Les résultats obtenus sont de deux types : la caractérisation des sons par des sonagrammes et des enregistrements audios pour les trois espèces. Seuls les sonagrammes sont présentés dans la partie résultats de cette expérimentation.

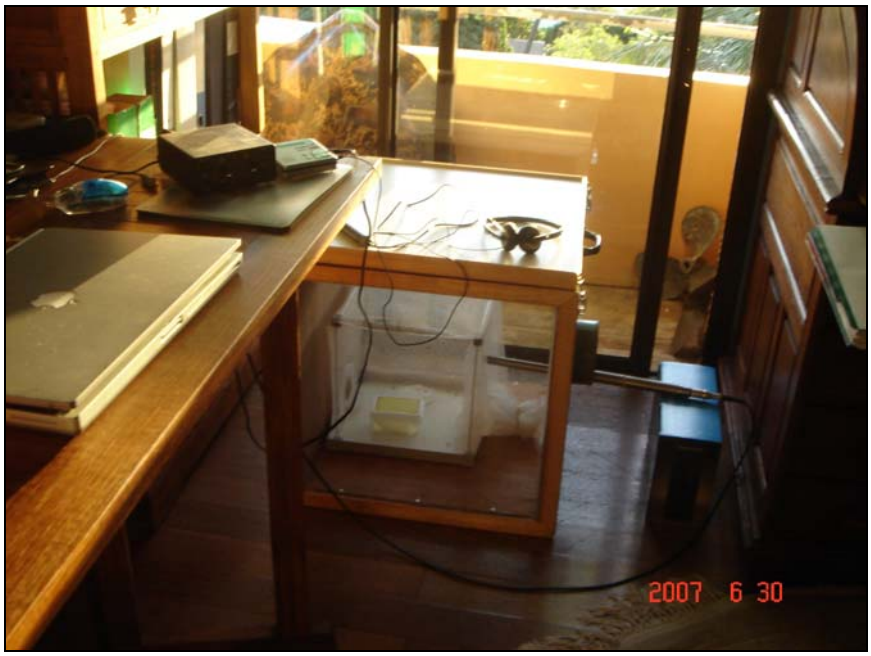


Figure 42 – Chambre anéchoïque utilisée pour les enregistrements acoustiques (Photo Miguel Pol, ERA SARL).

Tableau IX – Gammes de base :

Gamme (Hz)	Résolution (Hz)
0 - 200	0,250
0 - 500	0,625
0 - 2000	2,5
0 - 5000	6,25
0 - 10000	12,5

Tableau X – Réglages utilisés pour les matériels de mesure :

Grandeur mesurée	Lp, Leq
Pondération fréquentielle	A
Cadence de stockage	1s
Gamme dynamique	20-130
Pondération fréquentiel du LpC	C
Indices statistiques	L50, L90, L95

Figure 43 – Hewlett-Packard IE 33 (Photo ERA SARL)

Figure 44 – Enregistreur MD digital recording Sony MZ-R70 (Photo ERA SARL)

Tableau XI – Résultats des calibrages des appareils :

	Point N°1	**Point N° 2**
Avant	94,0 dB(A)	94,1 dB(A)
Après	94,1 dB(A)	94 dB(A)
Écart	0,1 dB(A)	0,1 dB(A)

Figure 45 – Enregistreur numérique avec microphone intégré : ZOOM H2 (Photo ERA SARL)

Figure 46 – Microphone : Sony ECM-MS907, « condenseur microphone C-74 » (Photo ERA SARL)

Figure 47 – DAT (*Digital Audio Tape*) Sony TCD D10 PRO II (Photo ERA SARL)

Figure 48 – Sonomètre IdB- 01 dB - MVI Technologies Group (Photo ERA SARL)

2.3. Résultats

Niveau de pression acoustique

Pour l'espèce *Bactrocera curvipennis*, le niveau sonore s'est établi entre 2 et 5 dBA (**Figure 49**). Ce niveau est resté équivalent pour les trois espèces enregistrées. L'espèce *B. curvipennis* a donné de meilleurs résultats d'enregistrements grâce à son créneau horaire d'appel, entre 4H30 et 5H00 du matin (inhabituel dans le genre *Bactrocera*) lors duquel le bruit résiduel est le plus faible, soit à un niveau d'environ 30 dBA.

Pour les trois espèces, les sons ont toujours été émis en basses fréquences, ils peuvent donc être perçus à des distances plus importantes que s'ils étaient émis en hautes fréquences.

L'atténuation normale du son dans l'air est de 10Log(D) (avec D pour distance). Le bruit particulier (le son recherché) établi entre 2 et 5 dB(A) au maximum en plus du bruit résiduel peut être perçu par l'oreille humaine dans un rayon d'environ 3 m autour de la source sonore.

Caractérisation acoustique des sons d'appel pré-copulatoire des mâles des trois espèces nuisibles

Les **Figures 50, 51** et **52** montrent les trois sonagrammes sélectionnés parmi les 19 réalisés, pour illustrer les résultats obtenus respectivement chez *B. curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni*. On peut voir que les trois chants sont différents.

D'autres figures, montrant des représentations différentes des enregistrements, sont présentées en **Annexe IV**.

Comparaison des signaux acoustiques des mâles des trois espèces nuisibles

La **Figure 53** compare les signaux acoustiques obtenus chez les trois espèces sur une période de 10 secondes. On y remarque une plus forte intensité de l'appel chez *B. tryoni* que chez les deux autres espèces. *B. psidii* se situe à mi-chemin entre *B. curvipennis* et *B. tryoni* en terme d'intensité du signal. On remarque également sur la **Figure 53** que la durée des impulsions est plus longue chez *B. tryoni* que chez les deux autres espèces. En revanche, les intervalles entre les impulsions apparaissent équivalents.

2.4. Discussion et conclusions

Les appels sonores sont donc différents pour les trois espèces nuisibles. Ces différences sont probablement dues à la forme et à l'utilisation (vitesse des battements d'ailes) des parties spécialisées (microtriches et pectens) différentes morphologiquement d'une espèce à l'autre même si ces différences sont indiscernables à l'œil nu ou au MEB/SEM.

Chez les mouches, la majorité du son est perçue grâce aux organes de Johnson situés à la base des *arista*. Hormis les organes de la vue (ocelles, yeux composés) et le funicule, tous les autres organes sensoriels sont impliqués dans la mécanoperception dont les sons et vibrations (*cf* **Tableau II**, **Chapitre I**). Les mouches perçoivent donc le son de manière beaucoup plus sensible que l'homme par exemple, grâce aux divers organes aptes à ressentir les vibrations de l'environnement.

La formule « 10Log(D) » ne correspond en aucun cas aux mesures réalisées, car elle ne s'applique qu'à la perception humaine. Il ne s'agit donc que d'une analogie avec l'oreille humaine. Ce son émis par les mâles est par conséquent sûrement audible pour les femelles bien avant que ces dernières ne perçoivent les mâles visuellement, et donc vraisemblablement à une distance plus importante. En plus du signal acoustique, les femelles seraient donc attirées par les signaux visuels, constitués par les battements d'ailes. Ces signaux visuels ont été mis en évidence chez *Ceratitis capitata* (Briceño *et al.* 1996) et sont considérés du même niveau d'importance que les signaux acoustiques. De plus, aussi bien chez *C. capitata* que chez *Anastrepha suspensa*, l'importance des signaux visuels, en particulier dans l'ultra-violet, a été mise en évidence lors de leurs comportements sexuels respectifs (Sivinski *et al.* 2004).

Le mâle appelle donc la femelle seulement lorsqu'elle est à proximité, ce qui est une optimisation de l'émission de phéromones réalisé pendant cet appel pré-copulatoire associé à ces signaux acoustiques. En effet, les mâles dépensent sûrement beaucoup d'énergie lors de ces manifestations, puisque l'on sait que chez *Anastrepha suspensa*, le manque de nourriture diminue ou empêche les capacités d'appel des mâles (Landolt et Sivinski 1992). De plus, chez cette espèce, Webb *et al.* (1984) ont montré que les mâles plus petits qui ne s'étaient pas accouplés avaient en fait produit des sons à bande passante dont la fréquence était plus large dérivant d'une inaptitude physique. Par ailleurs, cette inaptitude a été retrouvée chez les mâles de *Ceratitis capitata* dont les ailes étaient déformées suite à une mauvaise irradiation (Little et Cunningham 1978), dans le cadre du Traitement de l'Insecte Stérile.

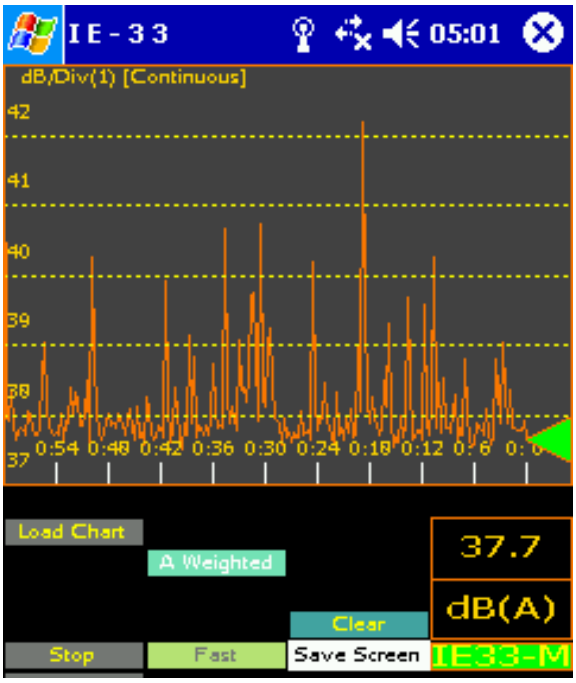


Figure 49 – Enregistrement du niveau sonore de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera curvipennis* en chambre anécoïque.

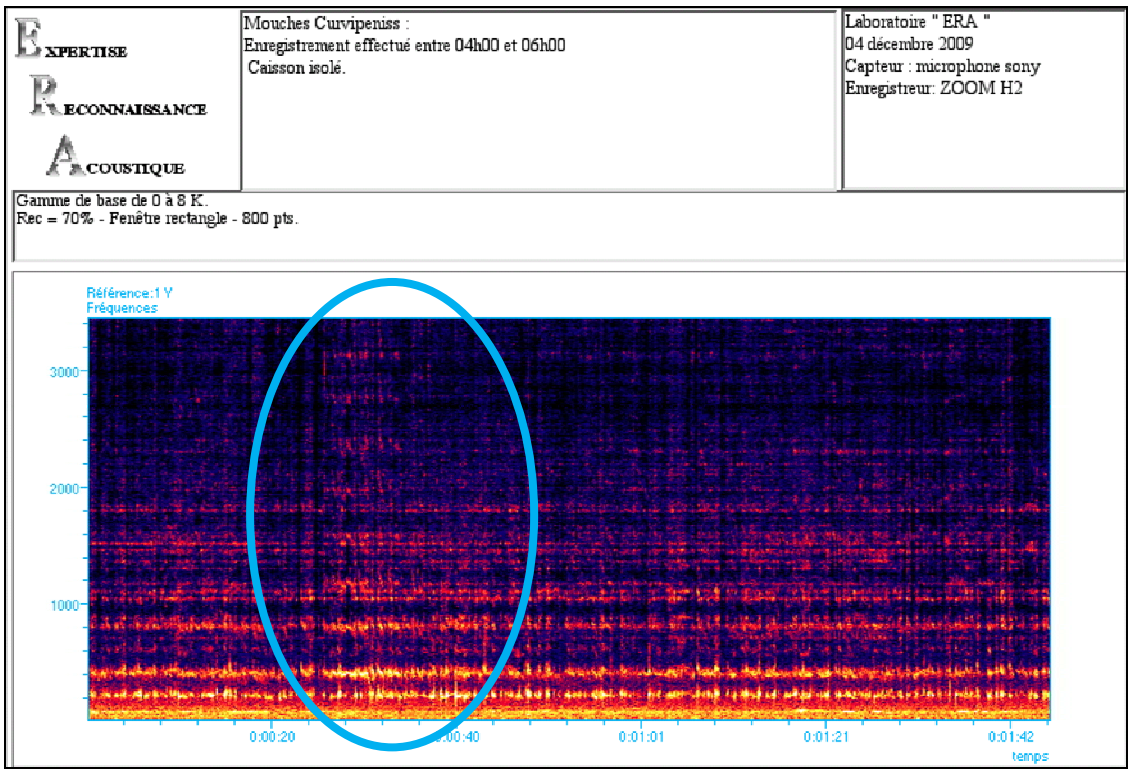


Figure 50 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera curvipennis* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel.

Ces enregistrements ont été réalisés dans une cage placée en chambre anécoïque et sans aucun support naturel. Les vibrations induites sur des supports comme les feuilles n'ont donc pas été prises en compte. Il conviendrait, dans des études ultérieures, d'intégrer ce paramètre car chez la Punaise verte (*Nezara viridula*) par exemple, il a été prouvé que les signaux acoustiques d'appel pouvaient être influencés par les substrats utilisés par les mâles et les femelles (Miklas *et al.* 2001). De plus, deux auteurs ont également montré que la vibration de substrats était un mode de communication prépondérant chez les insectes, dont bien sûr les Diptères (Cocroft et Rodriguez 2005).

Aujourd'hui, les enregistrements de l'appel pré-copulatoire des mâles des trois espèces nuisibles sont disponibles et ils pourraient faire l'objet d'autres expérimentations d'attraction en cage par exemple dans un premier temps. Si les femelles des trois espèces répondent à ces appels, on peut imaginer la fabrication d'un leurre-émetteur qui pourrait ainsi piéger des femelles avant leur accouplement.

Ces enregistrements disponibles sont issus de groupes de 30 mâles. La caractérisation du son d'un seul mâle doit être la prochaine étape, pour relier le facteur intensité acoustique à des expérimentations sonores et de lek. On pourra ainsi étudier l'importance de la sensibilité des mâles dans le système reproductif des Dacinae endémiques. De plus, l'étude précise des pulsations et des intervalles de pulsations pour chacune des trois espèces s'avérerait possible, ces caractères étant sans doute discriminatifs de l'appel entre les espèces.

Grâce aussi à ces enregistrements, il sera possible d'identifier, s'ils existent, des sons répulsifs pour les femelles et les mâles, qui ne seraient évidemment pas désagréables ou gênants pour l'oreille humaine. Le faible développement actuel des moyens acoustiques en termes de lutte contre les insectes ravageurs, permet d'imaginer de nombreuses autres pistes de recherches. Des mâles de tailles différentes pourraient être testés pour savoir si les bandes passantes ont un effet sur l'acceptation des femelles pour l'accouplement, comme observé chez d'autres espèces (Burk et Webb 1983).

Outre son intérêt évident en agriculture, pour la mise au point de moyens de lutte respectueux des agrosystèmes, la bioacoustique peut aussi contribuer à l'évaluation rapide de la biodiversité (Sueur *et al.* 2008). Ces travaux ont montré qu'avec une méthode non invasive et avec des moyens d'échantillonnage légers, la biodiversité pouvait être évaluée au niveau des unités de communautés au lieu des espèces ou des morphospecies, sur des échelles spaciales et temporelles importantes.

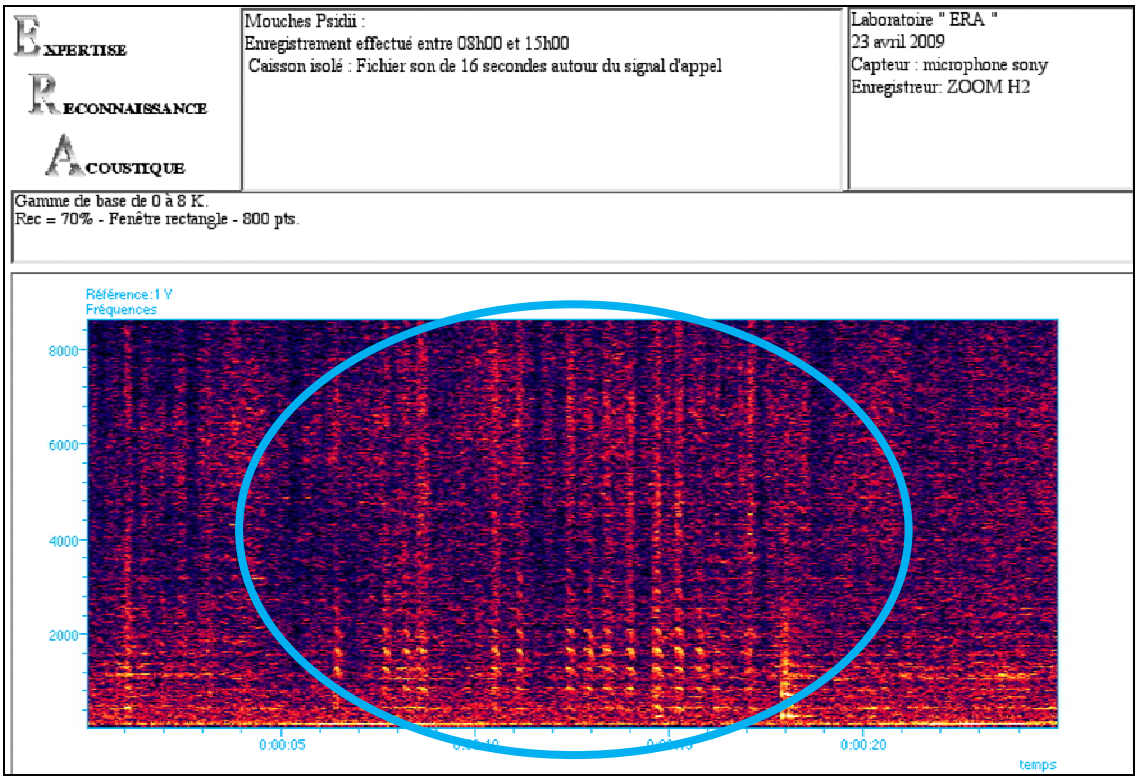


Figure 51 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera psidii* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel.

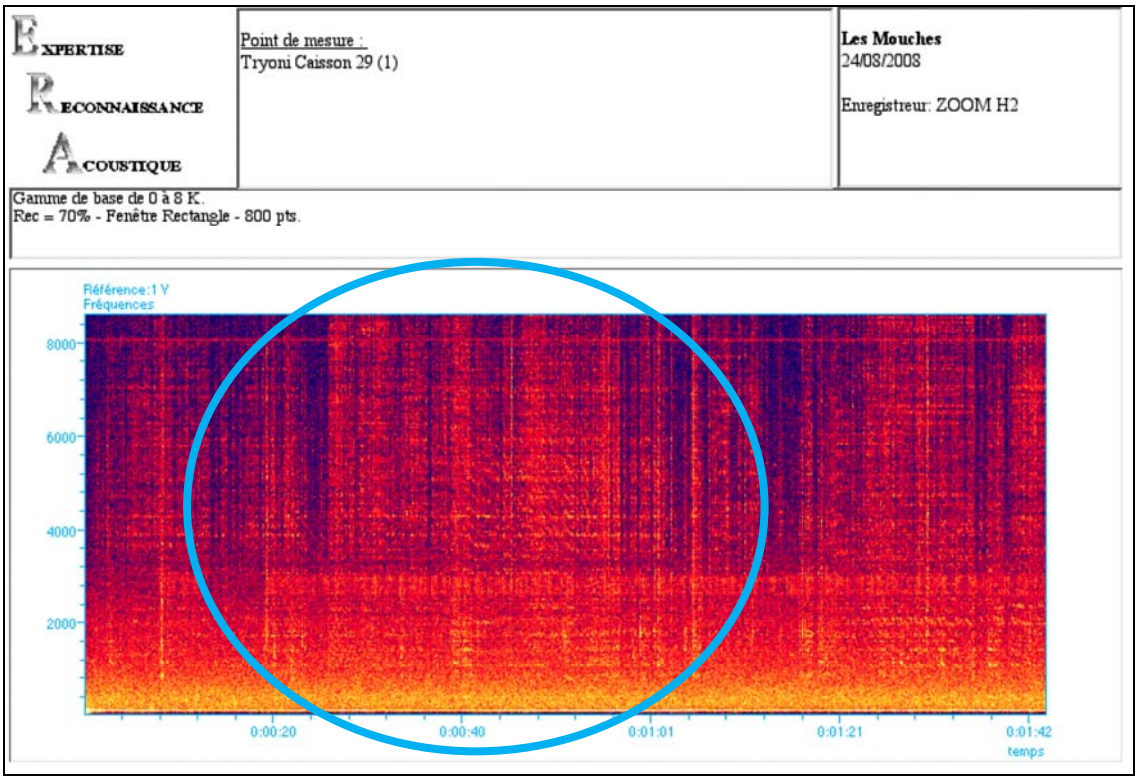


Figure 52 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera tryoni* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel.

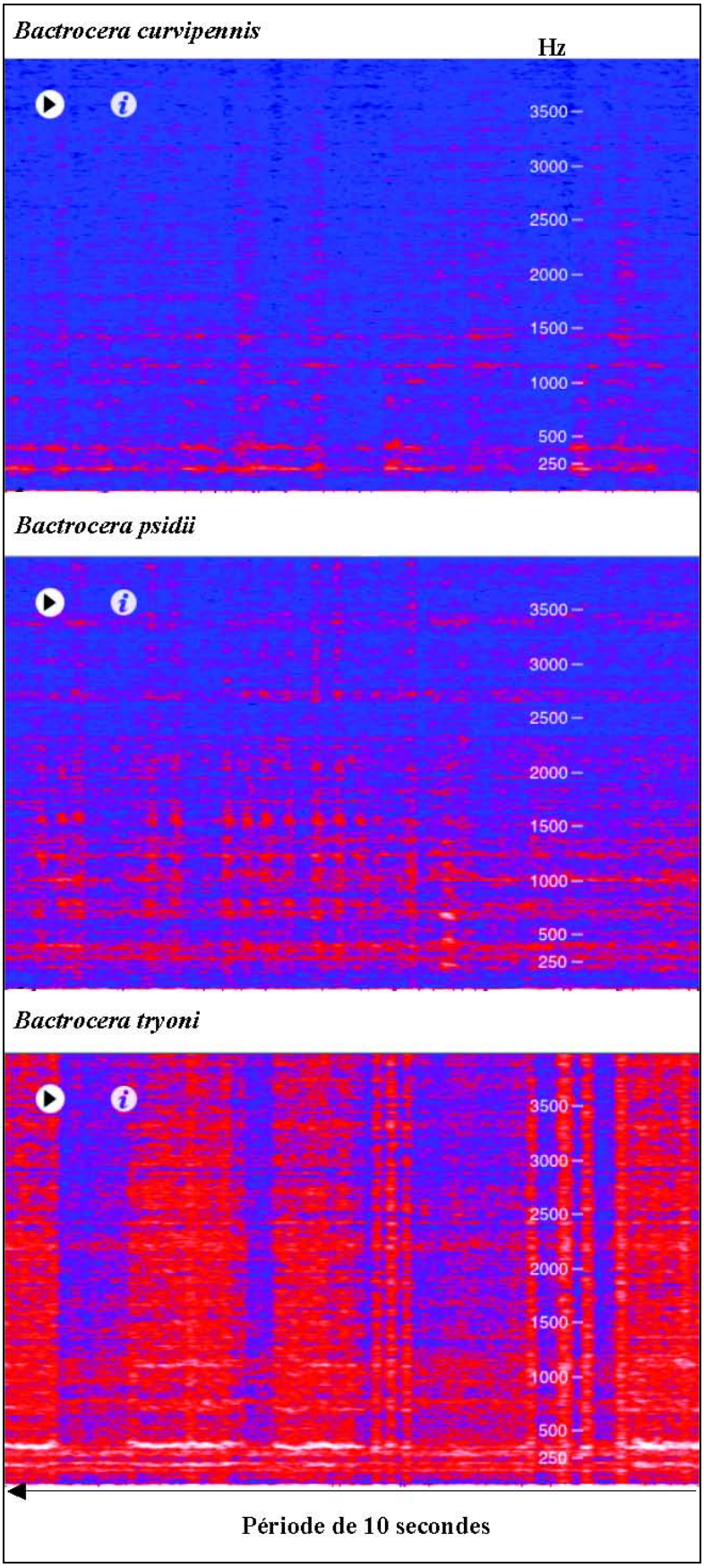


Figure 53 – Comparaison des signaux acoustiques chez les trois espèces sur une période de 10 secondes.

B. PERCEPTION VISUELLE DES TROIS ESPECES NUISIBLES : *Attractivité de sept couleurs chez les femelles non accouplées et accouplées des trois espèces nuisibles*

1. Contexte

Dans le cadre de la lutte intégrée, de nombreux moyens de lutte contre certains ravageurs sont basés sur l'utilisation des couleurs. L'attractivité, parfois étonnante, de ces couleurs et les possibilités de lutte qui en résultent sont très intéressantes dans le contexte actuel de diminution ou de suppression des insecticides. La recherche de la couleur ou des couleurs parmi les plus attractives est nécessaire pour l'élaboration d'un piège efficace contre les femelles, ravageurs primaires des cultures fruitières et légumières.

Si d'autres photorécepteurs sont présents sur l'ensemble du corps de l'insecte, les yeux composés et les ocelles constituent les principaux organes de la vue utilisés par les mouches (**Figure 54**).

Le travail décrit ci-après a été réalisé en conditions semi-réelles en cages extérieures, avec des lâchers de 300 mouches. Des femelles non accouplées ou accouplées ont été utilisées pour analyser l'influence de la charge en œufs et des modifications physiologiques associées, afin de déterminer si cet état reproductif conditionne différemment les femelles pondeuses vis-à-vis de ce stimulus utilisé parmi d'autres, dans le choix du site de ponte.

2. Matériels et méthodes

Caractéristiques des leurres utilisées

Forme et taille

Le choix s'est porté sur la sphère de diamètre de 70 mm. Les stimuli visuels étant largement étudiés chez d'autres espèces, il en ressort que la forme sphérique est la plus attractive parmi les formes étudiées. La taille des sphères permettrait également d'orienter les mouches dans leur sélection des couleurs (Nakagawa 1978, Cytrynowics 1982, Sivinski 1989). D'après ces critères, les mouches distingueraient les leurres et les associeraient à différents fruits-hôtes.

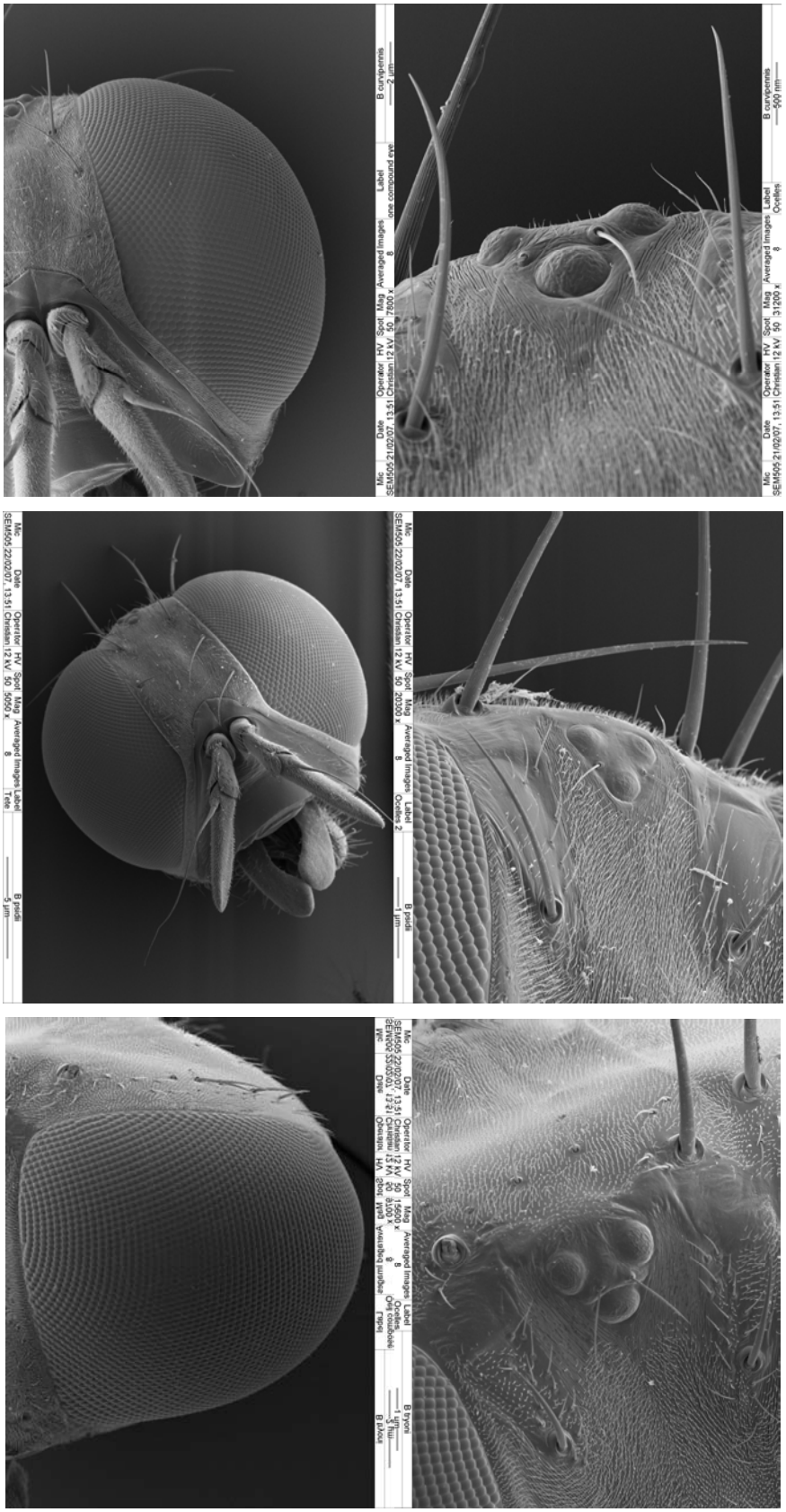


Figure 54 – Photos MEB/SEM des deux principaux organes de la vue : yeux composés (à droite) et ocelles (à gauche) des trois espèces (de haut en bas) *Bactrocera curvipennis, B. psidii* et de *B. tryoni* (photos CM).

On dispose de huit sphères plastiques creuses de 70 mm de diamètre (modèle DS704, DAPY, Paris, France). Préalablement peinte à l'intérieur avec de la peinture à l'huile Humbrol Enamel (Hornby Hobbies Ltd, Kent, Royaume-Uni), ces sphères sont recouvertes d'une couche de glue « Tangle-trap » (The Tanglefoot Co., Grand Rapids, Michigan, USA), gardant ainsi une surface lisse et un aspect brillant, facilitant le nettoyage entre chaque essai, et ce, sans modifier les caractéristiques des couleurs. Les couleurs rouge, bleu, jaune, vert, blanc, et noir ont été obtenues directement des références Humbrol (avec respectivement le rouge : HU 19, le bleu : HU 14, le jaune : HU 24, le vert : HU 18, le blanc : HU 22 et le noir : HU 21), alors que la couleur orange est issue d'un mélange de rouge et de jaune (**Figure 55**).

Caractéristiques des couleurs testées

Ces sphères sont censées reproduire un stimulus visuel semblable à celui des fruits-hôtes potentiels, afin de déterminer la couleur la plus attractive associée au comportement de ponte. La répartition des sphères dans la cage est faite de manière aléatoire pour chaque répétition afin de limiter l'effet de la position des sphères.

Les longueurs d'onde de chacune des couleurs utilisées ont été établies par spectroradiomètre USB2000 (Ocean Optics, Dunedin, Floride, USA) disponible au Centre de Nouméa de l'IRD. Les mesures sont présentées en **Figure 56**. Grâce à ces données, on peut identifier la gamme de longueur d'onde stimulant l'orientation de la mouche vers le fruit-hôte. La ou les couleur(s) ressortant comme les plus attractives pourront être caractérisées par la longueur d'onde dans laquelle elles émettent. On peut en déduire la sensibilité spectrale pour les espèces étudiées.

Procédures

Les essais sont réalisés dans une grande cage placée à l'extérieur (3 x 3 m de section carrée et 2 m de hauteur) dans laquelle on suspend des sphères engluées de différentes couleurs à environ 10 cm du plafond de manière aléatoire sur les huit positions disponibles dans la cage (**Figure 57**). Les mouches y sont lâchées avant le lever du soleil. Deux plants de letchis dépourvus de fruits, placés au centre de la cage, fournissent un lieu de protection et de repos aux mouches. Un relevé des captures des mouches est effectué toutes les heures, ainsi qu'un enregistrement de la température, de l'hygrométrie et de la luminosité. L'expérience est conduite sur une période de 12 heures, soit de 6 heures à 18 heures.

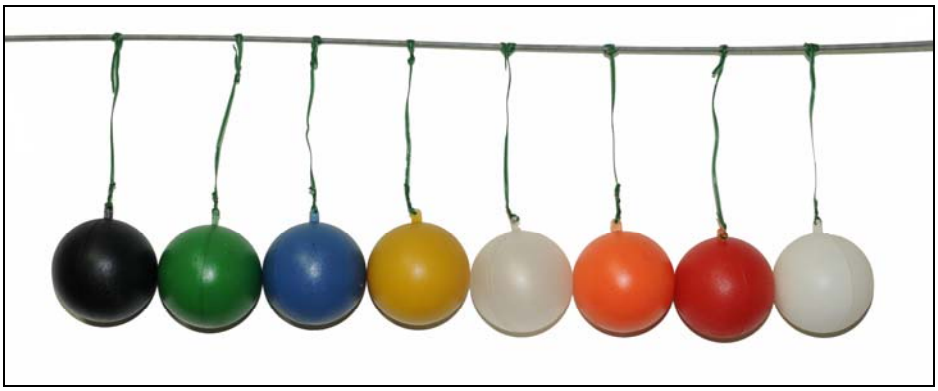


Figure 55 – Les huits sphères utilisées pour l'essai stimuli visuels (Photo CM).

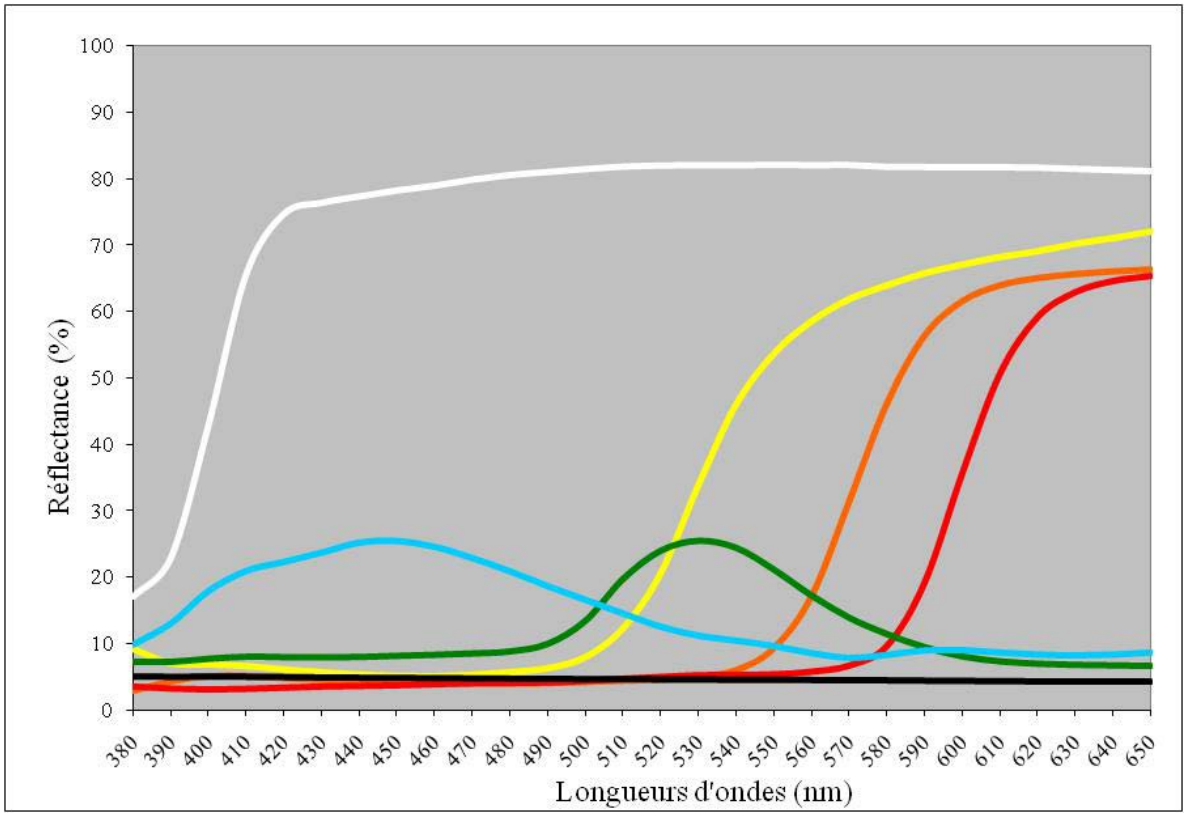


Figure 56 – Spectre de réflectance des couleurs utilisées pour les essais en cage extérieures entre 380 et 650 nm (Mesures au spectroradiomètre USB2000 avec Sylvain Ouillon, IRD, centre de Nouméa).

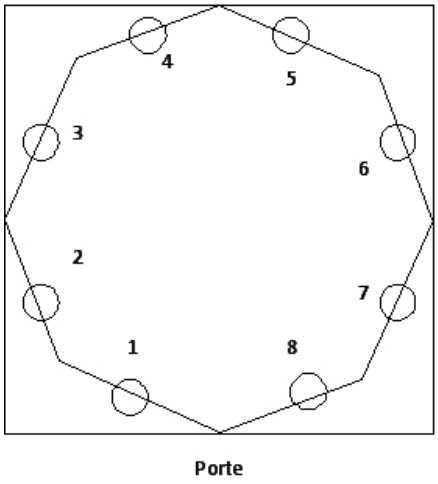


Figure 57 – Vue de la disposition octogonale des sphères dans la cage (Dessin Marianne Di Costanzo).

Pour chaque essai, on dispose de 300 femelles ayant atteint leur maturité sexuelle, et donc âgées de 15 à 20 jours. Pour chacune d'entre elles, deux conditions physiologiques sont testées : les femelles accouplées âgées de 15 à 20 jours, avant leur première ponte, et les femelles non accouplées âgées de 15 à 20 jours. Pour obtenir ces deux états physiologiques, on isole 300 femelles dans une petite cage (de 30 cm de côté), soit quelques jours avant l'expérience si l'on désire des individus accouplés et prêts à pondre, soit dans les trois jours après leur émergence, avant l'accouplement.

Cinq répétitions ont été réalisées pour chaque espèce et chacune des conditions.

Analyses statistiques des données

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Unistat 5.6 (Unistat Ltd., London, England). Pour chaque essai, l'importance du piégeage a été exprimée en pourcentage de mouches femelles capturées sur chaque sphère, par rapport à la totalité des mouches capturées sur l'ensemble des sphères. Pour chaque espèce et chaque état reproductif, les résultats correspondant à la moyenne des essais ont été exprimés sous la forme m ± SEM, où SEM représente l'erreur standard à la moyenne.

La comparaison de la moyenne de plus de deux échantillons indépendants a été réalisée grâce au test non-paramétrique de Kruskal-Wallis suivi du test de comparaison contre un groupe témoin (sphère transparente) de Dunnett.

La probabilité de l'existence d'une corrélation entre le pourcentage de mouches capturées et la réflectance relative des couleurs a été évaluée grâce au test de signification du coefficient de corrélation de rang de Kendall τ (Scherrer, 1984 p 596, 603).

L'importance de l'influence de la réflectance relative de chaque couleur sur la variation du pourcentage de capture a été estimée en calculant le coefficient de corrélation multiple ou coefficient de détermination R^2,

$$R^2 = \frac{\sum(\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum(y_i - \bar{y})^2}$$

(Scherrer 1984, 2007). Pour chaque espèce, chaque état reproductif et chaque intervalle de longueur d'ondes considéré, quatre modèles mathématiques (le modèle linéaire, le modèle logarithmique, le modèle exponentiel et le modèle puissance) ont été testés et le modèle mathématique fournissant le meilleur ajustement, c'est-à-dire fournissant le meilleur coefficient de détermination R^2 a été retenu (Scherrer 1984 p 669, 670).

3. Résultats

Ce travail fait l'objet de l'**article 4** suivant qui sera prochainement soumis au *Journal of Economic Entomology* :

Mille C., M. Di Costanzo and N. Hassaine. *Response of Three Economic* Bactrocera *species to Colored Fruit-Mimicking Traps in a Field Cage.*

Article 4

Response of Three Economic *Bactrocera* species to Colored Fruit-Mimicking Traps in a Field Cage

Christian MILLE[1], Marianne DI COSTANZO[2], Nadine HASSAINE[3]

[1] Corresponding author; *Institut Agronomique néo-Calédonien / Station de Recherche Fruitières de Pocquereux, BP 32-98880 LA FOA NEW CALEDONIA mille@iac.nc*

[2] *Petite route de Maillane, 13630 EYRAGUES FRANCE*

[3] *NH CONSULTANT, 18, rue Paul Verlaine 98835 DUMBEA, NEW CALEDONIA* http://www.nh-consultant.com/accueil.html

Résumé

Réponse de trois espèces d'importance économique de *Bactrocera* (Diptera, Tephritidae) à des faux-fruits colorés en cage extérieure. Les mouches frugivores de la famille des Tephritidae sont des ravageurs agricoles de premier ordre dans le monde entier. En Nouvelle-Calédonie, trois espèces sont d'importance économique : deux sont endémiques, *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii* et une est exogène, la Mouche du Queensland, *B. tryoni*. La recherche d'un piège efficace est donc une priorité pour l'amélioration du contrôle de ces ravageurs, dans le cadre de la lutte intégrée. Nous avons étudié ici l'effet de la coloration de sphères sur le piégeage des femelles de *Bactrocera curvipennis, B. psidii* et *B. tryoni*. Les résultats obtenus ont mis en évidence des préférences de couleurs pour chacune des trois espèces. Nous avons alors cherché à savoir quelle était l'influence de la réflectance dans le choix des couleurs. Les conclusions indiquent que les mouches auraient une préférence pour les couleurs qui réfléchissent peu de lumière à des longueurs d'ondes (teintes) particulières. *Bactrocera curvipennis, B. psidii* et *B. tryoni* seraient donc plus sensibles à la teinte qu'à la réflectance des couleurs et leurs choix seraient guidés par l'évitement de teintes répulsives. Enfin, les préférences de couleurs variant chez les trois espèces selon l'état reproductif, il est probable que le changement physiologique induise une modification de la sensibilité aux longueurs d'ondes.

Mot-clefs : Tephritidae, *Bactrocera*, piège, couleurs, réflectance, teintes, état reproductif

Abstract

Tephritid frugivorous flies are agricultural pests worldwide. In New Caledonia, three species are economically important: two are endemic, *Bactrocera curvipennis* and *B. psidii* and one is exogenous, *B. tryoni* or the Queensland Fruit Fly. The search for an effective trap is therefore a priority for improving the control of these pests in IPM. We studied here the effect of colored spheres on the trapping of *Bactrocera curvipennis, B. psidii* and *B. tryoni* females. The results highlighted color preferences for all three species. We then sought what was the reflectance influence in the choice of colors. The findings indicate that flies have a preference for the colors that reflect little light at particular wavelengths (hues). *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* and *B. tryoni* are therefore more sensitive to hue than color reflectance and color choices would be guided by the avoidance of repulsive colors. Finally, the color preferences vary among the three species according to their reproductive status, it is likely that the physiological change modifies the sensitivity to wavelengths.

Keywords: Tephritidae, *Bactrocera*, traps, colors, reflectance, hues, reproductive state

INTRODUCTION

Once fertilized, frugivorous tephritid females lay their eggs in maturing fruits. After hatching, larvae develop in the fruits damaging them. Females' interception before egglaying is therefore essential to protect orchards.

Trap specificity is a very important issue because it can avoid non-targeted insects (Economopoulos 1989) particularly beneficial insects. In temperate environments, colored-traps were successfully developed several years ago against fruit flies, while chemical and olfactive attractants were granted in tropical and subtropical regions (Epsky et Heath 1998).
In New Caledonia, three Tephritidae species are economically significant among 30 recorded species to date (Mille 2008, Mille et Hancock 2009): two are endemic, *Bactrocera curvipennis* and *B. psidii* and one is exogenous, *B. tryoni*, so-called the Queensland fruit fly. Unlike the exogenous species, both endemic ones have not been the subject of behavioral studies, except a recent work on the male calling behavior (Mille et Hassaine com. pers.). The males of these three species can be efficiently trapped with parapheromones and can be then controlled with the Male Annihilation Technique (Steiner et Lee 1955). But this is not the case with females which are the primary pests. It is why the quest for a magic fruit fly trap is a priority, even if it does not exist (Diaz-Fleischer *et al.* 2009).

Within the *Bactrocera* genus, the visual stimuli to trap females were selected studying *B. dorsalis* (Vargas *et al.* 1991, Wu *et al.* 2007) and *B. tryoni* (Prokopy *et al.* 1991, Drew *et al.* 2003). In other respects, it is known that fruit-mimicking sphere known as one of the most attractive shapes (Nakagawa *et al.* 1978, Cornelius *et al.* 1999). In the present study, the effect of sphere coloration on the trapping of females of *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* and *B. tryoni* was tested. These visual stimuli were widely studied in the Northern Hemisphere, in the *Ragholetis* genus, to develop some monitoring or control tools (Prokopy 1968, 1969).
B. tryoni visual stimuli were already studied in Australia (Hill et Hooper 1984, Drew *et al.* 2003). Their results will be compared with those of the present study as different results may occur for species in different environments (Katsoyannos 1989).

Colors can be defined by their hue (main reflected wavelength) and their reflectance (percentage of the reflected light). Consequently, insect response to a given color can be induced by chromatic cues (true visual vision) or by achromatic cues (Rousse *et al.* 2007). First, we chose to assess the colors reflectance influence on the variation of capture was tested. As flies of the *Bactrocera* genus may not have the same sensitivity to various

wavelengths because fruit flies seem to be more sensible to hue stimuli than to reflectance ones (Katsoyannos, 1989) the influence of wavelengths (hues) was also analyzed.

Finally, knowing that females of *B. oleae* (Gmelin) respond to colored traps whatever their physiological status (Katsoyannos 1989), we tried to determine if the reproductive status of studied females had an influence on their responses to traps.

As part of the IPM in New Caledonia, our study aims to enhance the control of these important pests which are *Bactrocera curvipennis, B. psidii* and *B. tryoni*.

MATERIELS AND METHODS

Procedures

Experiments were operated in an outdoor field cage (3 x 3 x 2 m). In this cage, 8 spheres (Model DS704, DAPY, Paris, France) were hung on a wire at 10 cm from the roof, the whole forming an octagon. These transparent plastic spheres were hollowed and formed by two nesting hemispheres. Firstly painted with colours to be studied, they were then coated with some Tangle-trap® (The Tanglefoot Co., Grand Rapids, Michigan, USA) which does not alter spectral properties of coloured surfaces (Prokopy *et al.* 1975). Spheres were randomly placed in the cage for each replicate to avoid any eventual position effect.

For each experiment, before the sunset, spheres were hung and 300 flies were released in the cage. One or two potted fruitless litchi plants (*Litchi chinensis* Sonnerat, Sapindaceae), and placed in the middle of the cage, provided some shelter to the flies. Captures were recorded each hour, between 7H00 and 17H00 or between 6H00 and 18H00 depending of season, to avoid trap saturation in flies which can be repulsive (Hill et Hooper 1984).

Four or 5 replicates were done for each species, firstly with sexually mature females but virgin (unmated) and secondly with some mated females.

Origin of the flies

The flies came from the Applied Entomology Laboratory of the Pocquereux Agronomic Research Station, where more than 30 generations have been reared. The rearing methods are detailed in the HortResearch manual (Clare et Lemontey 1994). The female flies used for the experiments were aged from 15 to 20 days.

Characteristics of used lures

Shape and size

We chose spherical lures because their shape, evoking host-fruits, have a bigger attractiveness than other shapes (Katsoyannos 1989, Cornelius *et al.* 1999, Drew *et al.* 2003). Furthermore, spherical objects would be more related to egglaying than food seeking (Nakagawa *et al.* 1978).

We used 70 mm-diameter spheres because some preference of this size was demonstrated with other species (Nakagawa *et al.* 1978, Hill et Hooper 1984, Katsoyannos 1987, Katsoyannos et Kouloussis 2001).

Tested colours

Seven spheres were painted. The eighteenth served as transparent control. Transparent supports are rarely used in the literature, but some authors (Ravikumar et Viraktamath 2007) have recently shown a significant attractiveness of a transparent cylinder in *Bactrocera correcta* (Bezzi). Interior of the two hemispheres of each sphere was dyed with oil painting Humbrol (Marfleet, Hull, England, UK), allowing the sphere to keep a smooth surface facilitating maintenance (especially the removing of the Tangle-trap®) between each experiment, avoiding any modification of painting characteristics. This also allowed preserving the brilliant aspect. Red, blue, yellow, green, white and black were directly obtained from Humbrol references (HU 19, HU 14, HU 24, HU 18, HU 22, HU 21 respectively), while orange colour was obtained from the mixing of red and yellow from the same series.

Photoreceptors spectral sensitivity of *B. tryoni*, *B. psidii* and *B. curvipennis* is unknown but wavelength range approximately corresponding to the insects' visible spectrum is comprised between 350 and 650 nm (Cytrynowicz *et al.* 1982). We then measured the reflectance of each colour within the wavelengths' spectrum between 380 and 650 nm with a spectroradiometer (USB2000, Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA) calibrated with a standard (Fig. 1). Measures were done only from 380 nm because below this value, measures would not have been valid because of the technical limitations of the used apparatus, optical fibres being more adapted to the visible radiation than to ultra-violets one (Sylvain Ouillon, com. pers., 26 May 2009). Measures being expressed in percentage of reflectance compared to the standard reference, thus we refer to relative reflectance.

Correlation between captures and colours

To estimate the influence of colours' reflectance on the percentage of captures, we determined if there was a correlation between the Total Relative Reflectance or "TRR" (or the amount of reflected light between 380 and 650 nm) of each colour and the percentage of captures. When a correlation was found, we estimated the importance of the influence of the TRR on the captures percentages variation.

Moreover, to know whether the reflectance of some wavelengths (hues) had a more specific influence on the change in percentage of captures, we calculated the probability of the existence of a correlation between the Partial Relative Reflectance or "PRR" (or the amount of reflected light within each interval of 10 nm between 380 and 650 nm) and evaluated the importance of the influence of the PRR within each interval of 10 nm on the variation in the percentage of captures. As a matter of fact, Cytrynowicz et al. (1982) stated that if flies are attracted (or repelled) by some particular wavelengths (hues), then captures of different colours should be more correlated with the amount of reflected light at these wavelengths by the coloured spheres than with the amount of light reflected between 380 and 650 nm.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed with the software Unistat 5.6 (Unistat Ltd., London, England). For each experiment, the importance of trapping was expressed as percentage of female flies caught on each sphere, relative to the total flies caught on all spheres. For each species and each reproductive status, results corresponding to the mean of experiments were expressed by m ± SEM, where SEM is the standard error of the mean.
Comparison of mean of more than two independent samples was realised with the Kruskal-Wallis non-parametric test followed by a Dunnett comparison test against a control group (transparent sphere) also called Steel test (Steel 1959).

The probability of the existence of a correlation between caught fly percentages and the relative reflectance of colours was estimated with the significance test of correlation coefficient ranking of Kendall τ (Scherrer 1984 p 596, 603).

The importance of influence of the relative reflectance of each colour on the variation of the percentage of captures was evaluated by calculating the multiple correlation coefficient or the determination coefficient R^2,

$$R^2 = \frac{\sum(\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum(y_i - \bar{y})^2}$$

(Scherrer 1984 p 635). For each species, each reproductive status and each considered wavelengths, 4 mathematic models (linear model, logarithmic model, exponential model and power model) were tested and the one giving the best fitting, i.e. giving the best determination coefficient R^2 was chosen (Scherrer 1984 p 669, 670).

RESULTS

Effect of colouration of coated spheres on the female flies trapping

Bactrocera tryoni

Comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in orange, black and red affected significantly the attractiveness of unmated *B. tryoni* females. Flies preferentially alighted on the red sphere, then on the black sphere and on the orange sphere. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and the one of white, yellow, blue or green spheres (Fig. 2).

In mated females, comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in blue, black and red affected significantly the attractiveness of mated *B. tryoni* females. Flies preferentially alighted on the red sphere, then on the black sphere and then on the blue one. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and the one of white, yellow, orange or green spheres (Fig. 2).

Results obtained with unmated and mated females show a difference between colour preferences according to the reproductive state (Fig. 2).

Bactrocera psidii

Comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in red, black and blue affected significantly the attractiveness of unmated *B. psidii* females. Flies preferred to alight on the blue sphere, then on the black, and then on the red sphere. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and the one of white, yellow, green or orange spheres (Fig. 3).

In mated females, comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in green, red and orange affected significantly females' attractiveness. These flies

preferentially alighted on the orange sphere, then on the black sphere, then on the red sphere and then on the green sphere. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and the one of white, yellow, or blue spheres (Fig. 3).

Results obtained with unmated and mated females show a difference between colour preferences according to the reproductive state (Fig. 3).

Bactrocera curvipennis

In unmated females, comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere, and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in orange, red or black significantly enhanced females' attractiveness. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and attractiveness of white, yellow, green or blue spheres (Fig. 4).

In mated females, comparison between the percentage of caught flies on each coloured sphere, and the percentage of caught flies on the transparent sphere shows that spheres' colouration in red, black or blue significantly enhanced flies' attractiveness. Flies preferentially alighted on the red sphere, then on the black sphere and then on the blue sphere. There was no significant difference between transparent sphere attractiveness and attractiveness of white, yellow, green or orange spheres (Fig. 4).

Results obtained with unmated and mated females show a difference between colour preferences according to the reproductive state (Fig. 4).

Correlation between flies' responses and spectroradiometric measures

Total Relative Reflectance (TRR)

There is no significant correlation between TRR of each colour and the captures' percentage in unmated *B. tryoni* females, mated *B. psidii* females and unmated *B. curvipennis* females.

On the opposite, there is an inverse significant correlation between TRR of each colour and the captures' percentage which indicates that the less colours reflect light of wavelengths comprised between 380 and 650 nm, the more they would be more attractive in mated *B. tryoni* females (The power model $y = 5.1164x^{-0.5201}$ has been fitted to the data, Kendall's τ correlation coefficient, at $p \leq 0.05$), in unmated *B. psidii* females (The power model $y = 7.9712x^{-0,315}$ has been fitted to the data, Kendall's τ correlation coefficient at $p \leq$

0.05) and in the mated *B. curvipennis* females (The logarithmic model y = -8.4379Ln(x) - 0.2479 has been fitted to the data, Kendall's τ correlation coefficient at $p \leq 0.05$).

The TRR influence on the variation of captures' percentage on coloured spheres was estimated at 68.398 % (or $R^2 = 0.684$) in mated *B. tryoni* females, at 58.073 % (or $R^2 = 0.581$) in unmated *B. psidii* females and at 61.77 % (or $R^2 = 0.618$) in mated *B. curvipennis* females.

Partial Relative Reflectance (PRR)

Unmated *Bactrocera tryoni* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage (the latter being as weaker as PRR is important) for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 580 and 650 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 5). It appears to be major (up to 50 %) between 380 and 390 nm (56.91 % or $R^2 = 0.569$) and between 520 and 530 nm (69.49 % or $R^2 = 0.695$). The first peak indicates that the less colours reflect light of wavelengths comprised between 380 and 390 nm, the more they would be attractive, which should correspond to colours orange, red, black, green, yellow, blue and white in this preferential arrangement (Fig. 1). The second peak indicates that the less colours reflect light in wavelengths comprised between 520 and 530 nm, the more they would be attractive, which should correspond to colours black, orange, red, blue, green, yellow and white in this preferential arrangement (Fig. 1).

Mated *Bactrocera tryoni* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 470 and 500 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 5). It is greater than TRR influence (which is 68.4 %) between 560 and 570 nm (88.33 % or $R^2 = 0.883$). The peak indicates that the less the colours reflect light in wavelengths comprised between 560 and 570 nm, the more they would be attractive, which should correspond to the colours black, red, blue, green, orange, yellow and white in this preferred arrangement (Fig. 1).

Unmated *Bactrocera psidii* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 380 and 510 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 6). It is greater than TRR influence (which is 58.073 %) between 560 and 570 nm (83.87 % or $R^2 = 0.839$). The peak indicates that the less the colours reflect light in wavelengths comprised between 560 and 570 nm, the more they would be attractive, which should correspond to the colours black, red, blue, green, orange, yellow and white in this preferred order (Fig. 1).

Mated *Bactrocera psidii* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 560 and 650 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 6). It appears to be major (up to 50 %) between 380 and 390 nm (72.50 % or $R^2 = 0.725$) and between 510 and 520 nm (68.23 % or $R^2 = 0.682$). The first peak indicates that the less the colours reflect light in wavelengths comprised between 380 and 390 nm the more they are attractive, which should correspond to colours orange, red, black, green, yellow, blue and white in this preference arrangement (Fig. 1). The second peak indicates that the less the colours reflect light in wavelengths comprised between 510 and 520 nm the more they should be attractive, which would correspond to colours orange, black, red, blue, yellow, green and white (Fig. 1) in this preferred arrangement.

Unmated *Bactrocera curvipennis* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 580 and 650 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 7). It is greater than TRR influence (which is 61.77 %) between 380 and 390 nm (91.06 % or $R^2 = 0.911$), between 500 and 510 nm (90 % or $R^2 = 0.90$) and between 530 and 540 nm (91.70 or $R^2 = 0.917$). The first peak

indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 380 and 390 nm the more they would be attractive, which should correspond to the colours orange, red, black, green, yellow, blue and white in this preferred order (Fig. 1). The second peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 500 and 510 nm, the more they would be attractive, which would correspond to the colours orange, red, black, yellow, blue, green and white (Fig. 1) in this preference arrangement. The third peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 530 and 540 nm the more they would be attractive, which would correspond to the colours black, red, orange, blue, green, yellow and white (Fig. 1) in this preference arrangement.

Mated *Bactrocera curvipennis* females

There is an inverse correlation between PRR and the captures' percentage for each 10 nm interval comprised between 380 and 650 nm but this inverse correlation is not statistically significant in the wavelengths interval comprised between 470 and 500 nm.

PRR influence on the variation of the captures' percentage is not identical on the whole spectral range between 380 and 650 nm (Fig. 7). It appears to be major between 400 and 410 nm (63.23 % or $R^2 = 0.632$), between 530 and 540 nm (96.95 % or $R^2 = 0.97$), between 550 and 560 nm (89.66 % or $R^2 = 0.897$) and between 570 and 580 nm (91.37 % or $R^2 = 0.914$). The first peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 400 and 410 nm the more they would be attractive, which would correspond to the colours red, black, orange, yellow, green, blue and white in this preferred arrangement (Fig. 1). The second peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 530 et 540 nm the more they would be attractive, which would correspond to the colours black, red, orange, blue, green, yellow and white (Fig. 1) in this preferred arrangement. The third peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 550 and 560 nm the more they would be attractive, which would correspond to the colours black, red, blue, orange, green, yellow and white (Fig. 1) in this preferred arrangement. The forth peak indicates that the less the colours reflect light at wavelengths comprised between 570 and 580 nm the more they would be attractive, which would correspond to the colours black, red, blue, green, orange, yellopw and white (Fig. 1) in this preferred arrangement.

DISCUSSION

Bactrocera tryoni

The effect of the spheres' colouration on the flies captures clearly showed colours preferences. Our results indicate that in unmated *B. tryoni*, red, black and orange are the most attractive colours, while in mated females, red, black and blue are the most attractive. Hill and Hooper (1984) have shown that 10-cm-diameter black spheres and red ones caught significantly more flies. Thus, their results agree with ours. On the other hand, Drew *et al.* (2003) have shown that *B. tryoni* females were more attracted by blue and white colours, then by the red, yellow and orange; black and green being the less attractive colours. This was the only known case, with *B. dorsalis* (Vargas *et al.* 1991, Cornelius *et al.* 1999), of white attractiveness observed in polyphagous species. Drew *et al.* (2003) explain the attractiveness of the blue for *B. tryoni* because of a genetic propensity due to the similar colour of *Gmelina* spp. (Labiatae) and *Eleaeocarpus grandis* (Elaeocarpaceae) fruits, the latter being supposedly original fruits of *B. tryoni* species. But no adult fly was obtained from fruits of *E. angustifolius* (Mille 2008) in New Caledonia. This modification of colour preference could be explained by a genetic drift.

In unmated females, attractiveness to colours does not appear to be influenced by the TRR, but to various wavelengths (hues). Indeed, there is no significant correlation between TRR of each colour and the captures' percentage, but there is a major significant inverse correlation between PRR and the captures' percentage between 380 and 390 nm (UV) and between 520 and 530 nm (green). Then the flies would be repelled by some hues (Cytrynowicz *et al.* 1982) corresponding to UV and to green. Attractance for colours which reflect few light between 380 and 390 nm (UV) should be observed by a choice of the colours orange, red and black in the decreasing preferred arrangement and attractance for colours reflecting less light between 520 and 530 nm (green) should be observed by a choice of the colours orange, black and red in the decreasing preferred arrangement. These theoretical choices correspond to observed choices, during the study of the effect of spheres' colouration on the captures, concerning the range of preferred colours but not on the arrangement preference, because in reality, we observed more important captures on the red sphere, then on the black sphere and then on the orange sphere.

We did not find the UV attractiveness observed by Drew *et al.* (2003). On the opposite, UV would be repellent as already observed in other insects (Prokopy et Owens 1983, Judd *et al.* 1988). Furthermore, the strong attractiveness for the white colour (alike the blue one) shown by Drew *et al.* (2003) is not confirmed in the present study.

In mated females, attractiveness for colours does not seem to be due to the TRR influence, but to PRR influence of some wavelengths (hues). Indeed, there is no significant correlation between TRR of each colour and the captures' percentage, but there is a major significant inverse correlation between PRR and the captures' percentage between 560 and 570 nm (yellow). Flies would be then repelled by some hues (Cytrynowicz *et al.* 1982) corresponding to yellow. Attractiveness for colours reflecting less light between 560 and 570 nm (yellow) should be observed by a choice of black, red and blue colours, in the decreasing preferred arrangement. These theoretical choices correspond to observed choices during the spheres' colouration study, concerning the range of preferred colours but not on the preference arrangement, because in reality, we observed more captures on the red sphere, then on the black sphere and then on the blue sphere.

Oppositely to what was observed in *B. oleae* females (Katsoyannos 1989), reproductive status (Fig. 2) has an influence on *B. tryoni* females attractance for colours because choice of colours is different between unmated females and mated females. The physiological variation would change wavelengths sensitivity. Indeed, repellent hues are different according to the reproductive status (Fig. 5).

Bactrocera psidii

The study of influence of spheres' colouration on the captures of flies clearly showed some colours preferences. Our results indicate that in unmated *B. psidii* females, blue, black and red are the most attractive colours; while in mated females are mostly attracted by orange, black and green.

In unmated females, attractiveness for colours does not seem to be due to TRR influence, but to the PRR influence of some wavelengths (hues). Indeed, the significant inverse correlation between TRR of each colour and the captures' percentage is less important than the significant inverse correlation between PRR and captures' percentage between 560 and 570 nm (yellow). Flies would be repelled by some hues (Cytrynowicz *et al.* 1982)

corresponding to yellow. Attractiveness for colours reflecting less light between 560 and 570 nm (yellow) should be observed by the choice of black, red and blue colours in the decreasing preferred arrangement. These theoretical choices correspond to observed choices during the study of effect of colouration on spheres on the captures, concerning the range of preferred colours but not preference arrangement, because we observed in reality a more important capture on the blue sphere, then the black sphere and then on the red sphere.

In mated females, attractiveness of colours does not seem to be due to TRR influence but seems to be due to PRR of some wavelengths (hues). Indeed, there is no significant correlation between TRR of each colour but there is a major significant inverse correlation between PRR and the captures' percentage in the intervals 380-390 nm (UV) and 510-520 nm (green). Flies would be repelled by several hues (Cytrynowicz *et al.* 1982) corresponding to UV and green. Attractiveness for colours reflecting less light between 380 and 390 nm (UV) should be observed by the choice of orange, red and black colours in this preferred order, and attractiveness for colours reflecting less light between 510 and 520 nm (green) should be observed by the choice of orange, black and red colours in the decreasing preferred arrangement. These theoretical choices correspond to observed choices during the study of effect of colouration on spheres on the captures, concerning the range of preferred colours but not preference arrangement, because we observed in reality a more important capture on the orange sphere, then on the black sphere, then on the red sphere, then on the green sphere.

As in *B. tryoni*, the reproductive status (Fig. 3) has an influence on attractiveness of *B. psidii* females for the colours because the choice of colours is different in unmated females and in mated females. The physiological changes would alter the sensitivity to wavelengths as repellent hues are different according to the reproductive status (Fig. 6).

Bactrocera curvipennis

The influence of spheres' colouration on the captures of flies clearly showed some colour. Results indicate that in unmated *B. curvipennis* females, black, red and orange are the most attractive colours; while in mated females, red, black and blue are the most attractive.

In unmated females, attractiveness for colours seems to be influenced by PRR of several wavelengths (hues), not by the influence of TRR. Indeed, the significant inverse correlation between TRR of each colour and the captures' percentage is less important than

the significant inverse correlation between PRR and the captures' percentage in the intervals 380-390 nm (UV), 500-510 nm (green) and 530-540 nm (green). Flies would be repelled by several hues (Cytrynowicz *et al.* 1982) corresponding to UV and green. Attraction to colours reflecting little light between 380 and 390 nm (UV) should be revealed in the choice of orange, red and black in decreasing order of preference, attraction to colours that reflect little light between 500 and 510 nm (green) should be revealed in the choice of orange, red and black colours in decreasing order of preference, and attraction for colours reflecting little light between 530 and 540 nm (green) should be revealed in the choice of black, red and orange colours in decreasing order of preference. These theoretical choices correspond to observed choices during the study of spheres' colouration on the captures concerning the range of preferred colours but not on the preference order, because we observed in reality more captures on the black sphere, then on the red sphere and then on the orange sphere.

In mated females, attraction for colours seems to be influenced by PRR of several wavelengths (hues) but not by TRR. Indeed, there is no significant correlation between TRR of each colour and the captures' percentage but there is a major significant inverse correlation between PRR and the captures' percentage in the intervals 400-410 nm (UV), 530-540 nm (green), 550-560 nm (yellow) and 570-580 nm (yellow). Flies should be repelled by some hues (Cytrynowicz *et al.* 1982) corresponding to UV, green and yellow. Attraction to colours reflecting little light between 400 and 410 nm (UV), should be revealed by the choice of red, black and orange colours in the decreasing preference order, attraction to colours reflecting little light between 530 and 540 nm (green) should be revealed by the choice of black, red and orange in the decreasing preference order, and attraction to colours reflecting little light between 550 and 560 nm (yellow) and between 570 and 580 nm (yellow) should be revealed by the choice of black, red and blue spheres in the decreasing preference order. For intervals 550-560 nm and 570-580 nm, these theoretical choices correspond to observed choices, during the study of spheres' colouration effect on captures, concerning the range of preferred colours but not concerning the preference order, because in reality we observed more important captures on the orange sphere, then on the black sphere, then on the red sphere then on the green sphere. On the other hand, for intervals 400-410 nm and 530-540 nm, these theoretical choices do not correspond to observed choices during the study of spheres' colouration effect on the captures. This discrepancy suggests that mated females are really not sensitive to ranges of wavelengths firstly between 400 and 410 nm and secondly between 530 and 540 nm (Rousse *et al.* 2007).

As in *B. tryoni* and *B. psidii*, the reproductive status (Fig. 4) has an influence on attractiveness of *B. curvipennis* females because their choice for colours is different for unmated females and mated females. The physiological changes would alter the sensitivity to wavelengths as repellent hues are different according to the reproductive status (Fig. 7).

CONCLUSION

For Katsoyannos (1989), fruit flies would be more sensitive to hue than to the reflectance and our results with *Bactrocera curvipennis, B. psidii* and *B. tryoni* confirm this. In fact, attraction of these three female fly species to colours is influenced by the relative reflectance (PRR) of some repellent wavelengths (hues) but not influenced by the total reflectance (TRR).

The discrepancy between the observed preference order for coloured spheres and the theoretical order obtained from the study of the influence of the relative reflectance of each colour on the variation of captures' percentage could originate from two sources. The first origin could be the influence of concomitant contrast (chromatic and/or achromatic) of the sphere with the background. The second could be a selective treatment of nervous impulses from the photoreceptors (Agee *et al.* 1982) by the *corpus allatum*, because photoreceptors let pass the information to which they are calibrated to higher levels of the "brain" (Greenfield 2002). This selective treatment of the "colour" information could also explain variations sensitivity to wavelengths between unmated females and mated ones. In fact these physiological changes could modify the treatment of nervous impulses coming from photoreceptors by the *corpus allutum*. Some electrophysiological and neuroendocrinological works could bring some more information.

Experiments of studied lures in real conditions will confirm or infirm the colour choice by wild flies.

Furthermore, the study of influence of "contrast/background" is necessary to complete data about visual stimuli implied in the choice of colours.

Finally, the study of attractiveness of some odours is presently being conducted. Most attractive odours obtained could be used with visual stimuli in synergy. In consequence, the combination of the two types of stimuli (visual and olfactive) should allow, in term, the obtainment of an efficient, simple to use and well-adapted to local situation.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors wish to sincerely thank Mr Jean-Claude THOMAS for the painting of spheres, Dr Sylvain OUILLON (IRD, Centre de Nouméa) for studied colours' reflectance measurements. We also thank Mr José BRINON and Mr Jean-Pierre KATAOUI for the furniture of flies and for their precious help for this work. Authors want also to thank Dr Bruno SCHERRER for his valuable biostatistical advice.

Table 1 - Color preference comparisons within the Dacini Tribe (incl. *Bactrocera* and *Dacus* genera):

Species	Prefered color (Media)	References
B. cacuminata (Hering)	orange & yellow (clusters of 1.5-cm spheres)	(Drew *et al.* 2003)
B. correcta Bezzi	yellow & transparent (cylinder)	(Ravikumar et Viraktamath 2007)
B. curvipennis (Froggatt)	Unmated ♀: red, black & orange (7-cm sphere) mated ♀: red, black & blue (7-cm sphere)	Present study
B. dorsalis (Hendel)	white & yellow (4-cm sphere)	(Vargas *et al.* 1991)
	yellow (5- to 11-cm spheres) & red (Ladd traps)	(Cornelius *et al.* 1999)
	green, orange & black (cylinder)	(Ravikumar et Viraktamath 2007)
B. minax (Enderlein)	orange, green-yellow, yellow (5-cm sphere)	(Drew *et al.* 2006)
B. oleae (Gmelin)	yellow & orange (oviposition dome)	(Katsoyannos *et al.* 1985)
	red, black & orange (7-cm sphere)	(Katsoyannos et Kouloussis 2001)
B. psidii (Froggatt)	unmated ♀: blue, black & red (7-cm sphere) mated ♀: orange, black & red (7-cm sphere)	Present study
B. tryoni (Froggatt)	black & red (10-cm sphere)	(Hill et Hooper 1984)
	white & blue (7-cm sphere)	(Drew *et al.* 2003)
	unmated ♀: red, black & orange (7-cm sphere) mated ♀: red, black & blue (7-cm sphere)	Present study
B. zonata (Saunders et Elder)	red (cylinder)	(Ravikumar et Viraktamath 2007)
D. ciliatus Loew	♀ sexually mature: yellow (120-mm sphere) ♀ sexually mature: orange (120-mm sphere) ♂ sexually mature: yellow (120-mm sphere)	(Vayssières et Dal 2002)

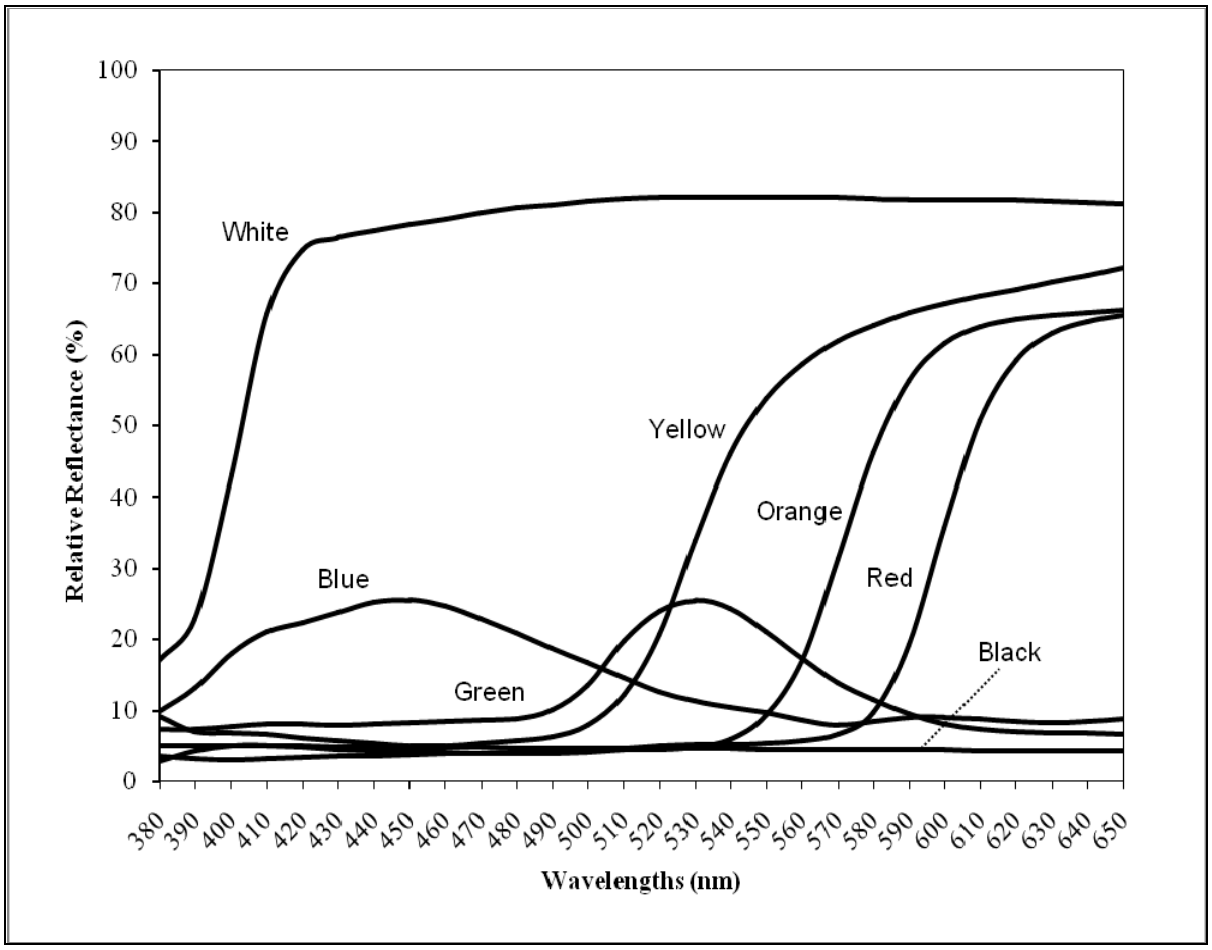


Figure 1 – Relative reflectance between 380 and 650 nm of coloured spheres used.

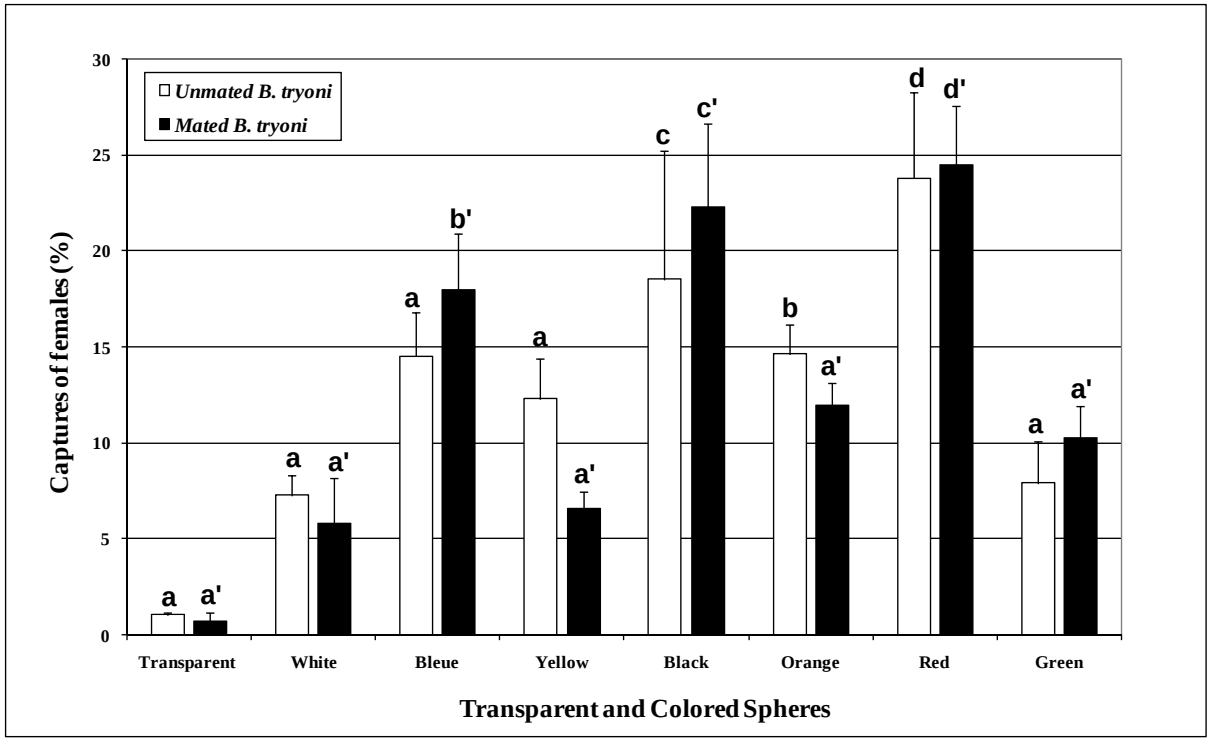


Figure 2 - Effect of sphere coloration and reproductive state influence on trapping of *Bactrocera tryoni* females [Statistical test related to the effect of spheres coloration for unmated females: Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.05$ *vs.* transparent; n = 4 replicates; x letters show homogeneous groups. Statistical test related to the effect of spheres coloration for mated females: Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.01$ *vs.* transparent; n = 5 replicates; x' letters show homogeneous groups].

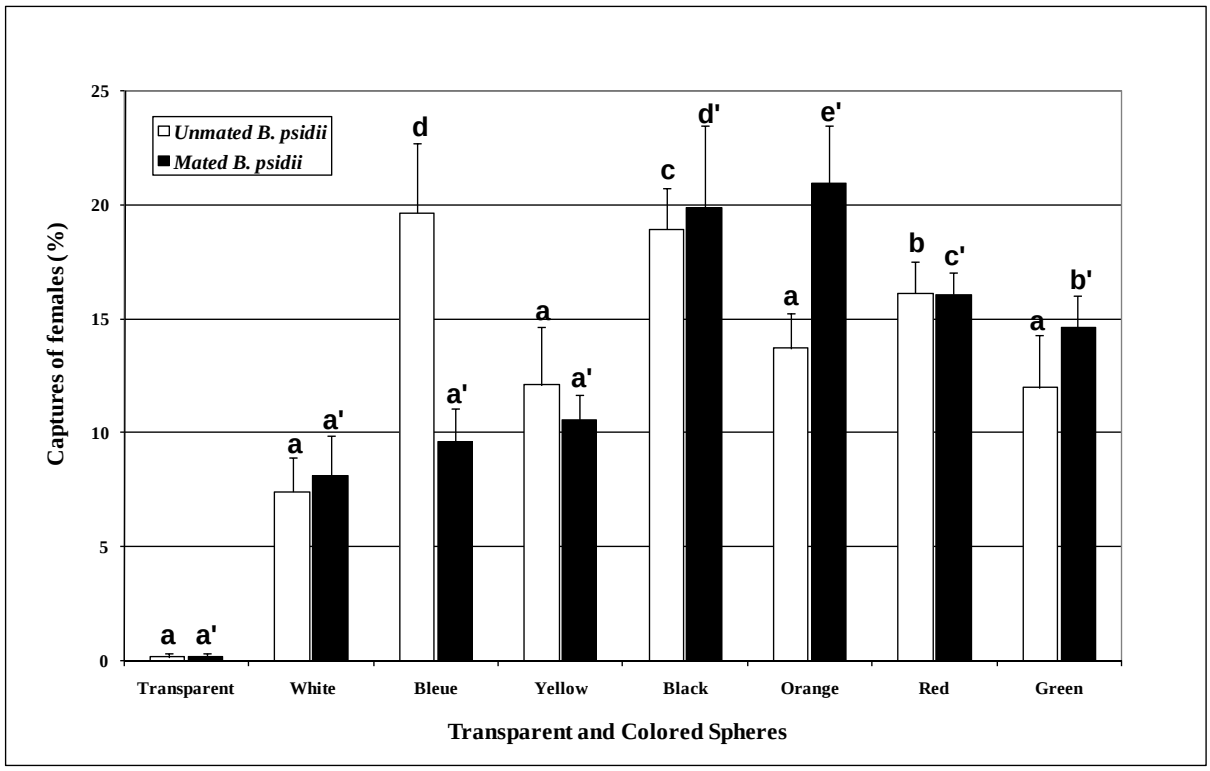


Figure 3 - Effect of sphere coloration and reproductive state influence on trapping of *Bactrocera psidii* females [Statistical test related to the effect of spheres coloration for unmated females: Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.01$ *vs.* transparent; n = 5 replicates; x letters show homogeneous groups. Statistical test related to the effect of spheres coloration for mated females: Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.05$ *vs.* transparent; n = 5 replicates; x' letters show homogeneous groups].

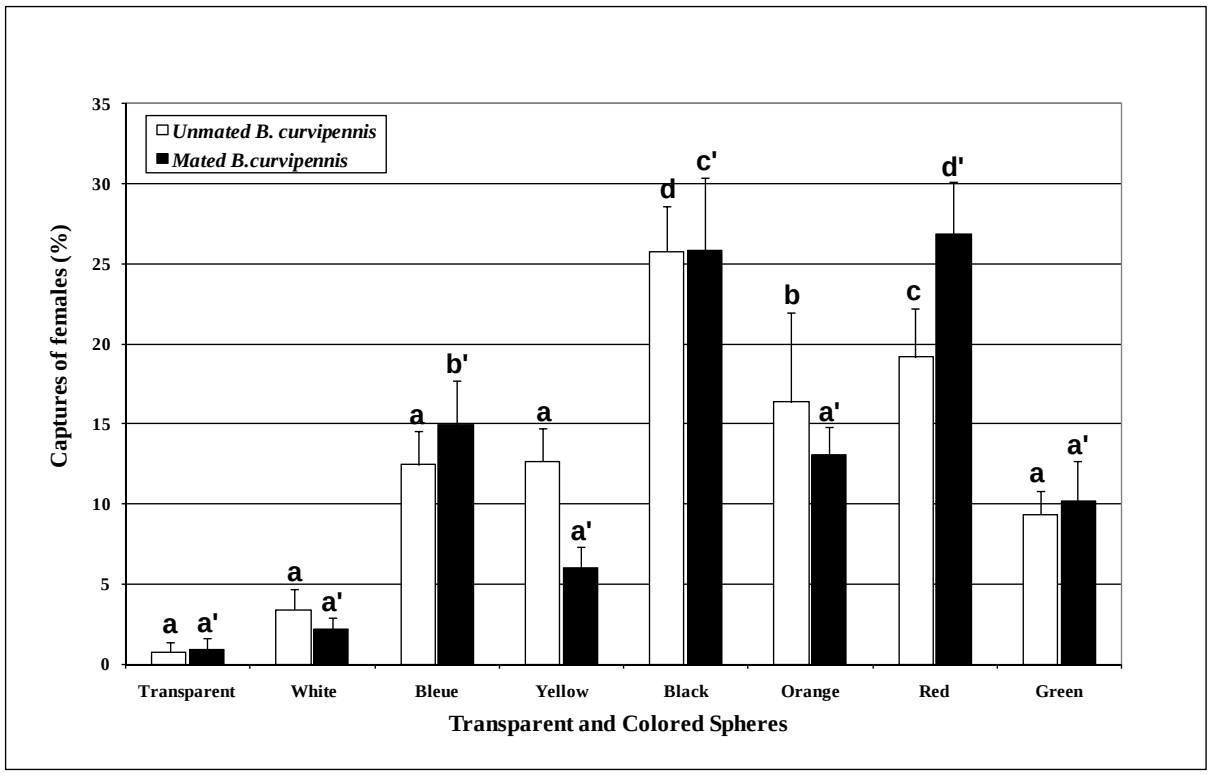


Figure 4 - Effect of sphere coloration and reproductive state influence on trapping of *Bactrocera curvipennis* females [Statistical test related to the effect of spheres coloration for unmated females: Kruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.05$ *vs*. transparent; n = 5 replicates; x letters show homogeneous groups. Statistical test related to the effect of spheres coloration for mated femalesKruskal-Wallis test, followed by a non parametric Dunnett's test (Steel's test) for comparisons against a control group (transparent); the values represent means ± SEM; $p < 0.05$ *vs*. transparent; n = 5 replicates; x' letters show homogeneous groups].

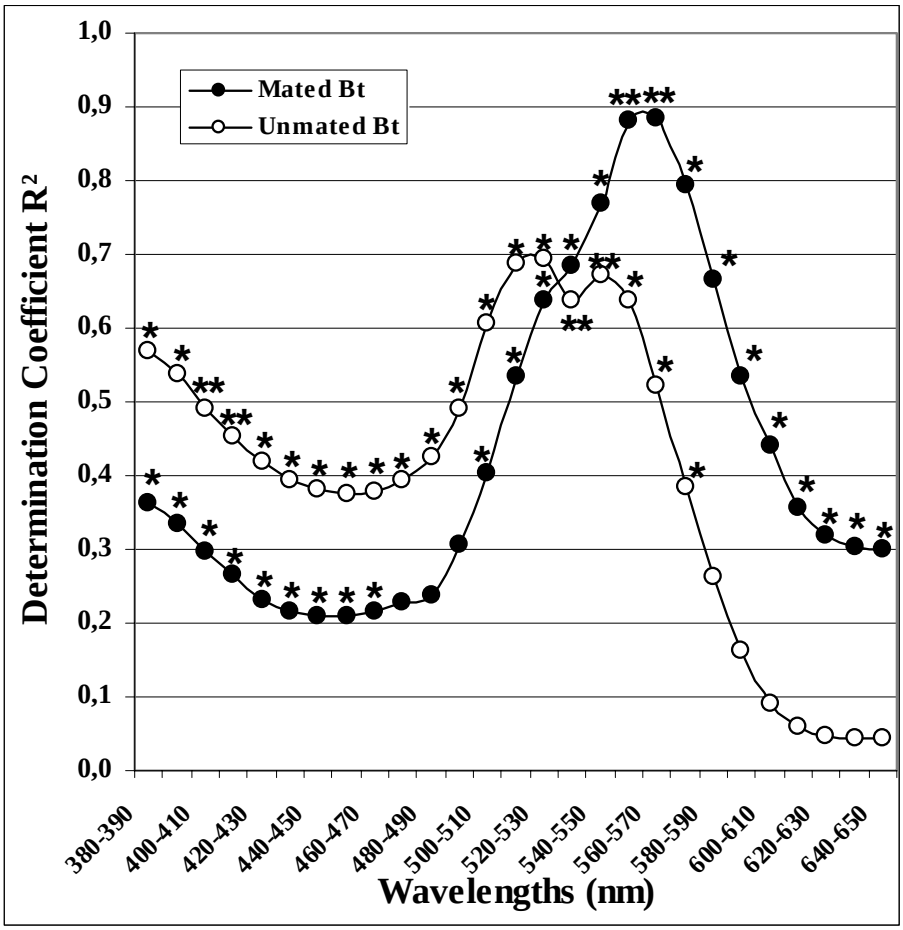


Figure 5 - Evolution of the R^2 determination coefficients of the fitted data for unmated and mated *Bactrocera tryoni* (Bt) females on each 10 nm interval on the spectrum between 380 and 650 nm (Kendall's τ correlation coefficient test, * represents significant correlations at $p \leq 0.05$, ** represents significant correlation at $p \leq 0.01$).

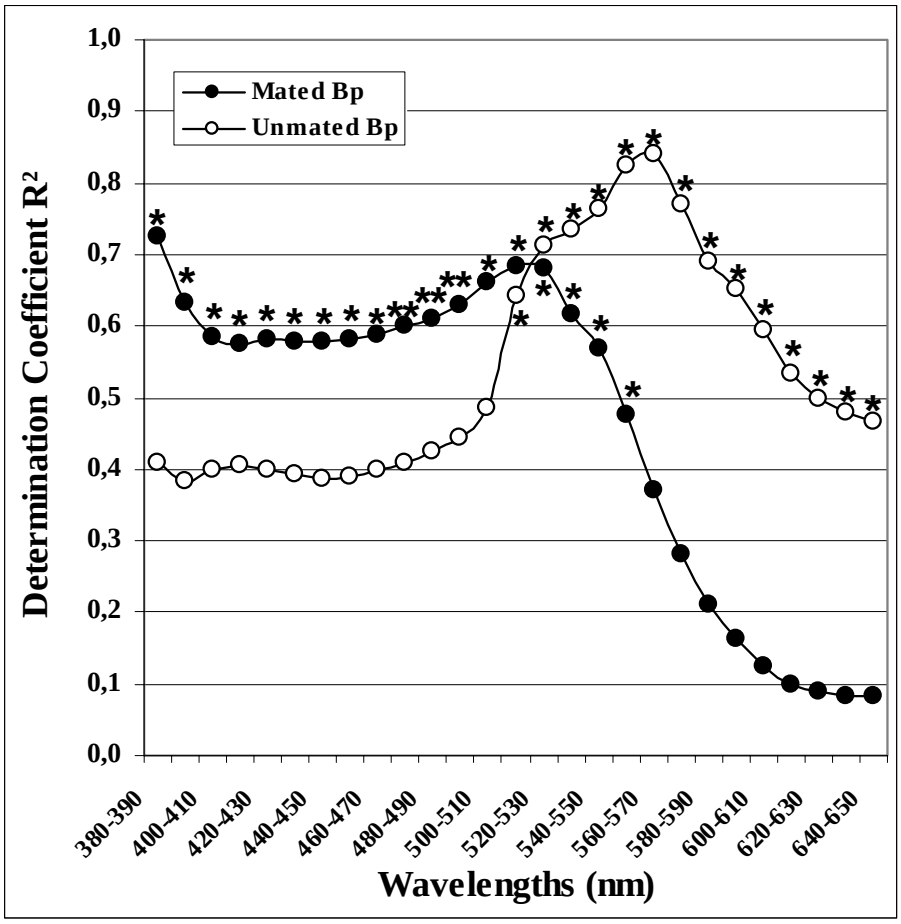


Figure 6 - Evolution of the R^2 determination coefficients of the fitted data for unmated and mated *Bactrocera psidii* (Bp) females on each 10 nm interval on the spectrum between 380 and 650 nm (Kendall's τ correlation coefficient test, * represents significant correlations at $p \leq 0.05$, ** represents significant correlation at $p \leq 0.01$).

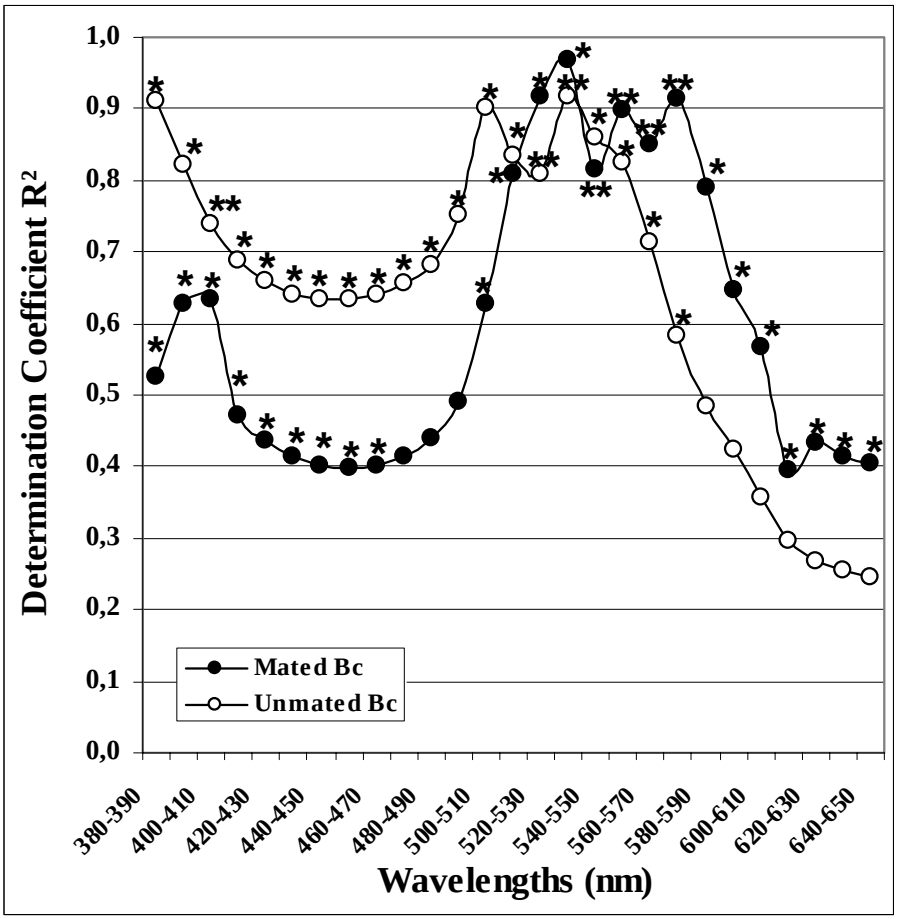


Figure 7 - Evolution of the R^2 determination coefficients of the fitted data for unmated and mated *Bactrocera curvipennis* (Bc) females on each 10 nm interval on the spectrum between 380 and 650 nm (Kendall's τ correlation coefficient test, * represents significant correlations at $p \leq 0.05$, ** represents significant correlation at $p \leq 0.01$).

4. Discussion et conclusions

En dehors des aspects chromatiques, on pourrait estimer arbitrairement le degré d'efficacité de ces pièges expérimentaux, en fixant une grille selon trois niveaux :

- 1-33 % de mouches capturées : **peu efficace ;**
- 34- 66% de mouches capturées : **efficace ;**
- 68- 99% de mouches capturées : **très efficace.**

La présence de couleur serait donc « efficace », avec des taux de captures compris entre 34 et 66 %, pour piéger les mouches femelles quelle que soit l'espèce ou l'état reproductif, sauf chez les *Bactrocera curvipennis* non accouplées pour lesquelles le dispositif de piégeage coloré apparaît peu efficace (un peu moins de 30 %). Aucun résultat de captures « très efficace » n'a été obtenu lors de cet essai.

L'utilisation de sphères colorées pour piéger les mouches femelles des deux principales espèces *B. psidii* et *B. tryoni* est donc globalement pertinente et doit être approfondie de manière à développer un piège chromatique qui, associé à des odeurs attractives ou stimulantes, ferait l'objet d'expérimentations en vergers, pour éventuellement parvenir à un piégeage « très efficace ».

Dans le **Tableau XII**, la sphère noire arrive toujours soit en première, soit en seconde position dans l'ordre de préférence pour les deux états reproductifs étudiés. La sphère rouge arrive aussi soit en première, deuxième ou troisième position dans l'ordre préférentiel des sphères colorées. L'intérêt serait d'utiliser la sphère noire engluée pour lutter simultanément contre les trois espèces de mouches des fruits, quel que soit leur état reproductif.

Tableau XII – Récapitulatif des sphères colorées les plus attractives pour les femelles des trois espèces et selon leur état reproductif :

Espèces	État reproductif	Attractivité des couleurs par ordre décroissant
B. tryoni	Non Accouplées	Rouge > Noir > Orange > Bleu, Jaune, Vert, Blanc, Transparent
	Accouplées	Rouge > Noir > Bleu > Orange, Vert, Jaune, Blanc, Transparent
B. psidii	Non Accouplées	Bleu > Noir > Rouge > Orange, Jaune, Vert, Blanc, Transparent
	Accouplées	Orange > Noir > Rouge > Vert > Jaune, Bleu, Blanc, Transparent
B. curvipennis	Non Accouplées	Noir > Rouge > Orange > Jaune, Bleu, Vert, Blanc, Transparent
	Accouplées	Rouge > Noir > Bleu > Orange, Vert, Jaune, Blanc, Transparent

C. PERCEPTION OLFACTIVE DES TROIS ESPECES NUISIBLES *: Attraction et répulsion de trente huiles essentielles chez les femelles non accouplées et accouplées des trois espèces nuisibles*

1. Contexte

Le développement de la lutte intégrée doit mettre en œuvre des moyens de lutte utilisant les odeurs. Ces dernières peuvent être des phéromones, des kairomones ou encore des allomones. L'attractivité de ces odeurs est dans certains cas spectaculaire, en particulier chez les Diptères, et les possibilités de lutte qui en découlent sont bien sûr intéressantes dans le contexte actuel de diminution ou de suppression des insecticides. C'est principalement grâce à leurs nombreuses sensilles placées sur les antennes que les mouches sont capables de percevoir les odeurs (**Figure 58**). L'existence du cue-lure, paraphéromone extrêmement attractive pour les mâles des espèces présentes en Nouvelle-Calédonie nous incite à rechercher des odeurs aussi attractives, mais cette fois-ci pour les femelles. Le travail décrit ci-après s'est basé sur des travaux réalisés en conditions réelles de verger en Floride (Robacker 2007). Pour des raisons de répétitivité de l'expérimentation, nous avons réalisé l'essai en conditions semi-naturelles en cages extérieures avec des lâchers de 300 mouches. Un intérêt d'utiliser des mouches d'élevage est que l'on peut aussi définir au départ le stade reproductif (par exemple) des mouches testées. L'utilisation de femelles non accouplées et de femelles accouplées a ainsi permis d'étudier si la charge en œufs conditionne différemment les femelles pondeuses vis-à-vis des stimuli étudiés, en l'occurrence les odeurs.

2. Matériels et méthodes

Pièges utilisés

Trente huiles essentielles ont été testées dans les pièges MacPhail/Multilure® (ISCA Technologies, Riverside CA, USA) (**Figure 59**). L'un des nombreux avantages de ce piège est la quasi impossibilité pour les mouches capturées de pouvoir ressortir. Un autre avantage est la possibilité de fixer le coton dentaire imbibé d'odeur, sans toucher l'armature du piège pour éviter les « contaminations ».

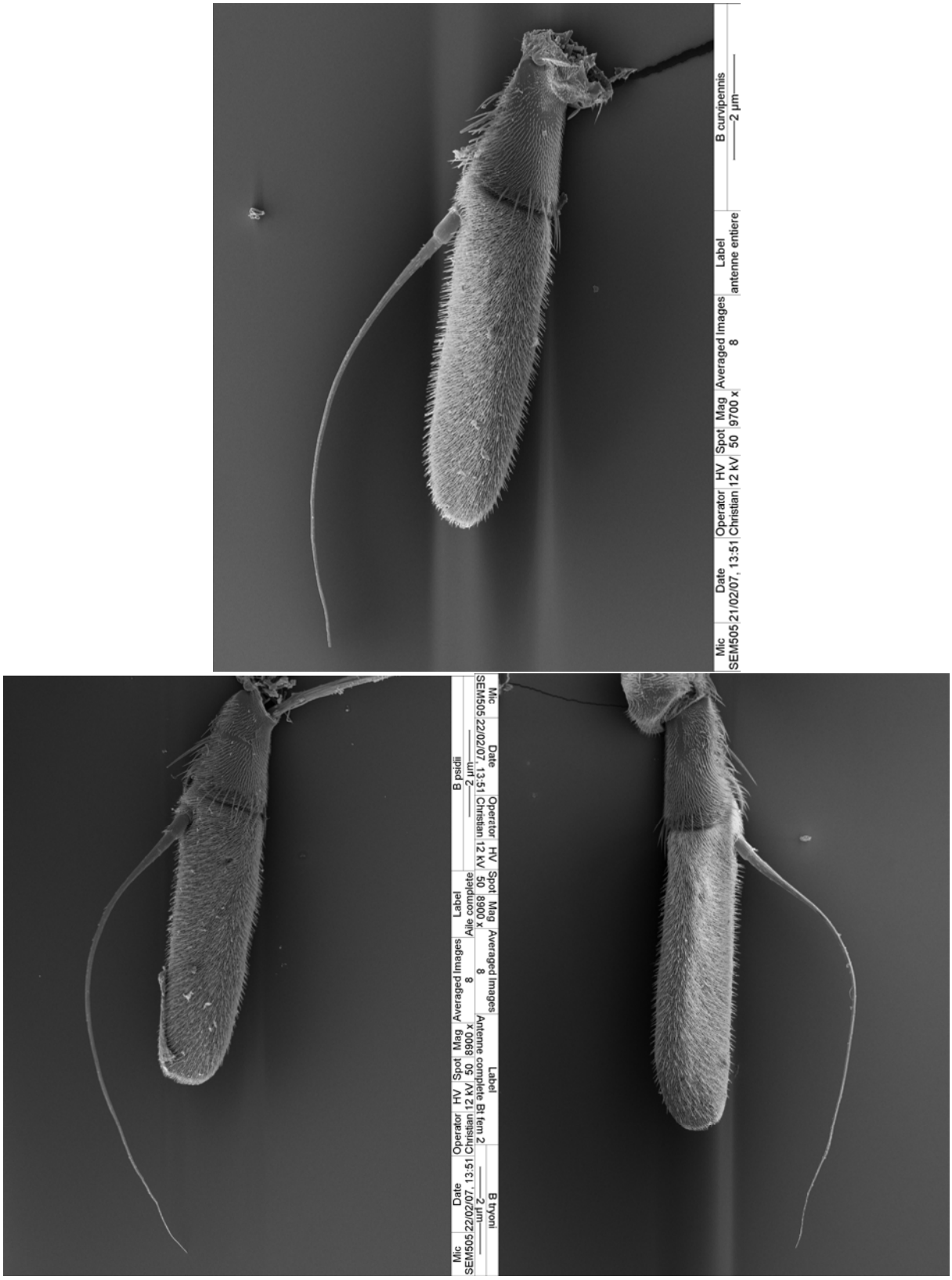


Figure 58 – Photos au MEB/SEM de l'antenne complète de *Bactrocera curvipennis* (en haut), *B. psidii* (en bas à gauche) et de *B. tryoni* (en bas à droite) (Photos CM)

Neuf pièges sont installés en simultané avec deux odeurs (trois pièges par odeur) à raison de 0,5 ml d'huile essentielle, déposée sur un coton dentaire coincé dans le bouchon d'une fiole plastique qui s'emmanche dans le haut du piège (de manière à éviter tout contact direct de l'odeur avec une partie fixe du piège) ; pour trois pièges témoin, le coton est imbibé de 0,5 ml d'eau. En raison de quantités limitées, la Rose de Bulgarie (*Rosa damascena*) et la Camomille sauvage (*Ormenis mixta*) ont été utilisées à raison de 2,5 ml. Le Baume du Pérou a été utilisé par une simple imprégnation du coton dentaire.

Huiles essentielles testées

Le choix de ces huiles essentielles a été fait en partie suite aux travaux de Robacker (2007). Les huiles proviennent de Phytosun Aroms (Laboratoires Omega Pharma, Plélo, France), sauf mention contraire. Le détail de ces huiles est noté dans le **Tableau 1** de l'**Article 5** ci-après.

Période d'essai et conditions environnementales

Les essais se sont déroulés de 8 à 17 heures avec relevé des pièges à 17 heures, soit une durée de 9 heures pour chaque essai. La température et l'humidité relative ont été enregistrées toutes les heures avec deux « Tinytag Plus » (Hastings Data Loggers, Port Macquarie, Australie) ou un « Ebro » (EBI 20-IF, Allemagne), placés au sol dans la cage. Chaque chute de pluie était également notée sans que la quantité en millimètre soit enregistrée.

Mouches utilisées

Les trois espèces d'importance économique *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni* ont été testées. L'état reproductif a aussi été testé avec des femelles accouplées et âgées de 15 ± 2 jours et avec des femelles non accouplées également âgées de 15 ± 2 jours. Toutes les mouches utilisées ont été obtenues de l'élevage tel que déjà décrit dans l'**Article 4**.

Procédures

La petite cage contenant les 300 mouches est installée à 7 heures dans la cage extérieure sous les deux letchis. À 8 heures, les 300 mouches sont lâchées dans la cage extérieure (**Figure 60**) après que les pièges chargés en odeurs aient été installés (**Figure 61**). À 17 heures, les pièges sont relevés puis apportés au laboratoire pour le comptage des mouches piégées.

Figure 59 – Le modèle de piège Multilure® utilisé lors des essais « Huiles essentielles »

Figure 60 – Les trois cages utilisées simultanément pour les essais « huiles essentielles ».

Figure 61 – Disposition des pièges dans la cage.

Analyses statistiques des données

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Unistat 5.6 (Unistat Ltd., London, England). Pour chaque essai, l'importance du piégeage a été exprimée en pourcentage de mouches femelles capturées dans chaque piège MacPhail, par rapport à la totalité des mouches capturées dans l'ensemble des pièges. Pour chaque espèce et chaque état reproductif, les résultats correspondant à la moyenne des essais ont été exprimés sous la forme m ± SEM, où SEM représente l'erreur standard à la moyenne.

La comparaison de la moyenne de plus de deux échantillons indépendants a été réalisée au moyen du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis dans les 90 cas pour avoir une homogénéité de légende (résultats exprimés dans un seul tableau). Si une hétérogénéité est détectée sur l'ensemble, on détermine quelle(s) moyenne(s) se révèle(nt) significativement différente(s) de la moyenne du témoin (piège témoin) en effectuant un test non paramétrique de Dunnett (Steel 1959) de comparaison contre un groupe contrôle.

Dans cet essai, certains résultats apparaissent très variables ; ceci est du au nombre trop restreint de pièges (n = 3), qui entraîne une grande variabilité de l'écart-type et donc de l'erreur standard à la moyenne (SEM). Même si un nombre de trois pièges apparaissait comme suffisant, sur le plan statistique, il aurait fallu tester ces odeurs avec cinq pièges. Mais, sur le plan pratique, la taille des cages extérieures ne permettait pas l'utilisation simultanée de quinze pièges. De plus, la préparation, la mise en place, le comptage et le nettoyage des pièges entre deux essais, auraient été trop contraignants.

3. Résultats

Les résultats de cet essai sont proposés sous la forme d'un article. L'**Article 5** suivant est finalisé et doit être soumis au *Journal of Essential Oil Research*.

Article 5

Attractiveness of Thirty Plant Essential Oils to Females of Three *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae)

Christian MILLE[1], Nadine HASSAINE [2]

[1]Corresponding author; *Institut Agronomique néo-Calédonien / Station de Recherche Agronomique de Pocquereux, BP 32-98880 LA FOA NEW CALEDONIA mille@iac.nc*

[2] *NH CONSULTANT, 18, rue Paul Verlaine 98835 DUMBEA, NEW CALEDONIA nh-consultant.com*

ABSTRACT - An odour screening test was carried out in three economically important species of Tephritidae present in New Caledonia, *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* and *B. tryoni*, in order to isolate one or more attractive or repellent odours. Thirty essential oils were investigated for this purpose during trials conducted in field cages, with unmated and mated females. Attractiveness of *Lavandula spica* has been shown in mated *B. curvipennis* while unmated females of this species were found to be repelled by *Cymbopogon nardus* essential oil. Unmated females of *B. psidii* were attracted by *Citrus reticulata*, *Melaleuca quinquenervia* and *Ocinum basilicum*. In *B. tryoni*, no attractiveness was noted, but essential oils of *Aniba rosaeodora* and *Mentha spicata* were found to be repulsive for unmated females while mated females were repelled by odours of *Coriandrum sativum*, *Cymbopogon citratus*, *Mentha piperita* and *Rosmarinus officinalis*.

KEYWORDS: *Bactrocera*, Odours, Essential oils, Attractant, Repellent, Trap, Pest control.

RÉSUMÉ – Attractivité de trente huiles essentielles envers les femelles de trois espèces de *Bactrocera* (Diptera, Tephritidae). Un screening d'odeurs d'origine végétale a été réalisé chez trois espèces de Tephritidae d'importance économique en Nouvelle-Calédonie, *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni*, afin d'isoler une ou plusieurs odeurs attractives ou répulsives. Trente huiles essentielles ont été testées pour cela lors d'essais menés en cages extérieures, avec des femelles non accouplées et accouplées. L'attractivité de *Lavandula spica* a été montrée chez les femelles accouplées de *B. curvipennis* alors que l'huile essentielles de *Cymbopogon nardus* s'est montrée répulsive envers les femelles non accouplées de cette espèce. Les femelles non accouplées de *B. psidii* ont été attirées par *Citrus reticulata*, *Melaleuca quinquenervia* et *Ocinum basilicum*. Chez *B. tryoni*, aucune attractivité n'a été mise en évidence, mais les huiles essentielles d'*Aniba rosaeodora* et *Mentha spicata* se sont avérées répulsives pour les femelles non accouplées et les femelles accouplées ont été repoussées par les odeurs de *Coriandrum sativum*, *Cymbopogon citratus*, *Mentha piperita* et *Rosmarinus officinalis*.

MOTS-CLEFS: *Bactrocera*, Odeur, Huile essentielle, Attractive, Répulsive, Piège, Lutte.

Introduction

Fruit flies or Tephritidae are one of the world's most significant pests of fruit and market crops. Damage is done by the female, who lays eggs in the fruit as it approaches maturity (Christenson and Foote 1960).

Odour, whether pheromones, parapheromones (Cunningham 1989), kairomones (Metcalf 1990) or protein hydrolysates (McPhail 1939), is the surest way to attract male and female fruit flies. Essential oils are now considered as being a new class of ecological product for controlling insect pests (Regnault-Roger 1997). Several authors have also shown the importance of essential oils in SIT (*Sterile Insect Technique*) programmes, as sterile males under aromatherapy have shown a better competitiveness in relation to wild males (Shelly *et al.* 2004). Using odours against fruit flies in tropical areas is a relatively old technique since methyl eugenol (Howlett 1915) or cue-lure was discovered, attracting males of many Dacinae species in a spectacular manner.

Among the species present in New Caledonia (Mille 2008, Mille and Hancock 2009), three have been declared "Quarantine species" and are, in fact, of economic importance: two endemic species, *Bactrocera curvipennis* (Froggatt) and *B. psidii* (Froggatt) plus an introduced species, *Bactrocera tryoni* (Froggatt). Among these three species, only post-harvest disinfestation has been the subject of several studies, to the detriment of studies regarding field control. However, reduced use of insecticides as an integral part of the pest control is a priority, as New Caledonia is an archipelago and auxiliary fauna must be protected. The *Attract-and-kill* technique is already being used to fight against males, but still to be found is a mean to avoid using synthetic insecticides against the primary pests, the females. There is an urgent need for an attractant specifically aimed at females, in order to control the many species of Tephritidae (Jang and Light 1996).

Our objective was to carry out the same type of odour screening test as was made on *Anastrepha ludens* (Robacker 2007), in order to isolate one or more attractant or repellent odours for the three economically important species present in New Caledonia. The purpose of finding such one or several odour(s) is to use it or them as a direct control or a monitoring tool (to improve the treatment positions) before the females begin any damage. For this reason, evaluation on the attractiveness of the odours tested during this study was carried out on unmated and mated flies. We chose to use ready-made odours, such as commercial essential oils. Indeed, some components of parapheromones (often very attractive) are essential oils. Furthermore, the synergic effects of the pomelo zest (*Citrus paradisi*) essential oil has been observed when it was associated with a synthetic food lure to attract the Mexican

Fruit Fly *Anastrepha ludens* (Robacker et Rios 2005). Finally, essential oils are easier to access and are often less dangerous than other powerful attractants already in use against the males, such as cue lure and methyl eugenol.

Materials and methods

The list of 30 odours (Table 1) is based on Robacker (2007), to which several other odours were added. These odours were tested in MacPhail Multilure® traps (ISCA Technologies, Riverside CA, USA). Dental floss soaked in essential oils was attached to the top of the trap. Due to the limited quantities available, only 2.5ml of Damask rose (*Rosa damascena*) and Chamomille (*Ormenis mixta*) were used, whilst only the tip of the dental floss was immersed in the resin of Balsam Peru (*Myroxilon pereirae*) due to its density. For the other essential oils, a pipette was used to deposit 5ml onto dental floss. In the control traps, dental floss was soaked in 5ml of tap water.

The flies came from the laboratory rearing facility, where more than 30 generations have been bred and into which wild flies are introduced once a year. The breeding methods are detailed in the HortResearch manual (Clare and Lemontey 1994). Unmated females were between 10 and 12 days old. Mated females were between 15 ± 2 days old.

During the trials, a small handling cage (30 x 30 x 30 cm) containing 300 flies was put into a large outdoor cage (2 x 3 x 3m) at 7am. Nine traps (3 control traps; 3 containing odour X; 3 containing odour Y) were then positioned at random some ten centimeters from the ceiling of the cage, each attached by a string which turned freely. At 8am, the small handling cage was opened to free the flies. The trial ended at 5pm and the traps were gathered immediately afterwards to record the number of trapped flies. The traps were then immersed in a basin of soapy water throughout the night, before being used again for the next trial.

Statistical analysis was carried out on Unistat 5.6 software (Unistat Ltd., London, England). In each trial, the trapping is expressed as the percentage of female flies captured in each MacPhail trap, in comparison to the total number of flies caught in all the traps. For each species and each reproductive state, the results correspond to the average of the same type of traps and are expressed in the form of m ± SEM, where SEM represents the standard error of the mean. By the reduced sample size (n = 3 traps of the same type), the statistical population corresponding to each type of trap were not generally apportioned according to normal distribution. For this reason, average comparison was made by a non-paramatric Kruskal-Wallis test, followed by a non-parametric Dunnett multiple comparison test against a controlled group, the control trap.

Results

Among the *Bactrocera curvipennis* unmated females, the percentage of flies captured with the *Cymbopogon nardus* essential oil was significantly lower than the percentage of flies caught by the control trap. No significant difference was found between the other odours and the control trap (**Table 2a**).

Among the unmated *B. psidii* females, the percentage of flies captured with the *Citrus reticulata, Melaleuca quinquenervia* and *Ocinum basilicum* essential oils was significantly higher than the percentage of flies captured with the control cage. No significant difference was found between the other odours and the control trap (**Table 3a**).

Among the *B. tryoni* unmated females, the percentage of flies captured with the *rosaeodora* and *Mentha spicata* essential oils were significantly less than the percentage of flies captured with the control cage. No significant difference was found between the other odours and the control trap (**Table 4a**).

Among the *B. curvipennis* mated females, the percentage of flies captured with *Lavandula spica* essential oil was significantly higher than the percentage of flies captured with the control trap. No significant difference was found between the other odours and the control trap (**Table 2b**).

Among the *B. psidii* mated females, there was no significant difference between those caught in the control cage and those of the other traps (**Table 3b**).

Finally, among the *B. tryoni* mated females, the percentage of flies caught with the *Coriandrum sativum*, *Cymbopogon citratus*, *Mentha piperita* and *Rosmarinus officinalis* essential oils was significantly lower than the percentage of flies captured with the control cage. No significant difference was found between the other odours and the control trap (**Tableau 4b**).

Discussion

The *Cymbopogon nardus* essential oil proved to be repellent to *Bactrocera curvipennis* unmated females. *Citrus reticulata*, *Melaleuca quinquenervia* and *Ocinum basilicum* essential oils had an attractive effect on *B. psidii* unmated females. *Aniba rosaeodora* and *Mentha spicata* essential oils appeared to be repellent to *B. tryoni* unmated females. *Lavandula spica* appeared to be attractive to *B. curvipennis* mated females. *Coriandrum sativum*, *Cymbopogon citratus*, *Mentha piperita* and *Rosmarinus officinalis* essential oils proved to be repellent to *B. tryoni* mated females.

In the three species, it is highly likely that the reproductive state of the females changes olfactory perception, as no odour was found attractive or repulsive for mated as well as unmated flies.

None of the odours which we selected proved attractive to the *Bactrocera tryoni,* regardless of their reproductive state. Work by Eisemann and Rice (1992) on the subject of the attractiveness of different pure chemical molecules to loaded *B. tryoni* females showed that the α-farnesene (depending on the concentration) was one of the most attractive molecules. However, the α-farnesene in *Ormenis mixta*, *Cananga odorata* and *Zingiber officinale* essential oils (Table 1) had no effect on *B. tryoni*. We do know, however, that mixtures can smell totally different from their original components (Meierhenrich *et al.* 2005), therefore having different effects. Furthermore, Eisemann and Rice (1992) carried out their work in laboratory conditions which were clearly very different from our experiments in field cages. We also know that temperature (Jönsson et Anderbrant 1993) and wind (Adams *et al.* 1995) are parameters which influence the dispersal of odours and by consequence, the capture of insects. As for Brophy *et al*. (2003), they noted that *B. tryoni* is attracted by newly-felled trees of *Lagarostrobos (Dacridium) franklinii* (Hook. f.) Queen (Gymnosperma, Podocarpaceae). However, no details of sex, age or physiological conditions were given. The authors explain the attractiveness of this essence by the presence of methyl eugenol, but *B. tryoni* is known to be a species which responds to cue lure and not to methyl eugenol (Drew 1974). Finally, according to Drew and Lloyd (1987), the first *B. tryoni* adults to arrive on a host tree, permeate the fruit's surface with a "fruit fly type" bacteria regurgitated from the digestive system. A sufficient level of these bacteria will then create odours which attract other *B. tryoni* to the tree and the fruit. *B. tryoni*'s main olfactory stimulus would therefore be the bacterial odours rather than plant kairomones. The lack of specific attractants in plant odours, which we observed for *B. tryoni,* supports this hypothesis.

The attractiveness of bacterial odours was also discovered in *Anastrepha ludens* (Robacker *et al.* 1998) as well as *B. dorsalis* (Jang et Nishijima 1990). And according to (Metcalf 1990), the attraction for rotting fruit and therefore for the odours produced by the bacteria, would be an ancestral character of the Tephritidae. The conservation of this ancestral character by the two endemic species, *B. curvipennis* and *B. psidii*, may also explain their limited attraction for the essential oils.

Applied to protect trees, the repellent essential oils highlighted in this study could act as repulsive allomones (Strebler 1989). However the large quantities required means that this type of treatment would not be economically possible at present.

The attractive essential oils highlighted here, however, could be used in traps and in additives to bait sprays, for example. An anti-female station-trap such as the one described by Heath *et al.* (2009), linking color, odour and the most attractive alimentary stimulants could also be developed.

Acknowledgements

The authors would like to sincerely thank Mrs. Sylvie CAZÈRES, Mr. José BRINON and Mr. Jean-Pierre KATAOUI for gathering the flies as well as for their help in counting the captured flies, cleaning and recharging the traps between two tests.

Table 1 – Description of the 30 odours tested:

Scientific name	Common name	Used plant parts and main compounds	Brand
Aniba rosaeodora	Rosewood	Wood / linalool, α-terpineol	PhytoSun Aroms
Cananga odorata	Ylang ylang	Flowers / germacrene D, β-caryophyllene, α-farnesene, benzyl benzoate	PhytoSun Aroms
Citrus aurantium	Orange bitter	Leaves / linalyle acetate, linalool	PhytoSun Aroms
Citrus reticulata	Red Mandarin	Expressed peel / limonene, γ-terpinene, sinensal	PhytoSun Aroms
Coriandrum sativum	Coriander	Seeds / linalool, camphor (5 %), geraniol	PhytoSun Aroms
Cymbopogon citratus	Lemongrass	Leaves / geranial, neral	PhytoSun Aroms
Cymbopogon nardus	Citronella	Leaves / geraniol, methylisoeugenol, camphene, borneol	PhytoSun Aroms
Eucalyptus globulus	Eucalypt	Leaves / 1.8-cineole, α-pinene, pinocarveol, globulol	PhytoSun Aroms
Eugenia caryophyllata	Clove bud	Flower buds, cloves / eugenol, eugenyl acetate	PhytoSun Aroms
Foeniculum vulgare	Fennel	Fruiting aerial parts / limonene, trans anethole (32 %), fenchone (9 %)	PhytoSun Aroms
Juniperus virginiana	Cedar wood	Wood / α-cedrene, cedrol, thuyopsene, β-cedrene, widdrol	PhytoSun Aroms
Lavandula spica	Lavender	Flowers / linalool, 1.8-cineole, camphor (12 %)	PhytoSun Aroms
Melaleuca alternifolia	Tea tree	Leaves / 4-terpineol, γ-terpinene	PhytoSun Aroms
Melaleuca quinquenervia	Niaouli	1.8-cineole, viridiflorol	PhytoSun Aroms
Mentha piperata	Peppermint	Aerial parts / menthol (45 %), (iso)menthone (28 %)	PhytoSun Aroms
Mentha spicata	Mint	Aerial parts / l-carvone, limonene, 1.8-cineole	PhytoSun Aroms
Myristica fragans	Nutmeg	Seeds / sabinene, α and β-pinene, myristicine	PhytoSun Aroms
Myroxilon pereirae	Balsam Peru	Resin	Labo-Hévéa
Ocimum basilicum	Sweet basil	Aerial parts / methylchavicol	PhytoSun Aroms
Ormenis mixta	Chamomile	Blooming aerial parts / α-pinene, farnesene, 1.8-cineole	PhytoSun Aroms
Pelargonium graveolens	Geranium	Feuilles / citronnelol, citronellyl formiate, guaiadiene-6.9, isomenthone (7 %)	PhytoSun Aroms
Pimenta dioica	Bay oil	Twigs / eugenol, β-myrcene, chavicol	PhytoSun Aroms
Pimpinella anisum	Anise	Seeds / trans anethole, γ-himachalene, anisic aldehyde	PhytoSun Aroms
Pogostemon cablin	Patchouli	Aerial parts / patchouly alcohol, guaienes, patchoulenes	PhytoSun Aroms
Psidium guajava	Guava	Fruits	EssentialOils
Rosa damascena	Damask rose	Flowers / citronellol, geraniol, nonadecane, nerol, methyleugenol (2 %)	PhytoSun Aroms
Rosmarinus officinalis	Rosemary	Twigs / 1.8-cineole, camphor (10 %)	PhytoSun Aroms
Santalum austrocaledonicum	Sandalwood	Wood	Mr Point, New Caledonia
Vitis vinifera	Grapes	Seeds / linoleic acid, oleic acid, palmitic acid, stearic acid	Labo-Hévéa
Zingiber officinale	Ginger	Rhizoms / α-zingiberene, β-sesquiphellandrene, α-farnesene, β-bisabolene	PhytoSun Aroms

Table 2a – Influence of 30 odours on the capture of female, unmated *Bactrocera curvipennis* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis test followed the Dunnett multiple comparison test against the non-odour control group, * for p ≤ 0.05 and ** for p ≤ 0.01, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)			Effect of the trap
Control	23.529 ± 6.886		**a**	
Aniba rosaeodora	6.536 ± 4.575		**a**	**none**
Cananga odorata	3.268 ± 1.307		**a**	**none**
Control	30.556 ± 9.829		**a**	
Cymbopogon citratus	1.111 ± 1.111		**a**	**none**
Citrus aurantium	1.667 ± 0.962		**a**	**none**
Control	13.636 ± 5.327		**a**	
Rosa damascena	3.939 ± 1.321		**a**	**none**
Citrus reticulata	15.758 ± 4.370		**a**	**none**
Control	25.000 ± 5.774		**a**	
Foeniculum vulgare	6.667 ± 1.925		**a**	**none**
Mentha piperita	1.667 ± 0.962		**a**	**none**
Control	17.222 ± 2.222		**a**	
Coriandrum sativum	2.778 ± 2.003		**a**	**none**
Pimenta dioica	13.333 ± 3.849		**a**	**none**
Control	20.000 ± 4.700		**a**	
Myristica fragrans	6.667 ± 3.590		**a**	**none**
Lavandula spica	6.667 ± 2.051		**a**	**none**
Control	21.941 ± 3.043		**a**	
Psidium guajava	5.485 ± 2.567		**a**	**none**
Eugenia caryophyllata	19.034 ± 12.893		**a**	**none**
Control	18.280 ± 1.422		**a**	
Pogostemon cablin	10.753 ± 2.993		**a**	**none**
Melaleuca alternifolia	10.633 ± 5.795		**a**	**none**
Control	15.315 ± 3.248		**a**	
Pimpinella anisum	12.613 ± 3.153		**a**	**none**
Ormenis mixta	21.672 ± 16.982		**a**	**none**
Control	24.762 ± 3.434		**a**	
Zingiber officinale	2.857 ± 1.650		**a**	**none**
Pelargonium graveolens	5.714 ± 3.299		**a**	**none**
Control	13.131 ± 1.336		**a**	
Ocinum basilicum	11.616 ± 2.201		**a**	**none**
Juniperus virginiana	8.586 ± 1.010		**a**	**none**
Control	8.750 ± 0.722		**a**	
Vitis vinifera	15.833 ± 3.632		**a**	**none**
Mentha spicata	8.750 ± 0.722		**a**	**none**
Control	18.841 ± 4.659	*	**a**	
Cymbopogon nardus	5.797 ± 1.673	*	**b**	**repulsive**
Rosmarinus officinalis	8.696 ± 0.837	*	**a**	**none**
Control	21.505 ± 9.512		**a**	
Melaleuca quinquenervia	5.376 ± 1.422		**a**	**none**
Eucalyptus globulus	6.452 ± 0.931		**a**	**none**
Control	7.724 ± 0.813	**	**ab**	
Myroxilon pereirae	24.797 ± 1.772	**	**a**	**none**
Santalum austrocaledonicum	0.813 ± 0.407	**	**b**	**none**

Table 2b – Influence of 30 odours on the capture of female, mated *Bactrocera curvipennis* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis test followed the Dunnett multiple comparison test against the non-odour control group, * for p ≤ 0.05 and ** for p ≤ 0.01, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)			Effect of the trap
Control	25.000 ± 12.830		**a**	
Zingiber officinale	3.704 ± 0.926		**a**	**none**
Pogostemon cablin	4.630 ± 1.852		**a**	**none**
Control	14.035 ± 4.642		**a**	
Rosa damascena	7.018 ± 3.509		**a**	**none**
Ormenis mixta	12.281 ± 4.642		**a**	**none**
Control	20.667 ± 4.807		**a**	
Ocinum basilicum	8.000 ± 2.000		**a**	**none**
Cananga odorata	4.666 ± 2.404		**a**	**none**
Control	13.333 ± 3.434		**a**	
Eugenia caryophyllata	10.476 ± 0.952		**a**	**none**
Santalum austrocaledonicum	9.524 ± 3.434		**a**	**none**
Control	13.793 ± 7.178		**a**	
Mentha piperita	9.195 ± 6.082		**a**	**none**
Melaleuca quinquenervia	10.345 ± 7.178		**a**	**none**
Control	18.699 ± 13.893		**a**	
Aniba rosaeodora	10.569 ± 5.691		**a**	**none**
Coriandrum sativum	4.065 ± 1.626		**a**	**none**
Control	3.333 ± 3.333		**a**	
Vitis vinifera	10.000 ± 10.000		**a**	**none**
Eucalyptus globolus	20.000 ± 5.774		**a**	**none**
Control	7.407 ± 3.704		**a**	
Psidium guajava	3.704 ± 3.704		**a**	**none**
Myristica fragrans	22.222 ± 11.111		**a**	**none**
Control	15.447 ± 7.226		**a**	
Rosmarinus officinalis	7.317 ± 2.439		**a**	**none**
Myroxilon pereirae	10.569 ± 0.813		**a**	**none**
Control	12.222 ± 1.111	**	**ab**	
Cymbopogon nardus	15.556 ± 1.111	**	**a**	**none**
Melaleuca alternifolia	5.556 ± 1.111	**	**b**	**none**
Control	11.111 ± 6.944		**a**	
Mentha spicata	6.944 ± 3.675		**a**	**none**
Pimpinella anisum	15.278 ± 8.448		**a**	**none**
Control	17.708 ± 10.059		**a**	
Juniperus virginiana	10.417 ± 5.729		**a**	**none**
Citrus reticulata	5.208 ± 1.042		**a**	**none**
Control	2.222 ± 2.222		**a**	
Pelargonium graveolens	14.444 ± 4.843		**a**	**none**
Citrus aurantium	16.667 ± 0.000		**a**	**none**
Control	0.641 ± 0.641	*	**a**	
Pimenta dioica	12.821 ± 4.623	*	**a**	**none**
Lavandula spica	19.872 ± 3.392	*	**b**	**attractive**
Control	4.167 ± 2.891		**a**	
Cymbopogon citratus	18.056 ± 3.495		**a**	**none**
Foeniculum vulgare	11.111 ± 5.258		**a**	**none**

Table 3a – Influence of 30 odours on the capture of female. unmated *Bactrocera psidii* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis test followed the Dunnett multiple comparison test against the non-odour control group, * for p ≤ 0.05 and ** for p ≤ 0.01, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)			Effect of the trap
Control	17.508 ± 11.463		**a**	
Aniba rosaeodora	11.111 ± 3.030		**a**	**none**
Cananga odorata	4.714 ± 4.714		**a**	**none**
Control	15.104 ± 10.417		**a**	
Cymbopogon citratus	8.333 ± 6.771		**a**	**none**
Citrus aurantium	9.896 ± 3.756		**a**	**none**
Control	2.778 ± 1.050	*	**a**	
Rosa damascena	6.746 ± 2.414	*	**a**	**none**
Citrus reticulata	23.810 ± 6.557	*	**b**	**attractive**
Control	17.391 ± 1.087		**a**	
Foeniculum vulgare	11.594 ± 3.677		**a**	**none**
Mentha piperita	4.348 ± 1.660		**a**	**none**
Control	19.444 ± 8.929		**a**	
Coriandrum sativum	10.185 ± 4.900		**a**	**none**
Pimenta dioica	3.704 ± 2.450		**a**	**none**
Control	9.375 ± 3.253		**a**	
Myristica fragrans	9.375 ± 7.813		**a**	**none**
Lavandula spica	14.583 ± 2.604		**a**	**none**
Control	10.700 ± 3.926		**a**	
Psidium guajava	11.523 ± 5.761		**a**	**none**
Eugenia caryophyllata	11.111 ± 1.886		**a**	**none**
Control	6.609 ± 3.496		**a**	
Pogostemon cablin	18.678 ± 8.852		**a**	**none**
Melaleuca alternifolia	8.046 ± 2.741		**a**	**none**
Control	6.159 ± 1.449	**	**ab**	
Pimpinella anisum	26.449 ± 7.565	**	**a**	**none**
Ormenis mixta	0.725 ± 0.725	**	**b**	**none**
Control	16.176 ± 7.782		**a**	
Zingiber officinale	13.725 ± 5.779		**a**	**none**
Pelargonium graveolens	3.431 ± 2.729		**a**	**none**
Control	3.636 ± 1.389	*	**a**	
Ocinum basilicum	22.727 ± 6.823	*	**b**	**attractive**
Juniperus virginiana	6.970 ± 1.687	*	**a**	**none**
Control	18.182 ± 6.013		**a**	
Vitis vinifera	9.091 ± 4.545		**a**	**none**
Mentha spicata	6.061 ± 6.061		**a**	**none**
Control	8.621 ± 2.634		**a**	
Cymbopogon nardus	8.621 ± 5.267		**a**	**none**
Rosmarinus officinalis	16.092 ± 7.201		**a**	**none**
Control	1.404 ± 0.928	*	**a**	
Melaleuca quinquenervia	21.754 ± 6.118	*	**b**	**attractive**
Eucalyptus globulus	10.175 ± 0.928	*	**a**	**none**
Control	5.376 ± 1.422		**a**	
Myroxilon pereirae	3.226 ± 1.862		**a**	**none**
Santalum austrocaledonicum	24.731 ± 14.556		**a**	**none**

Tableau 3b – Influence of 30 odours on the capture of female, mated *Bactrocera psidii* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)		Effect of the trap
Control	13.194 ± 9.028	**a**	
Zingiber officinale	15.278 ± 8.187	**a**	**none**
Pogostemon cablin	4.861 ± 1.837	**a**	**none**
Control	7.353 ± 3.701	**a**	
Rosa damascena	5.941 ± 1.143	**a**	**none**
Ormenis mixta	18.482 ± 2.877	**a**	**none**
Control	14.815 ± 7.589	**a**	
Ocinum basilicum	10.774 ± 5.512	**a**	**none**
Cananga odorata	7.744 ± 2.756	**a**	**none**
Control	14.286 ± 2.749	**a**	
Eugenia caryophyllata	3.968 ± 3.968	**a**	**none**
Santalum austrocaledonicum	15.079 ± 2.862	**a**	**none**
Control	15.459 ± 6.711	**a**	
Mentha piperita	3.865 ± 1.932	**a**	**none**
Melaleuca quinquenervia	14.010 ± 3.168	**a**	**none**
Control	28.431 ± 9.314	**a**	
Aniba rosaeodora	2.451 ± 1.297	**a**	**none**
Coriandrum sativum	2.451 ± 1.767	**a**	**none**
Control	8.416 ± 4.455	**a**	
Vitis vinifera (plant oil)	6.931 ± 0.990	**a**	**none**
Eucalyptus globolus	15.842 ± 1.980	**a**	**none**
Control	12.169 ± 5.211	**a**	
Psidium guajava	9.524 ± 4.849	**a**	**none**
Myristica fragrans	11.640 ± 7.118	**a**	**none**
Control	15.885 ± 1.878	**a**	
Rosmarinus officinalis	12.760 ± 1.878	**a**	**none**
Myroxilon pereirae (balm)	4.688 ± 3.523	**a**	**none**
Control	12.255 ± 6.024	**a**	
Cymbopogon nardus	14.216 ± 1.767	**a**	**none**
Melaleuca alternifolia	6.863 ± 3.214	**a**	**none**
Control	11.538 ± 5.769	**a**	
Mentha spicata	11.538 ± 7.772	**a**	**none**
Pimpinella anisum	10.256 ± 7.393	**a**	**none**
Control	11.333 ± 5.175	**a**	
Juniperus virginiana	8.667 ± 5.667	**a**	**none**
Citrus reticulata	13.333 ± 1.453	**a**	**none**
Control	15.015 ± 8.063	**a**	
Pelargonium graveolens	9.009 ± 2.752	**a**	**none**
Citrus aurantium	9.309 ± 4.424	**a**	**none**
Control	25.000 ± 6.518	**a**	
Pimenta dioica	2.957 ± 1.422	**a**	**none**
Lavandula spica	5.376 ± 1.344	**a**	**none**
Control	18.095 ± 3.507	**a**	
Cymbopogon citratus	11.667 ± 3.603	**a**	**none**
Foeniculum vulgare	3.571 ± 2.143	**a**	**none**

Table 4a – Influence de 30 odours on the capture of female, unmated *Bactrocera tryoni* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis test followed the Dunnett multiple comparison test against the non-odour control group, * for p ≤ 0.05 and ** for p ≤ 0.01, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)			Effect of the trap
Control	24.324 ± 4.128	*	a	
Aniba rosaeodora	0.000 ± 0.000	*	b	**repulsive**
Cananga odorata	9.009 ± 1.802	*	a	**none**
Control	20.000 ± 5.774		a	
Cymbopogon citratus	6.667 ± 3.333		a	**none**
Citrus aurantium	6.667 ± 3.333		a	**none**
Control	18.182 ± 4.545		a	
Rosa damascena	1.515 ± 1.515		a	**none**
Citrus reticulata	13.636 ± 6.943		a	**none**
Control	23.457 ± 12.159		a	
Foeniculum vulgare	8.642 ± 2.469		a	**none**
Mentha piperita	1.235 ± 1.235		a	**none**
Control	16.667 ± 2.381		a	
Coriandrum sativum	2.381 ± 2.381		a	**none**
Pimenta dioica	14.286 ± 4.124		a	**none**
Control	18.0556 ± 7.7330		a	
Myristica fragrans	8.3333 ± 2.4056		a	**none**
Lavandula spica	6.9444 ± 1.3889		a	**none**
Control	17.647 ± 3.396		a	
Psidium guajava	8.497 ± 3.268		a	**none**
Eugenia caryophyllata	7.190 ± 4.286		a	**none**
Control	16.667 ± 4.167		a	
Pogostemon cablin	12.500 ± 7.217		a	**none**
Melaleuca alternifolia	4.167 ± 2.741		a	**none**
Control	21.212 ± 3.030		a	
Pimpinella anisum	0.000 ± 0.000		a	**none**
Ormenis mixta	12.121 ± 8.017		a	**none**
Control	17.117 ± 8.873		a	
Zingiber officinale	15.315 ± 5.016		a	**none**
Pelargonium graveolens	0.901 ± 0.901		a	**none**
Control	11.111 ± 4.277		a	
Ocinum basilicum	8.642 ± 3.266		a	**none**
Juniperus virginiana	13.580 ± 1.235		a	**none**
Control	26.190 ± 5.189	*	a	
Vitis vinifera	5.952 ± 3.150	*	a	**none**
Mentha spicata	1.190 ± 1.190	*	b	**repulsive**
Control	30.000 ± 11.547		a	
Cymbopogon nardus	3.3333 ± 3.3333		a	**none**
Rosmarinus officinalis	0.000 ± 0.000		a	**none**
Control	9.524 ± 5.189	*	ab	
Melaleuca quinquenervia	4.762 ± 1.190	*	a	**none**
Eucalyptus globulus	19.048 ± 5.952	*	b	**none**
Control	11.765 ± 6.792		a	
Myroxilon pereirae	11.765 ± 3.396		a	**none**
Santalum austrocaledonicum	9.804 ± 1.961		a	**none**

Table 4b – Influence de 30 odours on the capture of female, mated *Bactrocera tryoni* flies (the values represent means ± SEM; n = 3 identical traps; Kruskal-Wallis test followed the Dunnett multiple comparison test against the non-odour control group, * for p ≤ 0.05 and ** for p ≤ 0.01, the same letters indicate homogenous groups):

Trap type	Flies captured (%)			Effect of the trap
Control	27.273 ± 9.091		**a**	
Melaleuca alternifolia	0.000 ± 0.000		**a**	**none**
Juniperus virginiana	6.061± 6.061		**a**	**none**
Control	16.667 ± 8.333		**a**	
Eucalyptus globulus	8.333 ± 8.333		**a**	**none**
Citrus reticulata	8.333 ± 8.333		**a**	**none**
Control	30.435 ± 4.348	*	**a**	
Cymbopogon nardus	2.899 ± 2.899	*	**a**	**none**
Cymbopogon citratus	0.000 ± 0.000	*	**b**	**repulsive**
Control	23.8095 ± 4.7619		**a**	
Pimenta dioica	4.7619 ± 4.7619		**a**	**none**
Lavandula spica	4.7619 ± 4.7619		**a**	**none**
Control	33.0000 ± 33.0000		**a**	
Foeniculum vulgare	0.0000 ± 0.0000		**a**	**none**
Mentha spicata	0.0000 ± 0.0000		**a**	**none**
Control	23.1884 ± 6.3172		**a**	
Pelargonium graveolens	5.7971 ± 1.4493		**a**	**none**
Citrus aurantium	4.3478 ± 2.5102		**a**	**none**
Control	23.5294 ± 5.8824	*	**a**	
Myristica fragrans	9.8039 ± 1.9608	*	**a**	**none**
Coriandrum sativum	0.0000 ± 0.0000	*	**b**	**repulsive**
Control	26.1905 ± 6.2994	*	**a**	
Rosmarinus officinalis	2.3810 ± 2.3810	*	**b**	**repulsive**
Melaleuca quinquenervia	4.7619 ± 2.3810	*	**a**	**none**
Control	22.7642 ± 9.9904		**a**	
Myroxilon pereirae	6.5041 ± 4.0650		**a**	**none**
Psidium guajava	4.0650 ± 0.8130		**a**	**none**
Control	16.6667 ± 9.6225		**a**	
Santalum austrocaledonicum	11.1111 ± 11.1111		**a**	**none**
Vitis vinifera	5.5556 ± 5.5556		**a**	**none**
Control	28.5714 ± 8.2479		**a**	
Aniba rosaeodora	4.7619 ± 4.7619		**a**	**none**
Pimpinella anisum	0.0000 ± 0.0000		**a**	**none**
Control	29.8246 ± 7.0175	*	**a**	
Mentha piperita	0.0000 ± 0.0000	*	**b**	**repulsive**
Eugenia caryophyllata	3.5088 ± 1.7544	*	**a**	**none**
Control	14.8148 ± 9.7991		**a**	
Cananga odorata	11.1111 ± 0.0000		**a**	**none**
Zingiber officinale	7.4074 ± 7.4074		**a**	**none**
Control	19.4444 ± 7.3493		**a**	
Ocinum basilicum	8.3333 ± 8.3333		**a**	**none**
Pogostemon cablin	5.5556 ± 2.7778		**a**	**none**
Control	26.6667 ± 6.4150		**a**	
Rosa damascena	3.7037 ± 1.4815		**a**	**none**
Ormenis mixta	1.4815 ± 0.7407		**a**	**none**

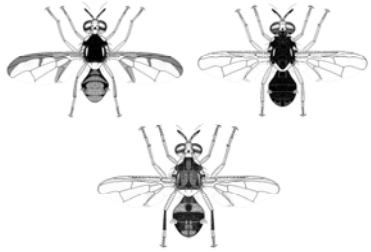
3. Discussion et conclusions

Les résultats obtenus ici paraissent quelque peu décevants quels que soient l'espèce ou le stade physiologique étudiés, dans la mesure où aucune odeur ne semble être suffisamment attractive pour être intégrée à un système de lutte visant les femelles, en particulier celles de *Bactrocera tryoni*.

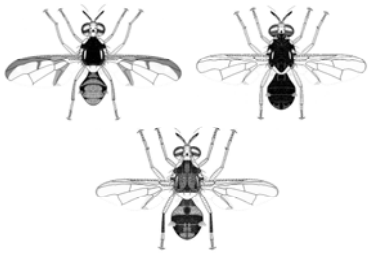
Les huiles essentielles répulsives mériteraient des investigations plus poussées car les odeurs répulsives connaissent un regain d'intérêt en protection des cultures.

Très récemment, Reisenman *et al.* (2010) ont montré que le linalol avait un effet contradictoire sur l'alimentation et l'oviposition chez la femelle du Sphinx du Tabac *Manduca sexta*. En effet, les femelles se sont nourri indifféremment de plantes avec ou sans linalol, alors qu'elles ont préférentiellement pondu plus souvent sur les plantes émettant du (+)-linalol seul ou en mélange, que sur les plantes exhalant du (–)-linalool. Deux voies neurologiques sont donc possibles : l'une non sélective indifféremment utilisée par les deux sexes et la seconde sélective et spécifique des femelles.

Les huiles essentielles attractives mises en évidence ici pourraient être utilisées dans des pièges ou utilisées en additif aux traitements par tache par exemple. Une station-piège anti-femelle (*anti-female station-trap*) alliant la couleur, l'odeur et les stimulants alimentaires les plus attractifs comme celle décrite par Heath *et al.* (2009) pourrait être développée.



CHAPITRE IV - *ATTRACTIVITÉ DU CUE-LURE, DYNAMIQUE ET GESTION DES POPULATIONS DE MOUCHES DES FRUITS EN VERGERS*



CHAPITRE IV – *ATTRACTIVITÉ DU CUE-LURE, DYNAMIQUE ET GESTION DES POPULATIONS DE MOUCHES DES FRUITS EN VERGERS*

La vérité, ce n'est point ce qui se démontre, c'est ce qui simplifie.
Antoine de SAINT-EXUPERY

Introduction

La paraphéromone cue-lure est un outil incontournable ; d'une part il permet d'évaluer les **populations naturelles** ; et d'autre part, il est un **moyen de lutte** dans la technique *MAT*. Cependant de récurrentes observations (Brinon et Kataoui com. pers.) effectuées lors des relevés de pièges, ont montré que de nombreux mâles de *Bactrocera curvipennis* étaient bien présents autour des pièges mais qu'ils n'y entraient pas ou peu. Une étude de l'attractivité du cue-lure se justifiait par le fait que *B. curvipennis* fait partie des trois espèces de quarantaine (avec *B. tryoni* et *B. psidii*) et que ces dernières doivent être assurément piégées en toutes circonstances. Le cue-lure est actuellement le seul outil qui permet non seulement d'étudier les fluctuations des populations des trois espèces de quarantaine, mais également d'éradiquer une espèce si cette dernière venait à être introduite dans un autre pays. Il est évident que si cet outil de piégeage s'avérait inutile ou inefficace contre l'une de ces espèces, toute tentative d'éradication de cette dernière serait vaine.

Les travaux relatés ici sont les résultats obtenus lors du stage de feue Madame Teeira KOOKIA, alors étudiante de l'*University of South Pacific* à Suva (Fidji), qui s'est déroulé de décembre 2004 jusqu'en mai 2005. Pendant son stage, Teeira a mesuré l'attractivité du cue-lure en cage extérieure (en conditions semi-naturelles) ainsi qu'en olfactomètres (en conditions contrôlées de laboratoire). Les essais en olfactomètres non étudiés ici, le seront ultérieurement.

Bien que les mouches piégées avec le cue-lure soient exclusivement des mâles, la mesure de ces captures peut aider à étudier les fluctuations naturelles des Mouches des fruits, et donc la **dynamique de leurs populations**. Ces études peuvent permettre de prévoir les époques les plus critiques lors des périodes de production de fruits. Un réseau de piégeage a été installé dans deux types de vergers de collection, l'un de manguiers, l'autre d'agrumes, respectivement fin 1999 et en début d'année 2000. Ce réseau de piégeage a été suivi pendant six années.

A. ATTRACTIVITÉ DU CUE-LURE VIS-A-VIS DES TROIS ESPÈCES NUISIBLES

1. Contexte

L'intérêt de ce travail réside dans le fait qu'avant l'arrivée de *Bactrocera tryoni* fin des années soixante, l'espèce qui était la plus capturée avec le cue-lure était *B. curvipennis* et en seconde position *B. psidii* (Cochereau 1970). Ce recul manifeste de *B. curvipennis* associé à plusieurs observations (Brinon et Kataoui com. pers.) a motivé la recherche d'explications des faibles captures de l'espèce actuellement observées.

Nous avons tout d'abord mesuré l'attractivité du cue-lure vis-à-vis des trois espèces en cage extérieure, cette mesure en conditions semi-naturelles devant permettre d'évaluer l'attractivité propre pour chacune des espèces mais aussi de mesurer les éventuelles interactions entre espèces.

2. Matériels et méthodes

Grande cage extérieure

Une grande cage de dimensions 3 x 3 x 2 m, en moustiquaire de nylon (Dapy, France), est dotée d'une porte à fermeture éclair permettant aisément d'entrer et de sortir de la cage. La cage est également équipée d'une moustiquaire verte (de type brise-vent pour les pépinières) apportant de l'ombrage et des températures plus clémentes pendant les heures les plus chaudes de la journée. Deux arbres (*Litchi chinensis*) en pot, sont placés au milieu de la cage à 0,5 m l'un de l'autre. Le feuillage de chaque arbre se rejoignait (**Figure 62**). Ces arbres apportent refuge, ombrage et support aux mouches relâchées pour les essais. La cage est placée à environ 10 m du laboratoire et à une dizaine de mètres d'un brise-vent. La température moyenne était de 28°C, avec 67 % d'humidité relative et une intensité lumineuse moyenne de 10 517 ± 1 000 lux. Les conditions climatiques ont varié grandement pendant les périodes d'études (du 31 janvier au 8 avril 2005), allant du pluvieux au nuageux et au grand soleil.

Insectes utilisés

Les mouches utilisées lors de ces essais ont été élevées selon le Manuel d'Elevage des Mouches des fruits de Nouvelle-Calédonie du laboratoire de la Station de Recherche de

Pocquereux (Clare et Lemontey 1994). Les trois espèces de mouches ont été maintenues dans des cages séparées (0,5 x 0,5 x 0,5 m). Pour les essais, les mouches à tester ont été conservées dans des cages plus petites (0,3 x 0,3 x 0,3 m) après avoir été sexées à cinq jours après l'émergence, puis conservées dans les conditions standard d'élevage (Clare et Lemontey, 1994) jusqu'à ce qu'elles atteignent l'âge requis pour les différents tests. Cette procédure permet d'obtenir des mouches mâles naïves et sexuellement mûres. Eau et sucre ont été fournis *ad libitum* excepté lors des essais.

Procédure

Les expérimentations pour chacune des espèces (hors compétition) ont été conduites de la fin janvier à mars puis en avril 2005 pour les essais des espèces en mélange (en situation de compétition entre espèces). Le but de ces deux essais était de déterminer comment l'espèce seule répondait au piège cue-lure quand aucune autre espèce n'était présente, et de déterminer si le taux de capture était affecté quand les deux autres espèces étaient introduites dans la cage. Deux cents mouches ont été utilisées pour les essais avec les espèces étudiées individuellement, pendant que trois cents (un mélange de cent pour chaque espèce) ont été utilisées pour les essais en mélange. Chaque après-midi de la veille de l'essai, les deux cents ou cent mouches sont séparées en petite cage d'élevage facilitant le lâcher lors des premières heures du jour. Le jour de l'essai, les mâles séparés sont déposés sous les arbres (*Litchi chinensis*) ne portant pas de fruits disposés au milieu de la cage extérieure, entre 5 heures et 5 heures 45 du matin. La petite cage est ouverte à 6 heures afin de libérer les mouches dans la grande cage (**Figure 62**). Les mâles incapables de voler ou retrouvés morts ne sont pas comptabilisés dans les mouches relâchées. Un piège jaune de type « Lynfield » (**Figure 63**) percé de quatre trous de 3 cm de diamètre sur les côtés est suspendu dans la canopée des arbres grâce à un fil de fer de 15 cm de longueur à une hauteur comprise entre 1,5 et 1,6 m. Le piège est chargé d'un coton dentaire de 2 cm de long imbibé de 0,2 g de cue-lure et d'une plaquette insecticide DDVP (S. A. dichlorvos), tous deux accrochés à un fil de fer traversant le couvercle du piège. Le piège est contrôlé et vidé chaque heure à partir de 7 heures jusqu'à 18 heures. Les mouches piégées, celles attirées à l'extérieur du piège ainsi que celles retrouvées mortes sur le support de collecte placé sous le piège sont dénombrées puis jetées. Les conditions environnementales comme l'humidité relative, la température et l'intensité lumineuse sont mesurées et enregistrées à chaque heure lors de la visite du piège. La température et l'humidité relative et l'intensité lumineuse sont mesurées avec respectivement le thermo-hygromètre (COX Recorders, Belmont, NC, USA) et le luxmètre (Lutron LX-105,

Taiwan). Cinq répétitions sont conduites pour chaque type d'essai (espèce individuelle et mélange des trois espèces).

3. Résultats

Comparaison de l'attractivité du cue-lure chez les mâles de* B. curvipennis, B. psidii *et* B. tryoni *en absence de compétition entre espèces

En absence de compétition interspécifique, l'attractivité du cue-lure pour *B. curvipennis* est significativement plus faible ($p \leq 0{,}001$) que l'attractivité de ce même cue-lure pour *B. psidii* et *B. tryoni* (**Figure 64**).

Comparaison de l'attractivité du cue-lure chez les mâles de* B. curvipennis, B. psidii *et* B. tryoni *en situation de compétition entre espèces

Dans ce cas, l'attractivité du cue-lure pour *B. psidii* et *B. tryoni* est significativement plus importante ($p \leq 0{,}01$) que pour *B. curvipennis* (**Figure 65**).

Effet de la compétition entre espèces sur l'attractivité du cue-lure envers les mouches

Chez *B. curvipennis*, l'attractivité du cue-lure en l'absence de compétition et l'attractivité du cue-lure en situation de compétition ne sont pas significativement différentes. Cela signifie que la compétition avec *B. psidii* mais aussi avec *B. tryoni* ne modifie en rien le pourcentage de captures de *B. curvipennis* (**Figure 66**).

Pour *B. psidii*, l'attractivité du cue-lure en l'absence de compétition et l'attractivité du cue-lure en situation de compétition sont significativements différentes ($p \leq 0{,}01$). Ceci montre que la compétition avec *B. curvipennis* et avec *B. tryoni* augmente le pourcentage de captures de *B. psidii* (**Figure 66**).

De même que chez *B. curvipennis*, l'attractivité du cue-lure pour *B. tryoni* en l'absence de compétition et l'attractivité du cue-lure en situation de compétition ne sont pas significativement différentes. Ceci signifie que la compétition avec *B. psidii* et avec *B. curvipennis* ne modifie donc pas le pourcentage de captures de *B. tryoni* (**Figure 66**).

4. Discussion et conclusions

Les résultats obtenus confirment que les observations selon lesquelles les mouches mâles de *B. curvipennis* ne sont pas ou peu attirées par le cue-lure. Les faibles populations

capturées réflètent donc une photographie erronée des populations réelles évoluant dans les vergers. Ainsi, il apparaît que les données de piégeages obtenues par ailleurs peuvent être biaisées : les populations de *B. curvipennis* pouvant être largement sous-estimées sachant que les captures moyennes de cette espèce représentent moins de 1 % de l'ensemble des Mouches des fruits capturées dans les pièges, toutes espèces confondues. Cependant, lorsque l'on considère les collectes de fruits, il s'avère que ces derniers sont peu ou pas attaqués par cette espèce pourtant polyphage avec 35 espèces de fruits-hôtes potentiels, *B. psidii* et *B. tryoni* étant les deux espèces majoritairement présentes dans ces fruits.

Dans le cas de *B. curvipennis*, une compétition interspécifique « par interférence » pourrait être imaginée, du fait du comportement aggressif de *B. tryoni* empêchant les femelles d'autres espèces de pondre dans les fruits.

Plusieurs paraphéromones comme l'anisylacétone, le zingérone ou le *raspberry ketone*, ont été mises au point pour d'autres espèces de *Bactrocera* ou de *Dacus*. Ces molécules devraient être rapidement évaluées de manière à améliorer le piégeage de *B. curvipennis*.

Toutefois, l'efficacité du piégeage des mouches les plus attirées par le cue-lure reste limitée quelle que soit l'espèce puisque le pourcentage de mouches capturées est toujours inférieur à 25 % en l'absence de compétition et inférieur à 13 % en compétition.

Chez *B. psidii*, la compétition interspécifique augmente le pourcentage de captures. Là encore, l'hypothèse de données de piégeage biaisées pourrait être émise, cette fois-ci en surestimant la population de *B. psidii* dans les vergers, mais aucun éventuel déséquilibre entre les deux espèces *B. psidii* et *B. tryoni* dans les fruits des collectes n'a été observé.

La rédaction d'un article est prévue afin de valoriser ces résultats. Mais les données acquises en olfactomètres non développées ici, doivent être analysées statistiquement et rajoutées aux données obtenues en cages extérieures.

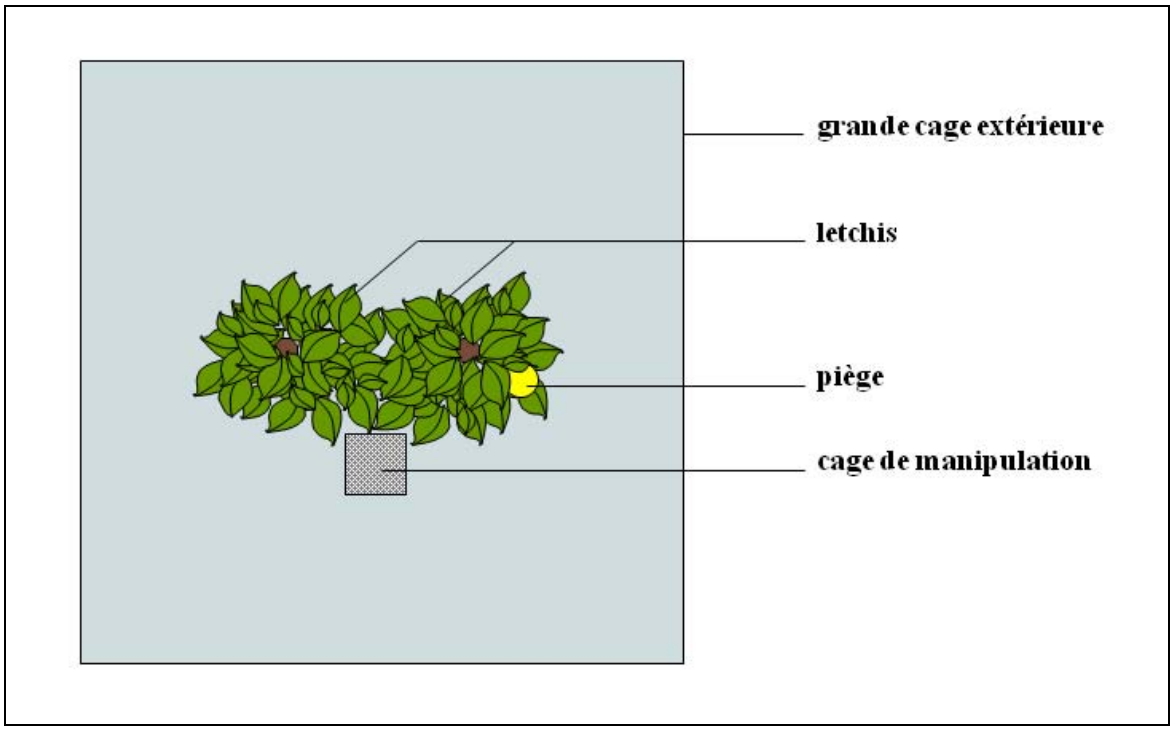


Figure 62 – Représentation schématique de dessus de la grande cage extérieure avec la position des arbres, de la cage de manipulation pour le lâcher des mouches et du piège (Dessin Magalie Hoarau).

Figure 63 – À gauche, un piège de type Addis ou Lynfield couramment utilisé pour la surveillance aux frontières, lors des essais en cage de l'attractivité du cue-lure ou encore lors de l'étude de la dynamique des populations en vergers expérimentaux ; à droite, l'intérieur du même piège montrant le coton dentaire et la plaquette insecticide bleue DDVP (SA dichlorvos) (Photos Sylvie Cazères).

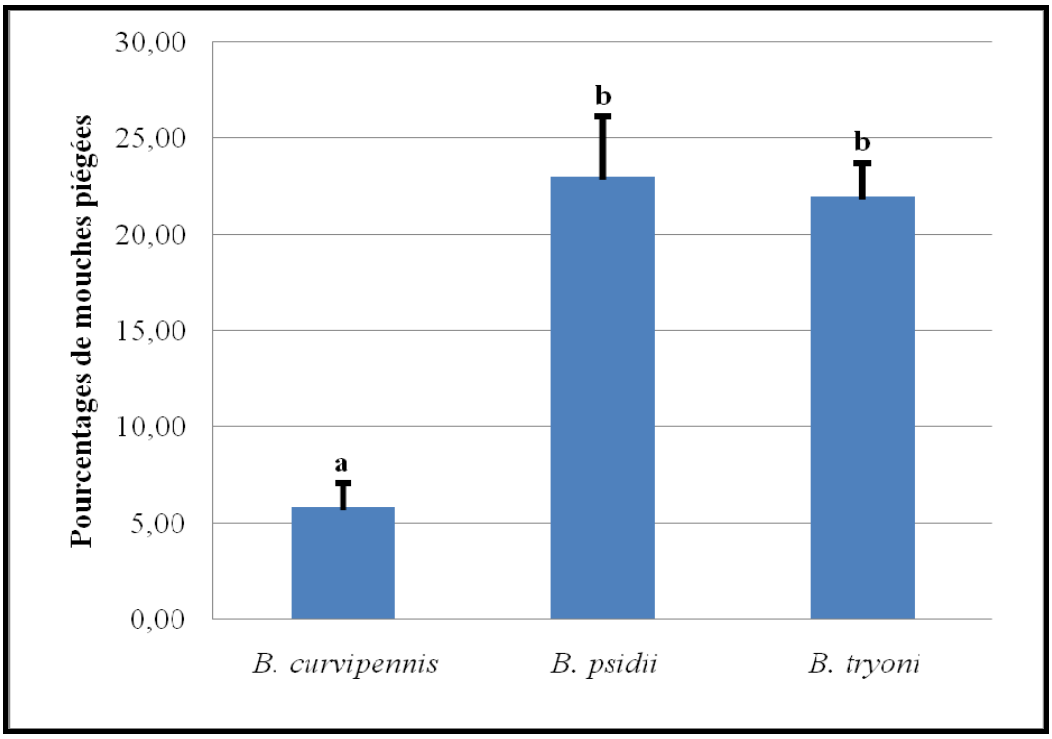


Figure 64 – Comparaison de l'attractivité du cue-lure envers les mouches mâles de *B. curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni* en l'absence de compétition entre espèces (Test de Tukey-HSD, n = 5 ; les lettres désignent les groupes homogènes ; p ≤ 0,001).

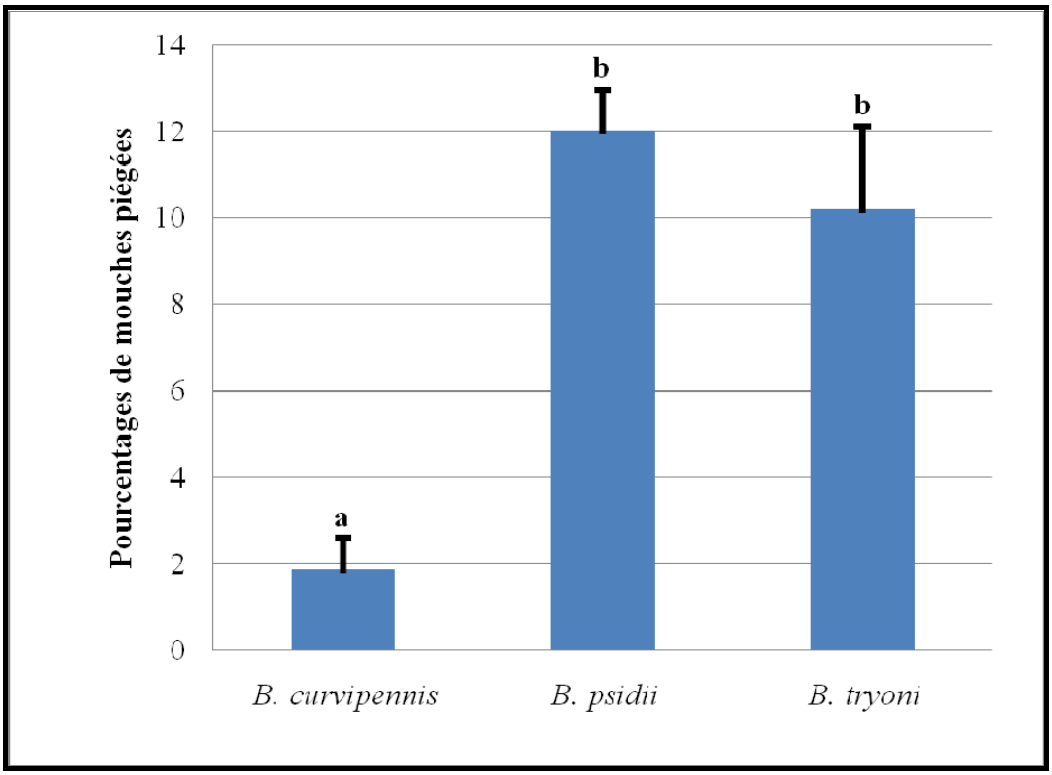


Figure 65 – Comparaison de l'attractivité du cue-lure envers les mouches mâles de *B. curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni* en situation de compétition entre espèces (Test de Tukey-HSD, n = 5 ; les lettres désignent les groupes homogènes ; p ≤ 0,01).

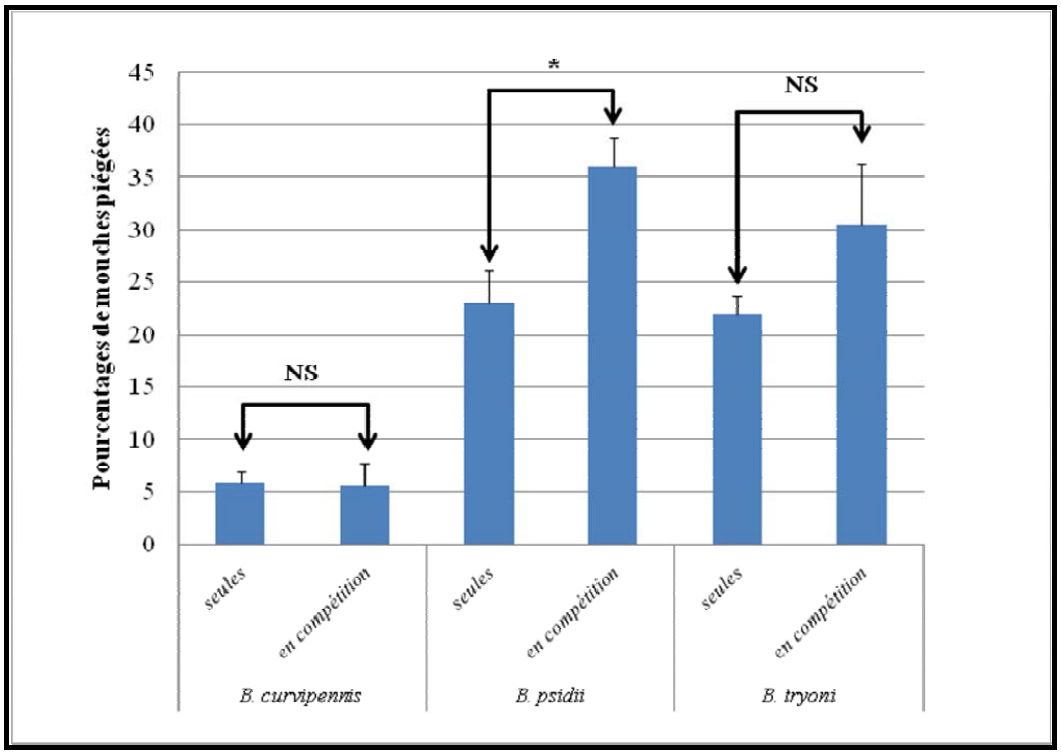


Figure 66 – Effet de la compétition entre espèces sur l'attirance des mouches pour le cue-lure ; « en compétition » notifie que l'espèce est en compétition avec les deux autres espèces [Test de U de Mann-Whitney, n = 5 ; « NS » indique une différence non significative à p > 0,05 et « * » indique une différence significative à p ≤ 0,05].

B. ÉLÉMENTS PRÉLIMINAIRES DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DANS DEUX TYPES DE VERGERS

1. Contexte

La connaissance et la prévision du risque « Mouches des fruits » par les arboriculteurs sont des facteurs primordiaux de la production fruitière. Si les conditions abiotiques (températures, hygrométrie, pluviométrie par exemple) et biotiques (présence de fruits par exemple) optimales de développement des Tephritidae sont bien connues, en revanche, la structure des populations nuisibles est connues avec beaucoup moins de précision. Dans un premier temps, il est donc apparu nécessaire d'obtenir des « photographies » des fluctuations de populations grâce au piégeage au cue-lure pendant six années, ceci dans le but d'en tirer des informations sur les principales conditions d'apparitions des populations nuisibles. L'étude ci-dessous a permis de connaître leur importance respective des facteurs étudiés sur la présence des populations de mouches et les facteurs les plus importants pourraient être intégrés aux futurs avertissements agricoles, qui permettront aux arboriculteurs de se prémunir contre ces ravageurs.

Cette partie fait l'objet d'un projet d'article présenté ci-après.

2. Matériels et méthodes

Le seul véritable outil performant pour le piégeage des Mouches des fruits est le piège Lynfield (**Figure 63**) décrit plus haut qui permet de capturer, tuer et compter les mouches mâles des principales espèces d'importance économique. Même si toutes les mouches piégées ne sont pas les ravageurs directs que sont les femelles, le nombre de mâles permet d'estimer les populations en présence.

Procédure

Des pièges peints en jaune sont chargés en cue-lure à raison de 0,2 g déposé sur un coton dentaire de 2 cm de long, associé à une plaquette insecticide DDVP (**Figure 63**). Cet insecticide, dont la S.A. est le dichlorvos, n'a pas d'effet répulsif vis-à-vis des mouches. Il est par ailleurs largement utilisé dans le cadre du système *attract-and-kill* et il n'interfère pas avec les attractifs (Vargas *et al.* 2009). Le 28 décembre 1999, cinq pièges ainsi décrits, ont été

mis en place dans la parcelle de collection variétale de mangues « Bécune » (codée MA.NC.SFP 14-90) d'une surface de 1,3 ha. Puis, le 4 février 2000, dans la parcelle de collection de variétés d'agrumes « Tazar » (codée AG.NC.SFP 45-91) d'une surface de 3,1 ha, dix pièges identiques ont été mis en place. Dans les deux cas, les pièges ont été relevés le mardi et le vendredi de chaque semaine. Les mouches collectées étaient identifiées et dénombrées. L'essai s'est achevé en fin 2006.

Les **données météorologiques** disponibles (température, humidité relative, pluviométrie), les **traitements effectués** dans les parcelles et enfin la **présence de fruits** sur les arbres, étaient également relevées. Les graphiques en **Annexe V** permettent de visualiser les fluctuations de populations des deux prinicpales espèces *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* vis-à-vis des précipitations et des températures minimales et maximales enregistrées lors de chaque semaine des six années d'observations.

Analyse statistique

L'analyse avec le modèle linéaire généralisé (Régression de Poisson à 5 % de risque) a été utilisée. Les liens entre les facteurs abiotiques, la fructification et les variations de la population de Mouches des fruits ont été quantifiés. Tous les calculs ont été réalisés avec le logiciel de statistique R.

3. Résultats

Les résultats obtenus sont présentés sous la forme de l'**Article 6** présenté ci-après en français :

EXILIEN Romain & Christian MILLE *Influence of abiotic factors and fructification on the populations' densities of* Bactrocera tryoni *and* B. psidii *(Diptera: Tephritidae) in New Caledonia.*

Article 6

Influence des facteurs abiotiques et de la fructification sur la densité des populations de *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* (Diptera, Tephritidae) en Nouvelle-Calédonie

Romain EXILIEN[1], Christian MILLE[2]

[1] Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes (ENSAR)/agro campus Ouest, 65 rue de Saint Brieuc, F-35000 RENNES FRANCE / [2] Institut Agronomique néo-Calédonien / Axe I - Connaissance et amélioration des Agrosystèmes, SRAP, Equipe Entomologie Appliquée, BP 32 – F-98880 LA FOA, NOUVELLE-CALEDONIE

ABSTRACT

The present study on the population dynamics of two fruit fly species *Bactrocera tryoni* and *B. psidii* (Diptera: Tephritidae) in two cultivar collection orchards ("Becune", with Mango and "Tazar", with several *Citrus* spp.) in New Caledonia, was conducted by using Lynfield traps, from 2000 to 2006. Factors including temperature, rainfall, relative humidity and the presence of fruits with respect to the population fluctuation, were analyzed systematically. The results showed that fruit flies were present all year round in the two studied orchards. The population of *B. tryoni* showed a peak in the first year and then a fall at a lower level in 2006. Population of *B. psidii* in Tazar orchard increased from 2001 until it reached a peak in 2003 and decreased until the end of study, it got a maximum between 2002 and 2003 followed by a decline at the end of the study. Environmental conditions and biology of species might explain the lower levels of populations. Fructification, temperature and rainfall were the three major factors comprehensively influencing the population fluctuation. Fructification exerted essential effects on the fly population fluctuations of *B. psidii* in the Becune orchard, but in the Tazar one it was not the case, suggesting that mango can be its preferential host explaining its abundance. *B. tryoni* having more range of hosts varies largely within the fruiting period. Briefly, temperature, rainfall, and fruit presence, through their respective roles, as well as the period during which they occurred, comprehensively impacted the fruit flies populations' fluctuations in Becune and Tazar orchards.

Keywords: *Bactrocera tryoni, Bactrocera psidii*, population dynamics, New Caledonia.

RÉSUMÉ

Cette étude réalisée sur la dynamique des populations des deux espèces de Mouches des fruits *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* (Diptera, Tephritidae) dans deux vergers de collection variétale (« Bécune », verger de manguiers et « Tazar », verger de plusieurs espèces d'agrumes) en Nouvelle-Calédonie, a été menée avec des pièges de type Lynfield de 2000 à 2006. Les facteurs dont la température, la pluviométrie, l'humidité relative et la présence de fruits associés aux fluctuations des populations, ont été analysés systématiquement. Les résultats montrent que les Mouches des fruits étaient présentes tout au long de l'année dans les deux vergers étudiés. Les populations de *B. tryoni* ont montré un pic lors de la première année, puis une diminution à un très bas niveau en 2006. La population de *B. psidii* dans le verger Tazar s'est accrue de 2001 jusqu'à atteindre un pic en 2003 puis a diminué jusqu'à la fin de l'essai, un maximum a été enregistré entre 2002 et 2003 puis un déclin a été observé en fin

d'essai. Les conditions environnementales et la biologie des espèces pourraient expliquer les bas niveaux de populations. La fructification, la température et la pluviométrie sont apparus comme trois facteurs majeurs influençant les fluctuations de populations. La fructification a eu d'importants effets sur les fluctuations des populations de *B. psidii* dans le verger Bécune, mais cela n'a pas été le cas dans celui de Tazar, suggérant que la mangue pourrait être un hôte préférentiel. *B. tryoni* ayant une plus large gamme d'hôtes, les populations de cette espèce ont considérablement varié lors de la période de fructification. En bref, la température, la pluviométrie et la présence de fruits, à travers leurs rôles respectifs, comme aux périodes lors desquelles elles se sont manifestées, ont considérablement impacté les fluctuations de populations dans les vergers de Bécune et Tazar.
Mots-clefs : *Bactrocera tryoni, Bactrocera psidii*, dynamique des populations, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

Les mouches frugivores de la famille des Tephritidae sont des ravageurs agricoles de premier ordre dans le monde entier (Christenson et Foote 1960). Une fois fécondées, les femelles pondent leurs œufs dans les fruits à l'approche de la maturité, peu avant la récolte. La possibilité de connaître à l'avance les fluctuations de leurs populations est donc essentielle pour que les moyens de lutte soient utilisés le plus efficacement possible. Trois espèces de Tephritidae sont d'importance économique en Nouvelle-Calédonie : deux endémiques, *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii* et une exogène, *B. tryoni*, appelée aussi Mouche du Queensland (Mille 2008, Mille et Hancock 2009). Ces espèces de la sous-famille des Dacinae sont multivoltines (plusieurs générations par an) avec une durée de vie de trois mois environ (Fletcher 1987a). Les stades larvaires se déroulent entièrement à l'intérieur des fruits qui, sous leur action, pourrissent rapidement et tombent prématurément. Ainsi, les larves de troisième stade sortent des fruits pour s'empuper dans le sol. Deux à trois semaines plus tard, les adultes ténéraux émergent. Le cycle des Tephritidae est grossièrement le même pour toutes les espèces mais des différences peuvent s'exprimer comme le nombre de générations par an, le nombre d'œufs produits par les femelles ou la gamme des fruits-hôtes (Christenson et Foote 1960). Les Mouches des fruits montrent également des différences de dynamique des populations aussi bien de manière intra-spécifique qu'interspécifique. La dynamique peut être saisonnière auquel cas les paramètres des populations changent constamment avec la période de l'année ou elle peut être non influencée par la saison auquel cas des *patterns* imprévisibles et irréguliers sont observés au cours de l'année (Wolda 1988). Ceux qui montrent des populations à patterns saisonniers, peuvent varier selon les environnements écologiques dans lesquels ils évoluent. Par exemple, *B. tryoni* montre des populations à patterns saisonniers

distincts selon les régions du Queensland, pendant que *B. dorsalis* montre aussi des fluctuations de populations selon les sites à Hawaii (Wong *et al.* 1985).

Les fluctuations de populations de Mouches des fruits sont souvent corrélées à la phénologie des fruits-hôtes (Malavasi et Morgante 1981). Cependant, les Mouches des fruits sont aussi influencées par les facteurs environnementaux, bien que l'importance relative de chaque facteur varie au sein des populations, ou au sein même de la population dans le temps (Celedonio-Hurtado *et al.* 1995). Les conditions abiotiques dans la nature, comme la température, l'humidité relative et la pluviométrie sont faciles à mesurer, mais leur impact sur les populations d'insectes est généralement difficile à évaluer. Les données collectées pendant six années par le piégeage de Mouches des fruits dans les parcelles Tazar et Bécune. Le présent travail se propose de mieux comprendre les réponses de *B. tryoni* et *B. psidii* à différents facteurs environnementaux. Notre principal objectif était de déterminer l'impact de la pluviométrie, de la température, de l'humidité relative et de la fructification sur la variation de la densité des populations de Mouches des fruits.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'étude a été conduite de 1999-2000 à 2006 dans deux parcelles expérimentales appelées Bécune et Tazar sur la Station de Recherche Agronomique de Pocquereux en Nouvelle-Calédonie. Le verger Bécune est composé de variétés de manguiers (*Mangifera indica* L., Anacardiaceae), alors que celui de Tazar est composé d'agrumes (*Citrus* spp., Rutaceae). Les périodes de fructification sont différentes : les manguiers produisant en été et les agrumes en hiver. Les paramètres observés étaient le nombre d'adultes de *B. tryoni* et *B. psidii* capturés, la présence de fruits et les principaux facteurs climatiques (pluviométrie, températures, humidité relative). Ces données climatiques étaient collectées sur une station météorologique de la station de recherches.

Procédure

Dans le but de déterminer les *patterns* saisonniers des infestations de Mouches des fruits, dix pièges jaunes de type Lynfield, chargés en paraphéromone cue-lure accompagnée d'une plaquette insecticide (DDVP, dichlorvos) étaient disposés dans le verger Tazar et cinq pièges identiques dans le verger Bécune. Les Mouches des fruits étaient identifiées et comptées deux fois par semaine dans chacun des pièges. Les pièges étaient rechargés en cue-

lure toutes les deux semaines de manière à conserver l'attractivité des mouches. Les plaquettes insecticides étaient remplacées toutes les quatre semaines.

Analyses statistiques

Les données ont été analysées avec le modèle linéaire généralisé (Régression de Poisson à 5 % de risque), fréquemment utilisé dans la modélisation de la distribution des espèces (Rushton *et al.* 2004). Les facteurs abiotiques et la fructification ont expliqué la variation de la population de Mouches des fruits pendant la période d'étude. Tous les calculs ont été réalisés avec le logiciel de statistique « R ».

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Fluctuations du nombre d'adultes de Mouches des fruits capturés pendant la période d'étude

Le nombre de Mouches des fruits capturées par piège dans les deux vergers de manguiers et d'agrumes (respectivement Bécune et Tazar) a montré un pattern similaire durant la période étudiée. Tous les pièges utilisés lors de cette expérimentation ont eu les mêmes performances en terme de nombre d'insectes capturés. Mais les populations d'insectes ont considérablement diminué pendant les années d'étude. Le pic le plus important observé dans Bécune a eu lieu en 2000 avec *B. tryoni* et en 2002-2003 avec *B. psidii* (**Figure 1**). Dans Tazar, les pics majeurs ont été observés en 2000 avec *B. tryoni* et en 2003 avec *B. psidii* (**Figure 2**). Ces deux espèces ont été capturées en densités importantes, en comparaison aux autres espèces (*B. caledoniensis B. curvipennis*, *B. ebenea*, *B. mucronis* and *B. perpusilla*) qui représentent moins de 10 % du total des mouches capturées (Amice et Sales 1997a). Une différence significative a été mise en évidence, d'une année à l'autre, entre les densités de chaque espèce capturée durant la période d'étude dans les deux vergers. La différence observée dans Bécune ($P < 2^{e-16}$ ***) et dans Tazar ($P < 2^{e-16}$ ***) avec les populations de *B. tryoni* et de *B. psidii* pourrait être due soit à la biologie de ces espèces dans l'environnement soit à la gamme des hôtes en fructification pendant cette étude car selon Hennessey (1994), la production de chaque arbre varie individuellement d'année en année selon les variations des facteurs abiotiques (pluviométrie, humidité relative et température) et les pratiques culturales réalisées dans les vergers. La réduction des populations de Mouches des fruits pourrait aussi être liée à l'effet des fluctuations du climat d'année en année, car la dynamique des populations d'insectes en dépend largement. En effet, les Mouches des fruits ont besoin d'un

environnement approprié pour se développer et, quand les conditions climatiques deviennent difficiles, les populations d'insectes peuvent décroître ou disparaître complètement (Hennessey 1994).

Relations entre la période de fructification et les populations de Mouches des fruits

Dans Bécune, la période de fructification n'a pas d'influence sur la densité de *B. tryoni* puisqu'il n'y a pas de relation entre la période de fructification et la densité de *B. tryoni* (P = 0,566). En revanche, la densité de *B. psidii* s'avère très importante quand les fruits sont présents puisqu'une corrélation positive significative est observée entre la population de *B. psidii* (P = 2^{e-16} ***) et la période de fructification (**Figure 3**).

Dans Tazar, la période de fructification n'a d'influence significative ni sur la population de *B. tryoni* (P = 0,578) ni sur celle de *B. psidii* (P = 0,776) (**Figure 4**), bien que d'autres auteurs aient montré l'importance de la période de fructification pour le développement des Mouches des fruits (Vayssières *et al.* 2009). Une partie du cycle de développement de l'insecte étant réalisé dans le fruit, la synchronisation de la période de fructification et des facteurs abiotiques (pluviométrie, température, etc. ...) est primordiale pour la dynamique des populations de Mouches des fruits (Vayssières *et al.* 2009). Trois hypothèses peuvent expliquer ces résultats : la plus large gamme de fruits-hôtes de *B. tryoni* comparativement à celle de *B. psidii* (Botha *et al.* 2000, Mille *et al.* 2005a) permettrait à *B. tryoni* de se développer dans de plus nombreux hôtes en même temps ; *B. psidii* pourrait être plus attirée par la mangue qui serait un hôte préférentiel comparativement aux agrumes ; *B. psidii* serait plus sensible aux conditions climatiques que *B. tryoni* qui est peu se développe aussi bien durant l'hiver que pendant l'été, ce qui correspond (pas clair) à la pleine période de production de mangues.

Relations entre les facteurs abiotiques et les populations de Mouches des fruits

Le modèle d'analyse linéaire généralisé de Poisson des conditions climatiques et du piégeage de Mouches des fruits a montré que les captures de Mouches des fruits étaient corrélées avec tous les facteurs abiotiques (pluviométrie, humidité relative et température) (**Tableaux 1, 2, 3** et **4**).

Dans Bécune, des corrélations positives ont été observées entre les captures de *B. tryoni* et la pluviométrie d'une part et entre les captures de *B. tryoni* et la température moyenne d'autre part. Une corrélation négative a été observée entre cette espèce et l'humidité relative moyenne (**Tableau 1**). Une corrélation positive significative ($p < 0,05$) a été trouvée

entre la densité de *B. psidii* et la pluviométrie d'une part et entre la densité de *B. psidii* et la température moyenne d'autre part, suggérant que les fluctuations des populations chez cette espèce sont essentiellement impactées par ces deux facteurs. L'humidité relative moyenne a été corrélée négativement avec les captures de *B. psidii* (**Tableau 2**).

Dans Tazar, le **Tableau 3** montre une corrélation positive entre les captures de *B. tryoni* et la pluviométrie. Une corrélation négative a été montrée entre la température moyenne et l'humidité relative moyenne chez *B. tryoni*. Une corrélation positive a été observée entre la densité de *B. psidii* et tous les paramètres étudiés durant l'expérimentation : pluviométrie, température moyenne et humidité relative moyenne (**Tableau 4**).

Les résultats suggèrent que la température et la pluviométrie sont les facteurs qui impactent particulièrement les fluctuations de populations de Mouches des fruits. L'accroissement des populations lors des périodes pluvieuses pourrait s'expliquer par le fait que la phénologie des arbres fruitiers synchronisée avec la saison pluvieuse facilite le développement des mouches. Les dynamiques de populations ont confirmé une forte corrélation entre le nombre de mouches capturées et l'apparition des premières pluies, le niveau des populations suivant l'importance des précipitations comme pour *Ceratitis capitata*, *Anastrepha striata* et *A. obliqua* (Hedström 1993) ou *B. dorsalis* (Ye et Liu 2007). Ndiaye *et al.* (2007) ont montré que la saison pluvieuse semble avoir une influence sur la dynamique de *B. invadens* car en début de saison, un accroissement des effectifs est accentué par la première pluie de 20 mm. Des études similaires ont montré que les précipitations influençaient les populations de *B. dorsalis* dans deux cas : une pluviométrie inférieure à 50 mm ou une pluviométrie comprise entre 100 et 200 mm peuvent limiter le développement des populations (Ye et Liu 2007). Ye et Liu (2007) ont également observé que lorsque les précipitations mensuelles étaient supérieures à 250 mm, la population de Mouches des fruits déclinaient notablement.

B. tryoni et *B. psidii* ont montré une diminution de population avec l'augmentation de l'humidité relative. Ce phénomène pourrait être dû soit à la biologie de ces espèces, soit à l'influence de l'humidité relative sur l'attractivité des pièges.

La baisse de la température a également grevé la dynamique des deux espèces, particulièrement chez *B. psidii*. Cela n'est pas surprenant car chez *B. dorsalis* lorsque les températures chutent, œufs, larves et pupes prolongent leur développement, et le ratio d'émergence des adultes diminue fortement (Fletcher 1987a, He *et al.* 2002). Par ailleurs, les températures moyennes étant distinctes en Nouvelle-Calédonie et en Australie (d'où sont respectivement originaires *B. psidii* et *B. tryoni*), *B. tryoni* pourrait avoir une plus large

gamme de températures de développement, expliquant son abondance en été et sa relative rareté en hiver.

Interactions entre la période de fructification associée à la pluviométrie, la période de fructification associée à la température, la pluviométrie associée à la température et la dynamique des populations des Mouches des fruits.

Chaque facteur pouvant influencer la dynamique des populations des Mouches des fruits, la combinaison de ces facteurs peut aussi avoir des effets positifs ou négatifs sur la population des insectes. Ainsi, Ndiaye *et al.* (2007) ont mis en évidence l'influence d'une telle combinaison en montrant que l'évolution des populations de mouches suivait la dynamique des pluies, et ce, jusqu'à la fin de la campagne de production de mangues, correspondant à la diminution des populations de mouches en fin de saison pluvieuse. L'analyse statistique des données obtenues chez *B. tryoni* et *B. psidii* a montré que les associations « période de fructification/température moyenne », « période de fructification/pluviométrie », « pluviométrie/température moyenne » avaient une influence sur la dynamique de *B. tryoni* et *B. psidii* dans les vergers de Bécune et Tazar (**Tableaux 5** et **6**). La température, la pluviométrie et la période de fructification agissent donc de manière synergique sur les fluctuations de population. Ces résultats permettent de comprendre que si la période de fructification peut ne pas influencer à elle seule les fluctuations des populations de *B. psidii* et *B. tryoni* (comme nous l'avons rapporté précédemment), le facteur « période de fructification » a cependant bien un rôle important dans la dynamique des populations que (Vayssières *et al.* 2009) ont décrit chez les Mouches des fruits.

CONCLUSION

Différents facteurs environnementaux exercent des effets sur les populations de *B. tryoni* et de *B. psidii*. Nous avons remarqué que l'humidité était à l'origine du plus important effet négatif sur les captures d'adultes. A l'opposé, la pluviométrie courante et la température ont augmenté significativement les captures de populations d'adultes. Les différentes interactions entre la période de fructification et les facteurs abiotiques ont aussi influencé la dynamique de ces deux espèces de Mouches des fruits. Ces observations suggèrent que les fluctuations de populations observées pourraient être dues majoritairement à la phénologie des plantes-hôtes, comme cela a déjà été rapporté pour d'autres espèces de Mouches des fruits (Malavasi et Morgante 1981, Jiron et Hedström 1991, Tan et Serit 1994).

REMERCIEMENTS

Les auteurs veulent remercier M. José BRINON, M. Jean-Pierre KATAOUI et Mme Sylvie CAZÈRES pour la collecte et la mise à disposition des données tout au long des six années de cet essai. Nous remercions aussi Manuel PLANTEGENEST et Y. OUTREMAN pour les discussions à propos des analyses de données. Nous remercions Marine et Lucie pour leur aide et les documents qu'elles ont portés à notre disposition.

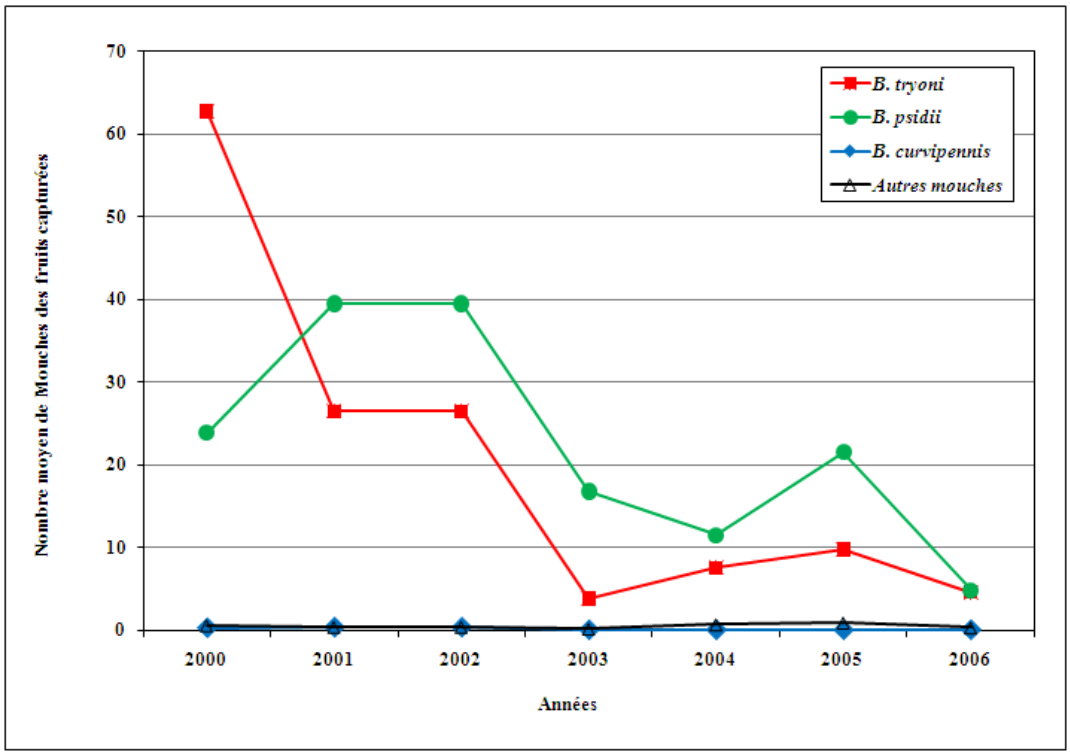


Figure 1 – Fluctuation du nombre de mouches capturées dans le verger Bécune entre 2000 et 2006.

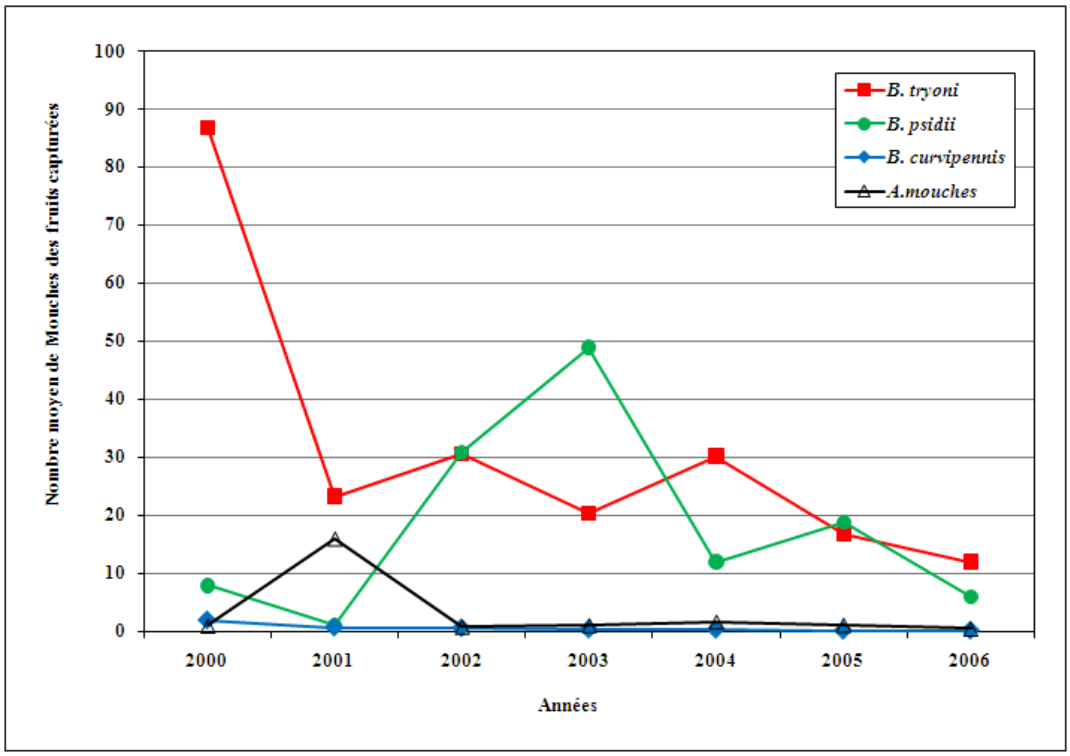


Figure 2 – Fluctuation du nombre de mouches capturées dans le verger Tazar entre 2000 et 2006.

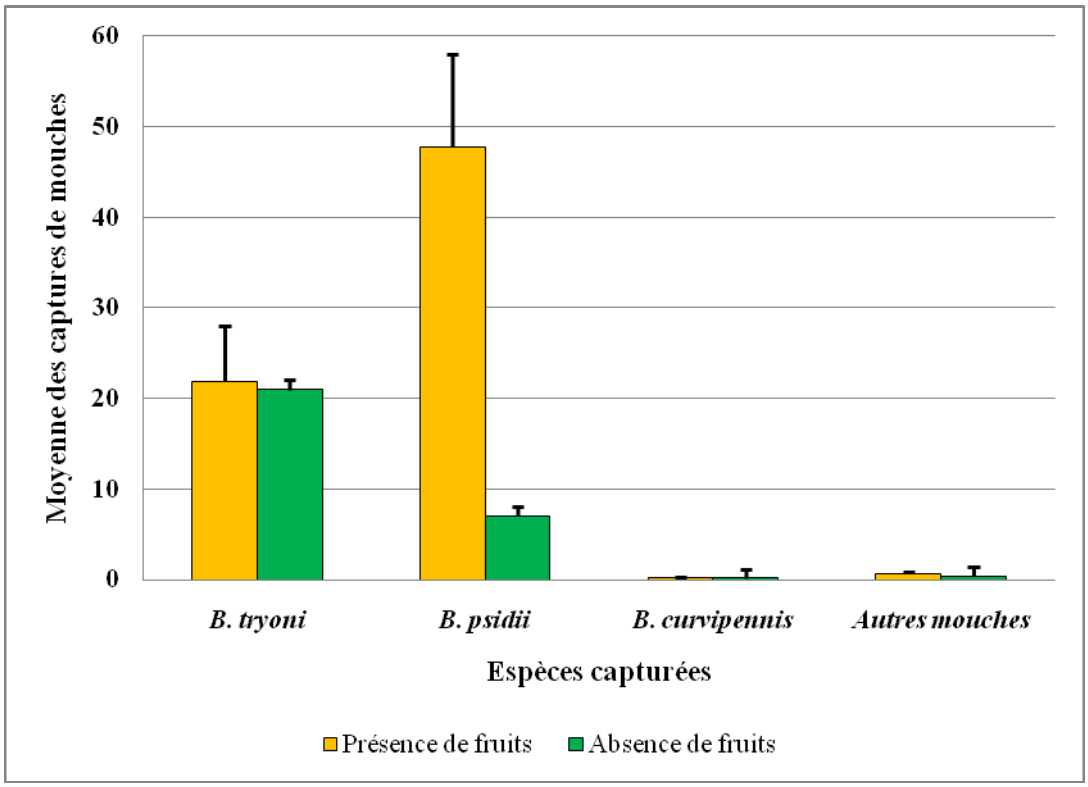


Figure 3 – Influence de la fructification sur les captures de Mouches des fruits dans le verger Bécune (Les valeurs représentent des moyennes ± SEM, n = 6 ans, modèle linéaire généralisé, régression de Poisson à 5 % de risque).

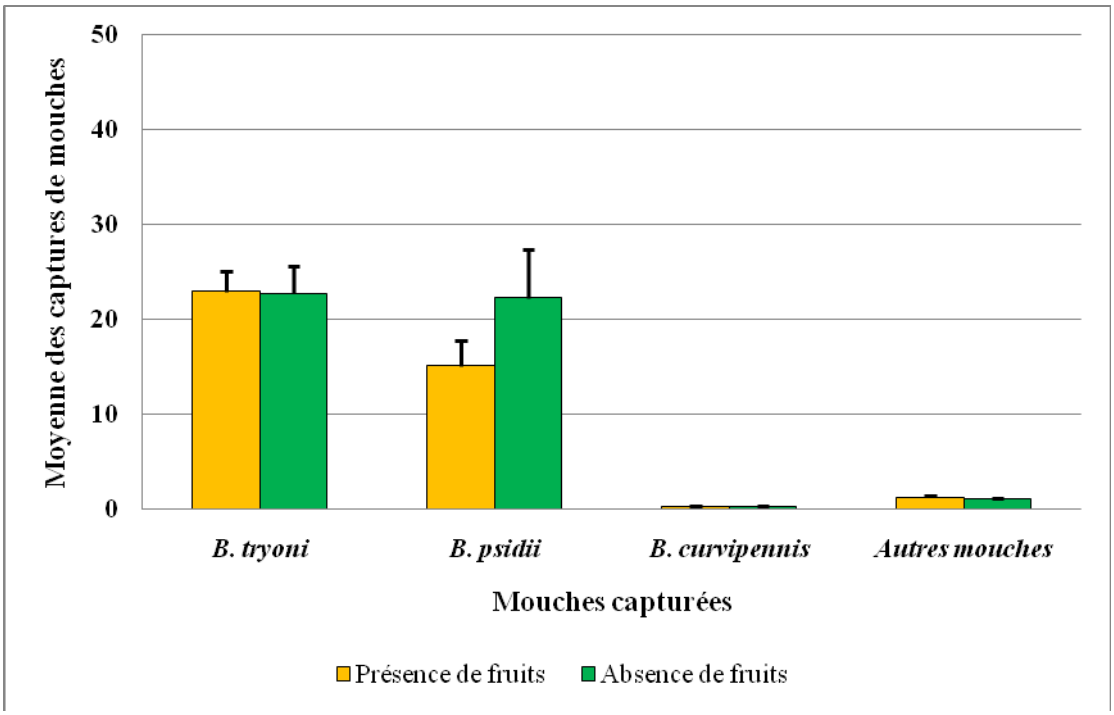


Figure 4 – Influence de la fructification sur les captures de Mouches des fruits dans le verger Tazar (Les valeurs représentent des moyennes ± SEM, n = 6 ans, modèle linéaire généralisé, régression de Poisson à 5 % de risque).

Tableau 1 – Corrélation des facteurs abiotiques et de la population de *B. tryoni* capturée dans le verger Bécune :

Facteurs abiotiques	Moyenne	r	P < 0,05
Pluviométrie	24,58	0,053	$1,82^{e-13}$
Température moyenne	22,62	0,005	$2,76^{e-05}$
Humidité relative moyenne	66,74	-0,185	$< 2^{e-16}$

Tableau 2 – Corrélation des facteurs abiotiques et de la population de *B. psidii* capturée dans le verger Bécune :

Facteurs abiotiques	Moyenne	r	P < 0,05
Pluviométrie	24,58	0,190	$< 2^{e-16}$
Température moyenne	22,62	0,365	$< 2^{e-16}$
Humidité relative moyenne	66,74	-0,025	$< 2^{e-16}$

Tableau 3 – Corrélation des facteurs abiotiques et de la population de *B. tryoni* capturée dans le verger Tazar :

Facteurs abiotiques	Moyenne	r	P < 0,05
Pluviométrie	25,65	0,027	$3,11^{e-14}$
Température moyenne	23,24	-0,071	$3,57^{e-06}$
Humidité relative moyenne	65,93	-0,192	$< 2^{e-16}$

Tableau 4 – Corrélation des facteurs abiotiques et de la population de *B. psidii* capturée dans le verger Tazar :

Facteurs abiotiques	Moyenne	r	P < 0,05
Pluviométrie	25,65	0,002	$< 2^{e-16}$
Température moyenne	23,24	0,225	$< 2^{e-16}$
Humidité relative moyenne	65,93	0,012	$< 2^{e-16}$

Tableau 5 – Signification de la combinaison des facteurs sur les populations d'insectes dans le verger Bécune :

Interactions	***B. tryoni***	***B. psidii***
Pluviométrie * Fructification	$1,25^{e-06}$	$3,67^{e-15}$
Température moyenne * Fructification	0,003	$< 2^{e-16}$
Pluviométrie * Température moyenne	$1,08^{e-06}$	$3,72^{e-14}$

Tableau 6 – Signification de la combinaison des facteurs sur les populations d'insectes dans le verger Tazar :

Interactions	***B. tryoni***	***B. psidii***
Pluviométrie * Fructification	$1,25^{e-06}$	$3,67^{e-15}$
Température moyenne * Fructification	0,003	$< 2^{e-16}$
Pluviométrie * Température moyenne	$1,08^{e-06}$	$3,72^{e-14}$

4. Discussion et conclusions

Les facteurs abiotiques (la température, l'humidité relative, et les précipitations) ont montré de grandes influences positives ou négatives sur les fluctuations des populations de Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie. Mais les facteurs biotiques comme la fructification, apportant les ressources alimentaires des larves, sont également primordiaux pour les fluctuations des Mouches des fruits.

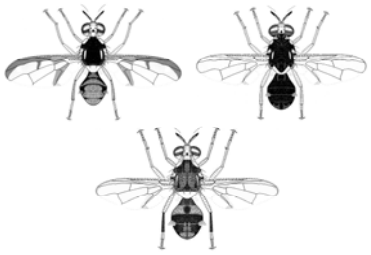
Alors que les conditions biotiques et abiotiques sont identiques dans le même temps pour toutes les espèces, chacune d'elles ne réagit pas de la même manière aux ressources alimentaires et aux facteurs abiotiques, avec une compétition entre les principales espèces. Duyck (2005) a montré que l'aggressivité des femelles lors de la ponte et la compétition larvaire étaient les deux principaux facteurs impliqués dans la compétition interspécifique à La Réunion entre *B. zonata*, *Ceratitis rosa, C. capitata* et *C. catoirii*. Cet auteur cite deux modes d'interaction entre les couples d'espèces. Le premier, la compétition hiérarchique se traduit par la domination d'une espèce sur l'autre et son exclusion. Le deuxième mode se traduit par une coexistence stable entre les deux espèces, permise par différenciation de niche ou par un compromis entre la colonisation et la compétition.

Ces deux modes d'interaction sont observés en Nouvelle-Calédonie : d'une part avec la domination de *B. tryoni* sur *B. curvipennis* suivie de l'exclusion de la seconde (**compétition hiérarchique**) et d'autre part la **coexistence** entre *B. psidii* et *B. tryoni*. La compétition interspécifique peut prendre deux formes : la **compétition par exploitation** (insuffisance des ressources pour les deux espèces), et la **compétition par interférence** (par son comportement, une espèce entrave l'accès aux ressources de l'autre espèce, même si ces ressources sont quantitativement suffisantes). Dans le cas du couple *B. curvipennis / B. tryoni*, il semble que les deux types de compétition soient présents. Dans le cas du couple *B. psidii / B. tryoni*, c'est plutôt une **coexistence instable** qui est observée.

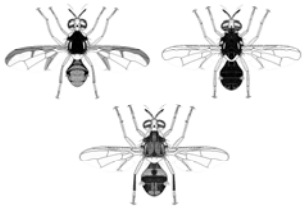
En perspective, pour obtenir une photographie plus précise des populations, des mesures des facteurs abiotiques plus fines, associées à des mesures de l'infestation des fruits pourraient compléter les comptages des adultes piégés. Des études sur la compétition entre espèces (en particulier pour les couples *B. curvipennis* / *B. tryoni* et *B. psidii* / *B. tryoni*)

pourraient être envisagées pour expliquer le succès envahissant de *B. tryoni* vis-à-vis de *B. curvipennis* et le maintien de *B. psidii* vis-à-vis de *B. tryoni*.

Les résultats acquis permettent d'ores et déjà de concentrer les efforts et les moyens de lutte lors des périodes cruciales, pendant et après les fortes précipitations, en particulier avant la fructification.



DISCUSSION GÉNÉRALE



DISCUSSION GÉNÉRALE

Le but de la discussion ne doit pas être la victoire, mais l'amélioration.

Joseph JOUBERT

Faune des Tephritidae de Nouvelle-Calédonie

Composition de la faune

La faune des Tephritidae actuellement connue est composée de 30 espèces. Si plusieurs espèces restent sûrement à découvrir, ce chiffre est équivalent à celui des faunes de Tephritidae connues dans des archipels analogues, en terme de surfaces de terres émergées. L'isolement de la Nouvelle-Calédonie a permis la spéciation de 15 espèces endémiques. C'est la sous-famille des Dacinae qui a connu la plus forte radiation, avec dix espèces endémiques parmi les 13 espèces présentes. Au niveau du genre, c'est le genre *Bactrocera*, avec neuf espèces, qui a le plus radié. La distribution géographique parfois assez vaste de certains taxa, ne s'explique pas toujours par une introduction accidentelle d'origine anthropique. Il est en effet peu probable que la distribution d'*Ornithoschema mallochi* (Guam et Nouvelle-Calédonie) soit due à une introduction involontaire d'origine humaine. La dispersion naturelle pourrait expliquer certaines distributions. Dix espèces sont communes avec l'Australie, montrant une fois de plus, les fortes affinités faunistiques entre l'Australie orientale et la Nouvelle-Calédonie.

Phylogénie moléculaire des Dacinae

L'arbre phylogénétique inféré montre que les espèces du genre *Bactrocera* se placent en aval de *Dacus aneuvittatus* et de *B. paraxanthodes*. Si cela était confirmé avec un échantillonnage plus important d'espèces du genre *Dacus* ; ce genre pourrait être le plus primitif chez les Dacinae (Drew et Hancock 2000).

La seconde observation est que *B. psidii* pourrait faire partie du complexe *frauenfeldi* puisqu'elle forme un clade avec *B. caledoniensis* et *B. trilineola*, toutes deux déjà considérées comme partie intégrante de ce complexe sur le plan morphologique (Drew 1989a). Mais le fait que *B. psidii* soit une espèce hyperaccumulatrice de nickel (Boyd *et al.* 2006, Boyd 2009), impliquerait une co-évolution avec *Niemeyera (Sebertia) accuminata* ou tout au moins une adaptation, la sève de cette plante pouvant même être répulsive pour *Drosophila*

melanogaster (Sagner *et al.* 1998). À propos de *B. trilineola* du Vanuatu et de Maré, le fait que l'individu de Maré apparaisse plus proche phylogénétiquement des deux autres espèces endémiques *B. caledoniensis* et *B. psidii*, pourrait indiquer une différence phylogénétique. Cette hypothétique différence expliquerait le comportement distinct observé vis-à-vis des plantes-hôtes chez *Bactrocera trilineola* de Maré. La découverte de la (ou des) plante(s)-hôte(s) de l'espèce des Îles Loyauté pourrait aider à la compréhension de cette différence notable.

La troisième observation met en évidence le groupe constitué par *B. curvipennis*, *B. mucronis* et *B. tryoni*. Il n'est pas possible de statuer sur ce groupe apparemment monophylétique, car la présence dans ce clade de l'espèce introduite *B. tryoni* ne signifie pas une proche parenté des trois taxa. Seule l'intégration des autres espèces du complexe *tryoni* en Australie, et une étude phylogénétique avec d'autres marqueurs moléculaires, pourraient confirmer ou infirmer les liens observés entre ces trois espèces.

La quatrième observation est le lien (à 0,65) entre *B. umbrosa*, espèce considérée autochtone, et l'espèce endémique *B. ebenea*. Ces deux espèces ont en commun leur taille, considérée comme moyenne par Drew (1989a). Seule une autre étude phylogénétique moléculaire, associée à la découverte de la plante-hôte de *B. ebenea*, permettra d'expliquer la relation phylogénétique obtenue.

Cette première approche de la phylogénie moléculaire des Dacinae endémiques de Nouvelle-Calédonie montre des relations phylogénétiques intéressantes entre les espèces monophages ou oligophages et les espèces polyphages. Malheureusement, le choix restreint d'un seul marqueur dans le cadre de cette étude ne permet pas de conclure définitivement sur les relations phylogénétiques obtenues. Une autre série d'extraction d'ADN et d'amplification d'un ou plusieurs autres gènes (tout au moins le CO1) permettra de positionner plus largement les taxa néo-calédoniens tant sur le plan phylogénétique que sur le plan biogéographique. Aujourd'hui, ces études sont de plus en plus associées à celles portant sur les ressources alimentaires et sur les attractifs sexuels des mâles. Aussi, si cette nouvelle étude phylogénétique était entreprise, l'addition des plantes-hôtes et des attractifs ainsi que les caractères morphologiques serait essentielle.

Comportement des trois espèces d'importance économique

Rythme circadien de l'appel pré-copulatoire

Les rythmes circadiens du comportement pré-copulatoire des trois espèces d'importance économique se sont révélés distincts. Ainsi l'emploi du temps journalier de chaque espèce est différent. L'observation de l'appel pré-copulatoire de *B. tryoni* au crépuscule comme déjà établi (Myers 1952, Barton Browne 1957b, Tychsen 1972) a confirmé la validité des procédures pour l'obtention des résultats pour *Bactrocera curvipennis* et *B. psidii*. Pour *B. curvipennis*, c'est la première fois qu'un appel auroral est découvert dans ce genre, puisque seulement deux espèces de Tephritidae, *Anastrepha cordata* et *A. distincta* montrent cette périodicité. Les éloignements taxonomique (deux sous-familles distinctes) et géographique (*Anastrepha* est exclusivement du continent américain) des deux genres ne peuvent pas expliquer cet appel auroral dans le genre *Bactrocera*. Il s'agirait plus d'une spéciation ou d'une déviation comportementale liée à la rivalité sexuelle mentionnée par divers auteurs dont Arnquist *et al.* (2000). Meats *et al.* (2003) ont aussi montré que la période de reproduction était un trait héréditaire et que cette hérédité constituait une barrière difficilement franchissable pour les hybridations. Seule une étude de phylogénie moléculaire des taxa proches de *B. curvipennis*, dont *B. mucronis*, pourrait apporter un éclaircissement sur cet appel auroral singulier et surprenant dans le genre *Bactrocera*.

L'appel diurne de *B. psidii* est par contre moins curieux car *B. neohumeralis*, *B. kirki*, *B. melanotus* et *B. trilineola* montrent cette même périodicité d'appel. L'appel crépusculaire observé chez *B. tryoni*, est prédominant dans le genre *Bactrocera*. Les deux espèces endémiques nuisibles ne montrent donc pas une période d'appel qui pourrait être qualifiée de « classique » au sein du genre *Bactrocera*.

Il a aussi été montré que les durées d'appel sont différentes. Les mâles de *B. curvipennis* et *B. tryoni* appellent sur de brèves périodes, alors que ceux de *B. psidii* appellent pendant plusieurs heures. Seules des connaissances plus approfondies du comportement sexuel de *B. psidii* pourraient éventuellement expliquer cette différence. Il est possible que cette espèce montre, comme dans le genre *Rhagoletis*, un comportement sexuel avec défense d'un territoire (sur le fruit-hôte) appelé *resource defense mating system* (Prokopy et Papaj 2001), la plante-hôte étant un site de rendez-vous incontournable pour les comportements de cour et d'accouplement dans le genre *Bactrocera* (Drew et Romig 2001).

Le comportement de lek (Emlen et Oring 1977) doit également être étudié chez les deux espèces endémiques, ce comportement étant connu chez *B. tryoni* (Tychsen 1977).

Acoustique de l'appel pré-copulatoire

Chez les mouches, la majorité du son est perçue par les organes de Johnson ainsi que tous les autres organes sensoriels impliqués dans la mécanoperception. Ainsi, elles peuvent percevoir le son de manière très précise. Les signaux sonores du mâle seraient émis à proximité de la femelle dans le but d'optimiser l'émission des phéromones.

Les enregistrements obtenus ont été réalisés en l'absence de support naturel. Les vibrations induites par les feuilles, tiges ou autres devront donc être prises en compte dans des études futures.

Les enregistrements de l'appel pré-copulatoire des mâles des trois espèces nuisibles sont disponibles et pourraient faire l'objet d'expérimentations d'attraction en cage. Dans le même temps, l'élaboration de sons répulsifs, en modifiant les tonalités tout en restant dans les mêmes fréquences, pourrait également être recherchée afin d'exclure les ravageurs des vergers, par exemple.

Attractivité visuelle des femelles

Dans la perspective de développer des moyens de lutte respectueux des consommateurs et de l'environnement, la connaissance du comportement des mouches femelles vis-à-vis des couleurs peut apporter des pistes exploitables pour l'élaboration d'un piège chromatique spécifique des femelles de Mouches des fruits.

Pour les trois espèces, un jeu de couleurs apparaît communément attractif : le rouge, le noir et l'orange sont les couleurs attractives que l'on retrouve le plus souvent chez les mouches accouplées ou non. Le contraste, qui n'a pas été évalué dans la présente étude, devra également faire l'objet d'expérimentations.

En ce qui concerne *B. tryoni*, les résultats obtenus sont contradictoires avec une étude australienne. Il serait donc important d'expliquer ces différences avant d'élaborer des pièges avec les couleurs attractives obtenues dans nos conditions expérimentales.

Nous avons montré que l'état reproductif avait une influence sur le choix des couleurs, ce qui suggére que l'état physiologique des femelles induit une sensibilité différente aux longueurs d'ondes. De manière à piéger de préférences les femelles immatures, cette donnée devra être prise en compte pour l'élaboration d'un piège.

Attractivité olfactive des femelles

Dans l'optique de découvrir des odeurs attractives pour les femelles non accouplées ou accouplées, les huiles essentielles issues de plantes présentaient de nombreux avantages. Mais les résultats obtenus sont apparus assez décevants, puisque l'attractivité des huiles essentielles testées est restée rare quels que soient l'espèce et l'état reproductif. En revanche, l'expression peu attendue d'huiles répulsives a été mise en évidence.

Même si des études supplémentaires d'électrophysiologie seraient nécessaires pour le prouver, il est fort probable que ce soit l'état reproductif qui modifie la perception olfactive des femelles des trois espèces puisqu'aucune odeur ne s'est avérée attractive ou répulsive dans les deux états reproductifs étudiés. Aucune odeur testée ne s'est avérée attractive pour *Bactrocera tryoni* et ce, quel que soit l'état reproductif étudié. Pourtant, un travail réalisé par Eisemann et Rice (1992) sur les femelles gravides de *B. tryoni* a montré que l'α-farnésène (issu de plantes) est l'une des molécules les plus attractives selon la concentration. Or, l'α-farnésène, présent dans les huiles essentielles d'*Ormenis mixta*, de *Cananga odorata* et de *Zingiber officinale*, n'a eu aucun effet sur *B. tryoni*. Il reste donc encore des travaux à réaliser pour identifier des odeurs issues de plantes qui soient attractives pour les femelles. Les travaux de Drew et Lloyd (1987) montrant que les bactéries joueraient le rôle de kairomones sont confirmés par l'absence d'attractivité particulière des odeurs étudiées chez *B. tryoni*. Ce caractère dit ancestral, qui aurait été conservé par les deux espèces endémiques *B. curvipennis* et *B. psidii*, expliquerait aussi la faible attirance observée des huiles essentielles. Des études électrophysiologiques permettraient de préciser les éléments attractifs ou répulsifs des odeurs ayant présenté des intérêts lors des essais.

Attractivité du cue-lure et gestion des populations en vergers

Attractivité du cue-lure chez les mâles

Le travail entrepris sur l'attractivité de la paraphéromone cue-lure a son origine dans des observations récurrentes de nombreuses mouches mâles de *B. curvipennis*, présentes autour des pièges mais très peu ou jamais capturées dans les pièges. Il était donc important de mesurer, en conditions contrôlées, cette attractivité envers une mouche qualifiée par ailleurs, d'espèce de quarantaine. Les résultats obtenus ont montré effectivement que les mâles de *B. curvipennis* étaient significativement moins capturés que ceux des autres espèces. Des études avec d'autres attractifs tels que le *Rasberry ketone*, l'anisylaétone et le zingérone s'avèrent urgentes à mener, pour trouver un attractif reflétant le mieux possible les populations de *B. curvipennis* dans les vergers.

Fluctuation et dynamique des populations en vergers

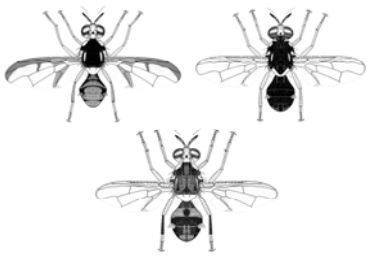
L'étude préliminaire des fluctuations de populations de Mouches des fruits piégées dans les deux vergers de manguiers et d'agrumes (respectivement Bécune et Tazar) ont montré un *pattern* similaire durant toute la période d'étude. Mais il faut noter que les populations de mouches ont considérablement diminué du début à la fin de l'étude. Cette diminution est probablement la résultante de la mise en place des plaquettes BactroMAT C-L utilisées contre les mâles appelée technique d'annihilation des mâles (*MAT*). Dans le verger Bécune, le nombre de captures le plus important a été observé en 2000 avec *B. tryoni* et en 2002-2003 avec *B. psidii*. Dans le verger Tazar, les principaux pics ont été observés en 2000 avec *B. tryoni* et en 2003 avec *B. psidii*. *B. tryoni* et *B. psidii* restent les deux espèces les plus capturées en densités importantes, comparativement aux autres espèces. Une différence significative entre les densités des deux espèces capturées pendant la période d'étude dans les deux vergers a également été observée. La biologie des deux espèces en relation avec leur gamme respective de plantes-hôtes en fructification explique probablement cette différence. La diminution et l'augmentation des populations de Mouches des fruits peuvent être aussi associées aux fluctuations annuelles du climat, la dynamique des populations d'insectes en dépendant largement.

Dans le verger Bécune la période de fructification des manguiers ne semble pas influencer le développement de *B. tryoni*. En revanche, la densité de population de *B. psidii* est très importante en présence de fruits. Dans le verger Tazar, la période de fructification n'influence pas les captures de *B. tryoni*. De manière similaire, les captures de *B. psidii* n'ont pas été influencées par la fructification des agrumes. Des corrélations ont été systématiquement trouvées entre les facteurs abiotiques et les populations de Mouches des fruits. Ainsi dans le verger de Bécune, les captures de *B. tryoni* sont positivement corrélées à la pluviométrie et la température moyenne, suggérant que les fluctuations des populations de cette espèce sont particulièrement impactées par ces deux facteurs. En revanche, l'humidité relative serait défavorable au développement de *B. tryoni*. Une corrélation positive significative est observée entre les captures de *B. psidii* et la pluviométrie et la température moyenne, alors que l'humidité relative moyenne est corrélée négativement avec les captures de *B. psidii*. Dans le verger Tazar, une corrélation positive entre les captures de *B. tryoni* et la pluviométrie est observée. En revanche, la corrélation négative entre la température moyenne et l'humidité relative moyenne, suggère que l'un de ces deux facteurs abiotiques pourrait avoir un effet défavorable sur les captures. Les captures de *B. psidii* montrent une corrélation positive avec tous les facteurs abiotiques étudiés durant l'expérimentation (pluviométrie,

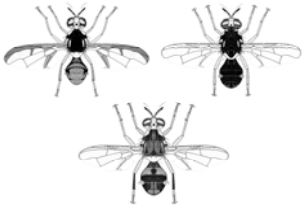
température moyenne et humidité relative moyenne). Ces résultats suggèrent que la température et la pluviométrie sont les deux facteurs impactant le plus les fluctuations de populations de Mouches des fruits et que la pluviométrie est nécessaire au développement des deux espèces majoritairement capturées. Les populations ont augmenté lors des périodes pluvieuses, et les dynamiques de populations observées ont confirmé une forte corrélation entre les captures et l'apparition des premières pluies, le niveau des populations suivant l'importance des précipitations. Ceci est d'ailleurs connu pour d'autres espèces de Mouches des fruits (Hedström 1993, Ndiaye *et al.* 2007, Ye et Liu 2007).

Contrairement à ce qui est observé avec la pluviométrie, *B. tryoni* et *B. psidii* ont montré une diminution de leurs populations respectives avec l'élévation de l'humidité relative. Cette observation apparaît contradictoire avec les résultats obtenus avec les espèces *Ceratitis capitata*, *Bactrocera cucurbitae* et *B. dorsalis* (Vargas *et al.* 1987). Ce résultat pourrait être aussi dû à l'influence de ce facteur sur l'attractivité des pièges.

Les interactions entre la période de fructification et la pluviométrie, la fructification et la température, la pluviométrie et la température ont également été évaluées. Si chacun de ces facteurs peut influencer la dynamique des populations, leur combinaison peut aussi avoir des effets positifs ou négatifs sur les populations d'insectes. Les résultats ont montré des interactions entre (1) la fructification et la température moyenne, (2) la fructification et la pluviométrie et (3) entre la pluviométrie et la température moyenne sur la dynamique des populations de *B. tryoni* et *B. psidii*. La température, la pluviométrie et la fructification seraient donc les principaux facteurs influençant les fluctuations de populations. Ces facteurs ont interagi et ont eu un effet synergique sur les fluctuations de populations mais sans montrer d'influence chacun isolément.



CONCLUSION ET PERSPECTIVES



CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Il y a encore en biologie, j'en reste convaincu, des domaines et qui ne sont pas d'importance mineure, où le sens de l'orientation, la patience, le feu sacré sont, plus que tout le reste, indispensables aux chercheurs. Une science de la vie serait mal comprise et mal servie où les disciplines de Fabre ne trouveraient pas leur place.

Jean ROSTAND

(Discours de la célébration du 50ième anniversaire de la mort de Jean-Henri FABRE, 1966)

L'actualisation de la **faune des Tephritidae de Nouvelle-Calédonie** était une nécessité du point de vue de la connaissance générale de notre entomofaune. Mais cette mise à jour était également importante sur le plan des **exportations de produits frais** de Nouvelle-Calédonie vers des pays importateurs. Cette liste est en effet légalement obligatoire pour permettre la facilitation des échanges de fruits et légumes frais.

L'importante radiation des *Bactrocera* et la présence d'une espèce de *Dacus* (dont le groupe a principalement radié en Afrique) justifiaient d'entreprendre une étude phylogénique moléculaire de ce groupe endémique. De plus, les groupes faunistiques ayant ainsi beaucoup radié peuvent apporter des réponses dans le contexte actuel de recherche sur les origines de la biodiversité néo-calédonienne. Même s'ils ne sont pas encore confirmés par d'autres gènes et par une confrontation à plus d'espèces, les résultats obtenus indiquent que les **Dacinae endémiques de Nouvelle-Calédonie pourraient avoir plusieurs origines**. D'autres études doivent donc être envisagées pour vérifier ces origines multiples.

La remise à niveau des connaissances du **comportement sexuel des Mouches des fruits de Nouvelle-Calédonie** était également une nécessité. Ce comportement peut être important pour la mise au point de traitements tel que le Traitement de l'Insecte Stérile utilisé pour la mise en place de régions d'exclusion des Mouches des fruits (*Fruit fly free zones*) ou pour l'éradication d'une espèce d'un pays.

C'est sur la période d'appel pré-copulatoire des mâles chez les trois espèces d'importance économique, que cette étude a porté, notamment sur celle des deux espèces endémiques. Mais l'étude de la séquence complète du comportement sexuel de *B. curvipennis* et de *B. psidii* pourrait être rapidement entreprise et devrait à terme apporter de nouvelles connaissances sur cette phase importante de l'histoire naturelle de ces insectes.

Pour chaque espèce étudiée, la périodicité journalière précise du comportement d'appel étudiée pour chaque espèce est probablement sous le contrôle d'une horloge circadienne endogène.

Des études complémentaires en conditions naturelles apporteront sans doute des précisions sur la présence ou l'absence de la stratégie de lek chez *B. curvipennis* et *B. psidii*.

Les études péliminaires menées sur les couleurs et certaines odeurs vont permettre de développer des moyens de lutte plus respectueux des agrosystèmes, car ces moyens seront **plus spécifiques et donc moins dangereux pour les insectes auxiliaires**. La connaissance des couleurs les plus attractives pour les trois espèces nuisibles va permettre le développement d'un piège attractif spécifique pour les femelles. Ce piège chromatique, une fois mis au point, pourra être associé à une odeur attractive. Ce mode de lutte contre les femelles, associé à la technique d'annihilation des mâles, devrait apporter deux moyens de lutte au champ efficaces contre les Mouches des fruits, ne nécessitant aucun épandage d'insecticide et n'ayant ainsi aucun impact sur l'environnement.

L'acquisition des enregistrements des signaux acoustiques pré-copulatoires des mâles des trois espèces nuisibles est aussi une nouvelle piste de recherches pour la **mise au point de pièges acoustiques**, qui sont déjà en cours d'évaluation pour d'autres espèces dans d'autres pays. Cette discipline relativement récente pourrait se concrétiser, à terme, par un système de lutte basé sur le principe de la confusion sexuelle, utilisant des sons attractifs ou répulsifs émis dans les vergers.

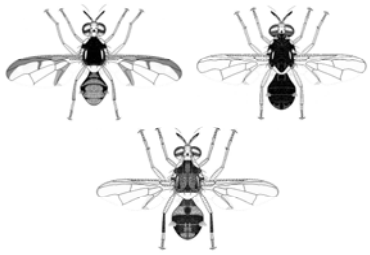
La mise au point des traitements post-récolte n'est pas complètement achevée, le traitement au froid en particulier reste à valider. L'utilisation prochaine des protéines de choc thermique ou *Heat Sock Proteins* comme indicateur de tolérance aux températures léthales extrêmes des œufs et larves, pourrait aussi permettre d'aborder plus finement l'élaboration des traitements post-récolte.

La faible attractivité du cue-lure vis-à-vis de *Bactrocera curvipennis* ayant été démontrée, la recherche d'autres paraphéromones est bien sûr à entreprendre. L'importance de cette donnée au niveau quaranténaire (car, si cette espèce était introduite accidentellement dans un autre pays, les efforts d'éradication avec le cue-lure seraient vains) et aussi la conséquence au niveau du suivi des populations naturelles (dont les comptages ont pu être biaisés) font que la recherche d'un nouvel attractif est primordial. Les paraphéromones

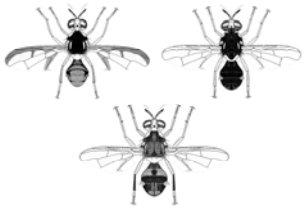
comme l'anisylacétone, le zingérone ou le *raspberry ketone* mises au point pour d'autres espèces de *Bactrocera* ou de *Dacus*, devraient être évaluées vis-à-vis de *B. curvipennis*. La découverte d'un attractif efficace est nécessaire pour confirmer ou non l'éviction écologique de *B. curvipennis* par *B. tryoni*. D'ailleurs, le recul spectaculaire de *B. curvipennis* et le maintien de *B. psidii* après l'invasion de *B. tryoni* pourraient être un thème de recherche intéressant, car la compétition interspécifique de ces deux dernières espèces montre une coexistence instable.

La lutte biologique pourrait être relancée à l'instar d'autres pays où ce moyen de lutte apporte une contribution non négligeable au contrôle de ces ravageurs. Les travaux réalisés à Hawaii notamment, peuvent orienter les choix d'espèces de parasitoïdes pour la Nouvelle-Calédonie, même si les unités de production de ces auxiliaires y ont été récemment fermées.

L'ensemble de ces résultats, que ce soit dans le **domaine faunistique**, le **domaine comportemental** ou le domaine de la **dynamique des populations en verger**, montre que la gestion des populations ne peut être réglée par l'action d'un seul facteur, aussi efficace soit-il. La pluralité des moyens de lutte utilisés contre les Mouches des fruits en est d'ailleurs la preuve : la combinaison de plusieurs techniques est aujourd'hui l'unique réponse efficace au problème, que ce soit avant ou après la récolte.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ackhurst, R. J. 1969 Lower temperature thresholds of ovarian maturation, mating and oviposition in *Dacus tryoni* (Frogg.). University of Sydney, Sydney.

Adams, C. J., C. A. Beasley, et T. J. Henneberry. 1995. Effects of Temperature and Wind Speed on Pink Bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) Moth Captures During Spring Emergence. *Journal of Economic Entomology* 88: 1263-1270.

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

Allwood, A. J. 1997. Biology and Ecology: Prerequisites for Understanding and Managing Fruit Flies (Diptera: Tephritidae). pp. 95-101. *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], Management of Fruit Flies in the Pacific. A regional symposium, Nadi, Fiji 28-31 October 1996. ACIAR.

Allwood, A. J., T. Tumukon, D. Tau, et A. Kassim. 1997. Fruit fly fauna in Vanuatu., pp. 77-80 *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], Management of fruit flies in the Pacific, ACIAR Proceedings ed.

Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. *Annual Review of Entomology* 39: 155-178.

Aluja, M., J. C. Pinero, I. Jacome, F. Diaz-Fleischer, et J. Sivinski. 2001a. Behavior of flies in the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini), pp. 375-406. *In* M. Aluja etA. L. Norrbom [eds.], Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior. CRC Press, Boca Raton.

Aluja, M., N. Lozada, J. C. Pinero, A. Birke, V. Hernandez-Ortiz, et F. Diaz-Fleischer. 2001b. Basic Behavior of *Rhagoletis turpiniae* (Diptera: Tephritidae) with Comparative Notes on the Sexual Behavior of *Rhagoletis pomonella* and *Rhagoletis zoqui*. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 268-274.

Alyokhin, A. V., R. H. Messing, et J. J. Duan. 2002. Infestation of *Elephantopus mollis* (Asteraceae) flowerheads by *Tetreuaresta obscuriventris* (Diptera: Tephritidae) on Kauai, Hawaiian Islands. *Entomological News* 113: 247-252.

Alyokhin, A. V., C. Mille, R. H. Messing, et J. J. Duan. 2000. Selection of pupation habitats by oriental fruit fly larvae in the laboratory. *Journal of Insect Behavior* 14: 57-67.

Amice, R., et F. Sales. 1997a. Seasonal abundance of fruit flies in New Caledonia, pp. 134-139. *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], MANAGEMENT OF FRUIT FLIES IN THE PACIFIC. ACIAR PROCEEDING, Nadi, Fiji.

Amice, R., et F. Sales. 1997b. Fruit fly fauna in New Caledonia, pp. 68-76. *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], Management of fruit flies in the Pacific, ACIAR ed. ACIAR PROCEEDINGS, A regional symposium, Nadi, Fiji 28-31 octobre 1996.

An, X., M. Tebo, S. Song, M. Frommer, et K. A. Raphael. 2004. The cryptochrome (*cry*) Gene and a Mating Isolation Mechanism in Tephritid Fruit Flies. *Genetics* 168: 2025–2036.

Anonyme. 2002. Eradication of the Queensland Fruit Fly *Bactrocera tryoni* from the Cook Islands, pp. 2.

Arai, T. 1976. Effects of light and temperature on the diel cyclicity in the larval jumping behavior of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel (Diptera: Trypetidae). *Japanese Journal of applied Entomology and Zoology* 20: 9-14.

Arita, L. H., et K. Y. Kaneshiro. 1985. The dynamics of the lek system and mating success in males of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 25: 39-48.

Armstrong, K. F., et S. L. Ball. 2005. DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 360: 1813–1823.

Armsworth, C. G., I. H. Baxter, L. E. E. Barton, G. M. Poppy, et C. Nansen. 2006. Effects of adhesive powders on the mating and flight behavior of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology* 99: 1194-1202.

Arnqvist, G., M. Edvardsson, U. Friberg, et T. Nilsson. 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 10460-10464.

Averill, A. L., et R. J. Prokopy. 1989. Host-marking pheromones, pp. 207-219. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Back, E. A., et C. E. Pemberton. 1916a. Effect of cold storage temperatures on the Mediterranean fruit fly. *Journal of Agricultural Research* 5: 657-666.

Back, E. A., et C. E. Pemberton. 1916b. Effect of cold storage temperatures upon the pupae of the Mediterranean fruit fly. *Journal of Agricultural Research* 6: 251-260.

Back, E. A., et C. E. Pemberton. 1918. The Mediterranean fruit fly in Hawaii. *Bulletin N° 536 United States Department of Agriculture*: 01-119.

Bailey, W. J. 1991. Mate finding: selection on sensory cues, pp. 42-74. *In* W. J. Bailey etJ. Ridsdill-Smith [eds.], Reproductive behaviour of Insects - Individuals and populations. Chapman & Hall, London.

Barton Browne, L. 1957a. An investigation of the low frequency of mating of the Queensland fruit fly *Strumeta tryoni* (Frogg.). *Australian Journal of Zoology* 5: 159-163.

Barton Browne, L. 1957b. The effect of light on the mating behaviour of the Queensland fruit fly *Strumeta tryoni* (Frogg.). *Australian Journal of Zoology* 5: 145-158.

Bashiruddin, J. B., J. L. Martin, et C. Reinganum. 1988. Queensland fruit fly virus, a probable member of the Pieornaviridae. *Archives of Virology* 100: 61-74.

Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 17: 493-518.

Bateman, M. A., et T. C. Morton. 1981. The importance of ammonia in proteinaceous attractants for fruit flies (Family: Tephritidae). *Australian Journal of Agricultural Research* 32: 883-903.

Bauer, M. A., T. Jackman, R. A. Sadlier, et A. H. Whitaker. 2006. A revision of the Bavayia validiclavis group (Squamata: Gekkota: Diplodactylidae), a clade of New Caledonian geckos exhibiting microendemism. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 57: 503-547.

Beauhaire, J., P.-H. Ducrot, C. Malosse, et D. Rochat. 1995. Identification and synthesis of sordidin, a male pheromone emitted by *Cosmopolites sordidus*. *Tetrahedron Letters* 36: 1013-1046.

Becid, P. 1998. La confusion sexuelle contre le Carpocapse : Quatre années d'expériences par l'UNCAA. *Phytoma, la défense des végétaux* 504: 34-38

Beckett, S. J., et D. E. Evans. 1997. The effects of thermal acclimation on immature mortality in the Queensland fruit fly *Bactrocera tryoni* and the light brown apple moth *Epiphyas postvittana* at a lethal temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82: 45-51.

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

Bellas, T. E., et B. S. Fletcher. 1979. Identification of the major components in the secretion from the rectal pheromone glands of the Queensland Fruit Flies *Dacus tryoni* and *Dacus neohumeralis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* 5: 795-803.

Bigiani, A., G. Scalera, R. Crnjar, I. T. Barbarossa, P. C. Magherini, et P. Pietra. 1989. Distribution and function of the antennal olfactory sensilla in Ceratitis capitata Wied. (Diptera, Trypetidae). *Boll. Zool.* 56: 305-311.

Boero, F. 2010. The Study of Species in the Era of Biodiversity: A Tale of Stupidity. *Diversity* 2: 115-126.

Boller, E. F., et R. J. Prokopy. 1976. Bionomics and management of *Rhagoletis*. *Annual Review of Entomology* 21: 223-246.

Botha, J., D. Hardie, et G. Power. 2000. Queensland fruit fly Bactrocera tryoni Exotic threat to Western Australia, pp. 2, The Government of Western Australia, HortguardTM Initiative AGWEST.

Bourget, H. 1970. Nouvelle-Calédonie, île de l'éternel printemps, Boulogne-Billancourt.

Bower, C. C. 1975. The ecology and behaviour of the larvae of the Queensland Fruit Fly, *Dacus tryoni* (Frogg.), pp. 257. University of Sydney, Sydney.

Boyd, R. S. 2009. High-nickel insects and nickel hyperaccumulator plants: A review. *Insect Science* 16: 19-31.

Boyd, R. S., M. A. Wall, et T. Jaffré. 2006. Nickel levels in arthropods associated with Ni hyperaccumulator plants from an ultramafic site in New Caledonia. *Insect Science* 13: 271-277.

Bradford, J., et T. Jaffré. 2004. Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia: two new species of *Pancheria* (Cunoniaceae) from the Roche Ouaième. *Biodiversity and Conservation* 13: 2253–2273.

Brévault, T., et S. Quilici. 2000. Diel patterns of reproductive activities in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology* 25: 233-241.

Brévault, T., et S. Quilici. 2007. Influence of habitat pattern on orientation during host fruit location in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Bulletin of entomological Research* 97: 637-642.

Briceño, R. D., A. U. Ramos, et W. G. E. Eberhard. 1996. Courtship behavior of male *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in captivity. *Florida Entomologist* 79: 130-143.

Brophy, J. J., R. J. Goldsack, et A. C. Rozefelds. 2003. Chemistry of the Australian gymnosperms-part 5: Leaf essential oils of some endemic Tasmanian gymnosperms: *Diselma archeri*, *Lagarostrobos franklinii*, *Microcachrys tetragona* and *Phyllocladus aspleniifolius*. *Journal of essential oils research* 15: 217-220.

Bull, R. M. 2002. Control of tephritid fruit flies in Australian stone fruit crops using low-dose fipronil bait sprays, pp. 301-304. *In* B. N. Barnes [ed.], 6th International Symposium on Fruit Fly of Economic Importance. Isteg Scientific Publications, Stellenbosch, South Africa.

Burk, T., et J. C. Webb. 1983. Effect of Male Size on Calling Propensity, Song Parameters, and Mating Success in Caribbean Fruit Flies, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae) *Annals of the Entomological Society of America* 76: 678-682.

Cantrell, B., B. Chadwick, et A. Cahill. 2002. FRUIT FLY FIGHTERS. CSIRO publishing, Collingwood VIC 3066 AUSTRALIA.

Carmichael, A. E., R. A. Wharton, et A. R. Clarke. 2005. Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Dipetera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of entomological Research* 95: 545-569.

Castrejon-Gomez, V. R., S. Lascares, E. A. Malo, J. Toledo, et J. C. Rojas. 2007. Calling behavior of mass-reared and wild Anastrepha serpentina (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology* 100: 1173-1179.

Caudmont, S., et L. Maitrepierre. 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Météo France.

Causse, R. 1974. Etude d'un rythme circadien du comportement de prénymphose chez *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptère: Téphritidae). *Annal Zoological Ecological animals* 6: 475-498.

Causse, R., et M. Féron. 1967. Influence du rythme photopériodique sur l'activité sexuelle de la mouche méditerranéenne des fruits: *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera Trypetidae). *Annales des Epiphyties* 18: 175-192.

Cavalloro, R., et G. Delrio. 1975. Fattori edafici influenzanti l'impupamento di *Ceratitis capitata* Wiedemann. *Boll. Lab. Entomol. Agrar. Filippo Silvestri* 32: 191-195.

Celedonio-Hurtado, H., M. Aluja, et P. Liedo. 1995. Adult Population Fluctuations of Anastrepha Species (Diptera: Tephritidae) in Tropical Orchard Habitats of Chiapas, Mexico. *Environmental Entomology* 24: 861-869.

Chazeau, J. 1993. Research on New Caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects. *Biodiversity Letters* 1: 123-129.

Christenson, L. D., et R. H. Foote. 1960. Biology of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 5: 171-192.

Cirio, U. 1972 Osservazioni sul comportamento di ovideposizione della *Rhagoletis completa* Cresson (Diptera, Tephritidae) in laboratorio, Atti del IX Congresso Nazionale Italiano di Entomologia, Siena.

Clancy, D. W., P. E. Marucci, et E. Dresner. 1952. Importation of natural enemies to control the oriental fruit fly in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 45: 85-90.

Clare, G. K., et J. M. Lemontey. 1994. Fruit fly rearing management manual for *Bactrocera tryoni*, *B. curvipennis*, *B. psidii* and *B. umbrosa*, pp. 1-36. HortResearch, Mt Albert Research Centre, Auckland, New Zealand.

Claridge, M. F. 2005. Insect Sound and Communication - An introduction, pp. 3-10. *In* S. Drosopoulos etM. F. Claridge [eds.], INSECT SOUNDS AND COMMUNICATION - Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution. CRC Press, Boca Raton.

Clausen, C. P. 1956. Biological control of fruit flies. *Journal of Economic Entomology* 49: 176-178.

Clausen, C. P., D. W. Clancy, et Q. C. Chock. 1965. Biological control of the oriental fruit fly (*Dacus dorsalis* Hendel) and other fruit flies in Hawaii, pp. 1-102. *In* USDA [ed.], Technical Bulletin

Cochereau, P. 1966. Les mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie, pp. 0-10. O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaires, Centre de NOUMEA.

Cochereau, P. 1970. Les mouches des fruits et leurs parasites dans la zone Indo-Australo-Pacifique et particulièrement en Nouvelle-Calédonie. *Cahiers de l'O.R.S.T.O.M.* 12: 15-50.

Cocroft, R. B., et R. L. Rodriguez. 2005. The Behavioral Ecology of Insect Vibrational Communication. *BioScience* 55: 323-334.

Cohic, F. 1955. ENQUETE SUR LES PARASITES ANIMAUX DES CULTURES. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Nouméa.

Cohic, F. 1956. Parasites animaux des plantes cultivées en Nouvelle-Calédonie et Dépendances, pp. 92. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Nouméa - Nouvelle-Calédonie.

Connolly, P. 2002. The low temperature response of *Bactrocera tryoni*, *B. curvipennis*, and *B. psidii*, pp. 1-20. HortResearch, Mt Albert Research Centre, Private Bag 92169 Auckland, Auckland, New Zealand.

Cook, S. M., Z. R. Khan, et J. A. Pickett. 2007. The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest Management. *Annual Review of Entomology* 52: 375-400.

Cornelius, M. L., J. J. Duan, et R. H. Messing. 1999. Visual Stimuli and the Response of Female Oriental Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) to Fruit-Mimicking Traps. *Journal of Economic Entomology* 92: 121-129.

Couey, H. M. 1989. Heat treatment for control of postharvest diseases and insects pests of fruits. *HortScience* 24: 198-202.

Cunningham, R. T. 1989. Parapheromones, pp. 221-230. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control. ELSEVIER, Amsterdam.

Cytrynowicz, M., J. S. Morgante, et 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.

Delmas, H. G., et R. Thermes. 1953. Sur la profondeur de pupaison de *Ceratitis capitata* Wied. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 32: 47-49.

Delvare, G., et H.-P. Aberlenc. 1989. LES INSECTES D'AFRIQUE ET D'AMERIQUE TROPICALE. PRIFAS - CIRAD Département GERDAT Laboratoire de faunistique, France.

Denlinger, D. L., et J. Zdarek. 1994. Metamorphosis behavior of flies. *Annual Review of Entomology* 39: 243-266.

Diaz-Fleischer, F., D. R. Papaj, R. J. Prokopy, A. L. Norrbom, et M. Aluja. 1999. Evolution of Fruit Fly Oviposition Behavior., pp. 811-841. *In* M. Aluja etA. Noorbom [eds.], Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution Behavior. CRC Press, Boca Raton.

Diaz-Fleischer, F., J. Arredondo, S. Flores, P. Montoya, et M. Aluja. 2009. There Is No Magic Fruit Fly Trap: Multiple Biological Factors Influence the Response of Adult *Anastrepha ludens* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) Individuals to MultiLure Traps Baited With BioLure or NuLure. *Journal of Economic Entomology* 102: 86-94.

Drew, R. A. I. 1969. Morphology of the reproductive system of *Strumeta tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tephritidae) with a method of distinguishing sexually mature adult males. *Journal of Australian Entomological Society* 8: 21-32.

Drew, R. A. I. 1971. New species of Dacinae (Diptera: Trypetidae) from the South Pacific area. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences* 28: 29-103.

Drew, R. A. I. 1989a. The tropical fruit flies (Diptera, Tephritidae, Dacinae) of the Australasian and Oceanian regions, Brisbane.

Drew, R. A. I. 1989b. Taxonomic character used in identifying Tephritidae, pp. 3-7. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], FRUIT FLIES - Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Amsterdam.

Drew, R. A. I. 2004. Biogeography and Speciation in the Dacini (Diptera: Tephritidae: Dacinae), pp. 165-178. *In* N. L. Evenhuis etK. Y. Kaneshiro [eds.], Contributions to the Systematics and Evolution of Diptera. Bishop Museum Bulletin in Entomology.

Drew, R. A. I., et A. C. Lloyd. 1987. Relationship of Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) and Their Bacteria to Host Plants. *Annals of the Entomological Society of America* 80: 629-636.

Drew, R. A. I., et H. A. C. Fay. 1988. Comparison of the roles of ammonia and bacteria in the attraction of *Dacus tryoni* (Froggatt) (Queensland fruit fly) to proteinaceous suspensions. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 5: 127-130.

Drew, R. A. I., et A. C. Lloyd. 1989. Bacteria associated with fruit flies and their host plants, pp. 131-140, World Crop Pests, A.S. Robinson and G. Hooper ed. Elsevier, Amsterdam.

Drew, R. A. I., et D. L. Hancock. 1995. New species, subgenus and records of *Bactrocera* Macquart from the South Pacific (Diptera: Tephritidae: Dacinae). *Journal of Australian entomology Society* 34: 7-11.

Drew, R. A. I., et M. C. Romig. 2000. The biology and behavior of flies in the tribe Dacini (Dacinae), pp. 535-546. *In* M. Aluja etA. L. Norrbom [eds.], Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press LLC, 2000 N.W. Corporate Blvd Raton, Florida 33431, Boca Raton.

Drew, R. A. I., et D. L. Hancock. 2000. Phylogeny of the tribe Dacini (Dacinae) based on morphological, distributional, and biological data, pp. 491-504. *In* M. Aluja etA. L. Norrbom [eds.], Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Raton, FL.

Drew, R. A. I., et M. C. Romig. 2001. The biology and behavior of flies in the tribe Dacini (Dacinae), pp. 535-546. *In* M. Aluja etA. L. Norrbom [eds.], Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press LLC, 2000 N.W. Corporate Blvd Raton, Florida 33431, Boca Raton.

Drew, R. A. I., G. H. S. Hooper, et M. A. Bateman. 1982. ECONOMIC FRUIT FLIES OF THE SOUTH PACIFIC REGION. Queensland Department of Primary Industries, Brisbane, Australia.

Drew, R. A. I., A. J. Allwood, et D. Tau. 1997. *Bactrocera paraxanthodes* Drew & Hancock – and example of how host records and attractant responses contribute to taxonomic research, pp. 131-133, Regional Symposium on the Management of Fruit Flies in the Pacific now and into the 21st Century, Fiji.

Drew, R. A. I., R. J. Prokopy, et M. C. Romig. 2003. Attraction of fruit flies of the genus *Bactrocera* to colored mimics of host fruit. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 107: 39-45.

Drew, R. A. I., C. Dorji, M. C. Romig, et P. Loday. 2006. Attractiveness of Various Combinations of Colors and Shapes to Females and Males of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae) in a Commercial Mandarin Grove in Bhutan. *Journal of Economic Entomology* 99: 1651-1656

Dukas, R., R. J. Prokopy, D. R. Papaj, et J. J. Duan. 2001. Egg laying behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae): is social facilitation important. *Florida Entomologist* 84: 665-671.

Dumortier, B. 1994. Des instuments pour produire des sons. *In* A.-J. Andrieu etB. Dumortier [eds.], ENTOMOPHONIA - Chants d'Insectes.

Dunlap, J. C. 1999. Molecular Bases for Circadian Clocks. *Cell* 96: 271-290.

Duyck, P. F. 2005. Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion., pp. 93, Faculté des Sciences et Technologies, Biologie Animale. Université de La Réunion.

Economopoulos, A. P. 1989. Use of traps based on color and/or shape, pp. 315-327. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Eisemann, C. H., et M. J. Rice. 1985. Oviposition behaviour of *Dacus tryoni*: The effects of some sugars and salts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 39: 61-71.

Eisemann, C. H., et M. J. Rice. 1992. Attractants for the gravid Queensland fruit fly *Dacus tryoni*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 62: 125-130.

El-Sayed, A. M., D. M. Suckling, J. A. Byers, E. Jang, et C. H. Wearing. 2009. Potential of "Lure and Kill" in Long-Term Pest Management and Eradication of Invasive Species. *Journal of Economic Entomology* 102: 815-835.

Elson-Harris, M. M. 1988. Morphology of the immature stages of *Dacus tryoni* (Froggatt) (Diptera : Tephritidae). *Journal of Australian entomology Society* 27: 91-98.

Emlen, T., et W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.

Epsky, N., et R. Heath. 1998. Exploiting the interactions of chemical and visual cues in behavioral control measures for pest tephritid fruit flies. *Florida Entomologist* 81: 273-282.

Eskafi, F. M., et M. M. Kolbe. 1990. Predation on larval and pupal *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephrididae) by the Ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) and other predators in Guatemala. *Environmental Entomology* 19: 148-153.

Etienne, J. 1982. Etude systématique, faunistique et écologique des Téphritides de La Réunion, pp. 100. Ecole Pratique des Hautes Etudes, III^{ème} Section.

Evenhius, N. L. 2007. Family Tephritidae, pp. Australasian/Oceanian Diptera Catalog. *In* N. L. Evenhius [ed.], Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions. Bernice Bishop Museum, Honolulu.

Evenhuis, N. L., T. Pape, A. C. Pont, et F. C. Thompson. 2007. Biosystematic Database of World Diptera.

Evenhuis, N. L., T. Pape, A. C. Pont, et F. C. Thompson. 2009. Biosystematic Database of World Diptera. *In* N. L. Evenhuis, T. Pape, A. C. Pont etF. C. Thompson [eds.].

Ewing, A. W. 1989. Arthropod Bioacoustic: Neurobiology and Behaviour. Edinburgh University Press, Edinburgh

Facholi-Bendassoli, M. C. N., et M. A. Uchôa-Fernandes. 2006. Comportamento sexual de *Anastrepha sororcula* Zucchi (Diptera, Tephritidae) em laboratorio. *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 406-412.

Féron, M. 1962. L'instinct de reproduction chez la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae). Comportement sexuel. Comportement de ponte. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* XLI: 0-129.

Fitt, G. P. 1981. Responses by female dacinae to "male" lures and their relationship to patterns of mating behaviour and pheromone response. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 29: 87-97.

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.

Fitt, G. P. 1990. Variation in ovariole number and egg size of species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) and their relation to host specialization. *Ecological Entomology* 15: 255-264.

Fletcher, B. S. 1973. The ecology of a natural population of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* IV. The immigration and eligration of adults. *Australian Journal of Zoology* 21: 541-565.

Fletcher, B. S. 1987a. The biology of dacine fruit flies. *Annual Review of Entomology* 32: 115-144.

Fletcher, B. S. 1987b. The overwintering strategy of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*, Fruit flies: Proceedings of the Second International Symposium. Elsevier Science Publishers, Colymbari, Crete, Greece.

Fletcher, B. S., et R. J. Prokopy. 1991. Host location and oviposition in tephritid fruit flies, pp. 139-171. *In* W. J. Bailey etJ. Ridsdill-Smith [eds.], REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF INSECTS, Individuals and populations. Chapman and Hall, London.

Follett, P. A., et L. G. Neven. 2006. Current Trends in Quarantine Entomology. *Annual Review of Entomology* 51: 359-385.

Foote, R. H., F. L. Blanc, et A. L. Norrbom. 1993. Handbook of the fruit flies (Diptera: Tephritidae) of America north of Mexico. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.

Freeman, R., et J. R. Carey. 1990. Interaction of host stimuli in the ovipositional response of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 19: 1075-1080.

Frias, L. D., C. González, A. Henry, et 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: 185-195.

Frick, K. E., II, G. Simkover, et H. S. Telford. 1954. Bionomics of the cherry fruit flies in eastern Washington. *Washington Agricultural Experimental Station Technical Bulletin* 13: 66.

Giannakakis, A., et B. S. Fletcher. 1985. Morphology and distribution of antennal sensilla of *Dacus tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tephritidae). *Journal of Australian entomology Society* 24: 31-35.

Gibbs, G. 2006. Ghosts of Gondwana, The History of Life in New Zealand. Graig POTTOM Publishing.

Gilmore, J. E. 1989. Sterile Insect Technique (SIT) - Overview, pp. 353-363. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

GISD. 2006. *Ceratitis capitata* (insect), Global Invasive Species Database.

GNC-DAVAR. 2006. L'Agriculture calédonienne de 1996 à 2005, pp. 119. Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie.

Goudin, R. 1999. Recherche de stimuli visuels et olfactifs pour la mouche du Natal *Ceratitis rosa* (Karsch) (Diptera : Tephritidae), pp. 30, Sciences & Techniques des Productions Végétales, Protection des Cultures. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie & des Industries Alimentaires (Nancy), France.

Grandcolas, P., J. Murienne, T. Robillard, L. Desutter-Grandcolas, H. Jourdan, E. Guilbert, et L. Deharveng. 2008. New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 3309-3317.

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

Greany, P. D., A. K. Burditt, Jr., H. R. Agee, et D. L. Chambers. 1978. Increasing effectiveness of visual traps for the caribean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 23: 20-25.

Greenfield, M. D. 2002. Signalers and Receivers, Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication. Oxford University Press, Oxford, New York.

Hallman, G. J. 2000. Expanding radiation quarantine treatments beyond fruit flies. *Agricultural and Forest Entomology* 2: 85-95.

Han, H.-Y., et B. A. McPheron. 1997. Molecular Phylogenetic Study of Tephritidae (Insecta: Diptera) Using Partial Sequences of the Mitochondrial 16S Ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 17-32.

Han, H.-Y., et K.-E. Ro. 2009. Molecular Phylogeny of the Family Tephritidae (Insecta: Diptera): New Insight from Combined Analysis of the Mitochondrial 12S, 16S, and COII Genes. *Molecules and Cells* 27: 55-66

Han, H. Y., et A. L. Norrbom. 2008. A new species of *Philophylla* Rondani (Diptera: Tephritidae: Trypetini) from New Caledonia, recognized based on female postabdominal structure and molecular sequence data. *Zootaxa* 1759: 43-68.

Hancock, D. L. 1986. Classification of the Trypetinae (Diptera: Tephritidae), with a discussion of the Afrotropical fauna. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 49: 275-305.

Hancock, D. L. 2008. A new species of *Oedaspis* Loew and new records of other fruit flies (Insecta: Diptera: Tephritidae from New Caledonia. *Memoirs of the Queensland Museum* 52: 203-206.

Hancock, D. L., E. L. Hamacek, A. C. LLoyd, et M. M. Elson-Harris. 2000. The distribution and host plants of Fruit Flies (*Diptera: Tephritidae*) in Australia. State of Queensland, Department of Primary Industries, Queensland Australia.

He, W.-Z., B.-Z. Sun, C.-J. Li, et Z.-B. Long. 2002. Bionomics of *Bactrocera dorsalis* and its control in Hekou County of Yunna Province. *Entomological Knowledge* 39: 50-52.

Headrick, D. H., et R. D. Goeden. 1994. Reproductive behavior of California fruit flies and the classification and evolution of Tephritidae (Diptera) mating systems. *Studia dipterologica* 1: 195-252.

Headrick, D. H., et R. D. Goeden. 1998. The biology of nonfrugivorous tephritid flies. *Annual Review of Entomology* 43: 217-241.

Heath, R. R., S. G. Lavallee, E. Schnell, D. G. Midgarden, et N. D. Epsky. 2009. Laboratory and field cage studies on female-targeted attract-and-kill bait stations for *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Pest Management Science* 65: 672–677

Hedström, I. 1993. Population dynamics and host relationships of neotropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) in seasonal and non-seasonal environments. *International Journal of Pest Management* 39: 400-410.

Hendrichs, J., et M. A. Hendrichs. 1990. Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) in nature: Location and Pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting hosts and nonhosts. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 632-641.

Hendrichs, J., et R. J. Prokopy. 1994. Food foraging behavior of frugivorous fruit flies, pp. 37-55. *In* C. O. Calkins, W. Klassen etP. Liedo [eds.], Fruit flies and the sterile insect technique. CRC Press.

Hendrichs, J., B. S. Fletcher, et R. J. Prokopy. 1993. Feeding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies (Diptera: Tephritidae): Effect of initial food quantity and quality on food foraging, handling costs, and bubbling. *Journal of Insect Behavior* 6: 43-64.

Hendrichs, J., A. S. Robinson, J. P. Cayol, et W. Enkerlin. 2002. Medfly areawide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: The importance of mating behavior studies. *Florida Entomologist* 85: 1-13.

Hennessey, M. K. 1994. Analysis of caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae) trapping data, dade county, Florida, 1987-1991. *Florida Entomologist* 77: 126-135.

Henry, C. S. 2005. Acoustic Communication in Neuropterid Insects, pp. 153-166. *In* S. Drosopoulos etM. F. Claridge [eds.], Insect Sounds and Communication Crc Press.

Hernandez, M. M., I. Sanz, M. Adelantado, S. Ballach, et 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., et G. H. S. Hooper. 1984. Attractiveness of various colours to Australian tephritid fruit flies in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 35: 119-128.

Hoeben, P., L. J. Daniel, J. Ma, et R. A. I. Drew. 1996. The *Bactrocera (Notodacus) xanthodes* (Broun) species complex (Diptera: Tephritidae): comparison of 18S rRNA sequences from Fiji, Tonga and Vanuatu specimens suggest two distinct strains. *Australian journal of Entomology* 35: 61-64.

Holloway, J. D. 1979. A SURVEY OF THE LEPIDOPTERA, BIOGEOGRAPHY AND ECOLOGY OF NEW CALEDONIA. Dr W. Junk B. V. Publishers The Hague-Boston-London, London.

Howard, D. F. 1989. The Symbionts of *Rhagoletis*, pp. 121-129. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Hoyt, C. P. 1957. PARASITES ET PREDATEURS INTRODUITS DANS LES ILES DU PACIFIQUE POUR LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES INSECTES ET AUTRES FLEAUX. Commission du Pacifique Sud, NOUMEA, NOUVELLE-CALEDONIE.

Hull, C. D., et B. W. Cribb. 1997. Ultrastructure of the antennal sensilla of Queensland Fruit Fly, *Bactrocera tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tephritidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology* 26: 27-34.

Hurtrel, B. 2000. Biologie du développement et écologie comportementale de deux parasitoïdes de mouches des fruits à La Réunion, pp. 157, Sciences de la Vie et Environnement, Vie-Santé. Université de Rennes I, Rennes.

Ibrahim, Y., et R. Mohamad. 1978. Pupal distribution of *Dacus dorsalis* Hendel in relation to host plants and its pupation depth. *Pertanika* 1: 66-69.

ISEE. 2009. RECENSEMENT DE LA POPULATION. *In* ISEE [ed.], Nouméa.

Iwahashi, O. 1999. Distinguishing Between Two Sympatric Species, *Bactrocera occipitalis* and *B. philippinensis* (Diptera: Tephritidae), Based on Aedeagal Length. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 182-187.

Jackson, C. G., et J. P. Long. 1997. Mating Behavior of *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) in Field Cages. *Annals of the Entomological Society of America* 90: 856-860.

Jaffré, T. 1993. The relationship between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1: 82-87.

Jaffré, T., J. Munzinger, et P. P. Lowry II. 2010. Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation* 19: 1485-1502.

Jaffré, T., P. Morat, J.-M. Veillon, F. Rigault, et G. Dagostini. 2004. COMPOSITION ET CARACTERISATION DE LA FLORE INDIGENE DE NOUVELLE CALEDONIE. IRD, Centre de Nouméa.

Jamnongluk, W., V. Baimai, et P. Kittayapong. 2003. Molecular Evolution of Tephritid Fruit Flies in the Genus *Bactrocera* Based on the Cytochrome Oxidase I Gene. *Genetica* 119: 19-25.

Jang, E. 1992. Heat shock proteins and thermotolerance in a cultured cell line from the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 19: 93-103.

Jang, E. B., et K. A. Nishijima. 1990. Identification and Attractancy of Bacteria Associated with *Dacus dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology* 19: 1726-1731.

Jang, E. B., et D. M. Light. 1996. Olfactory semiochemicals of Tephritids, pp. 73-90. *In* B. A. McPheron etG. J. Steck [eds.], Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida.

Jiron, L. F., et I. Hedström. 1991. Population fluctuations of economic species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) related to mango fruiting phenology in Costa Rica. *Florida Entomologist* 74: 98-105.

Jolivet, P., et C. Mille. in press. Illustrated Catalogue of Chrysomelidae of New Caledonia - *Catalogue illustré des Chrysomelidae de Nouvelle-Calédonie*. Pensoft, La Foa.

Jolivet, P., K. K. Verma, et C. Mille. 2003. Biology and Taxonomy of *Bohumiljania Caledonica* (Jolivet) (Coleoptera, Chrysomelidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)* 20: 3-22.

Jolivet, P., K. K. Verma, et C. Mille. 2005. New observation on the biology of Chrysomelidae of New Caledonia and description of two new species from the main island [Coleoptera]. *Revue Française d'Entomologie (N.S.)* 27: 63-72.

Jönsson, P., et O. Anderbrant. 1993. Weather Factors Influencing Catch of *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera: Diprionidae) in Pheromone Traps. *Environmental Entomology* 22: 445-452.

Jourdan, H. 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques ecosystèmes terrestres Néo-Calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera: Formicidae), pp. 0-373, Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD, Nouméa. Université Paul Sabatier, Nouméa.

Judd, G. J. R., J. H. Borden, et A. D. Wynne. 1988. Visual behaviour of the onion fly, *Delia antiqua* : antagonistic interaction of ultraviolet and visible wavelenght reflectance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 49: 221-234.

Kagy, V. 2010. Effet de l'ensoleillement en pré récolte sur l'acquisition d'une thermotolérance des mangues (*Mangifera indica* L.). Impact sur leur réponse physiologique aux traitements à la chaleur en après récolte, pp. 218. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa.

Kanmiya, K. 1988. Acoustic Studies on the Mechanism of Sound Production in the Mating Songs of the Melon Fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera: Tephritidae). *Journal of Ethology* 6: 143-151.

Kanmiya, K. 2005. Communication by Vibratory Signals in Diptera, pp. 381-396. *In* S. Drosopoulos etM. F. Claridge [eds.], Insects Sounds and Communication - Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution. CRC Press, Boca Raton.

Karlson, P., et A. Butenandt. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual Review of Entomology* 4: 39-40.

Katsoyannos, B. I. 1979. Zum Reproduktions und Wirtswahlverhalten der Kirschenfliege, *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera: Tephritidae), pp. 180. ETH Zurich, Zurich.

Katsoyannos, B. I. 1987. Effect of color properties of spheres on their attractiveness for *Ceratitis capitata* (Wiedemann) flies in the field. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 104: 79-85.

Katsoyannos, B. I. 1989. Response to shape, size and color, pp. 307-324. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Katsoyannos, B. I., et J. Hendrichs. 1995. Food bait enhancement of fruit mimics to attract mediterranean fruit fly females. *Journal of Applied Entomology* 119: 211-213.

Katsoyannos, B. I., et N. A. Kouloussis. 2001. Captures of the olive fruit fly *Bactrocera oleae* on spheres of different colours. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100: 165-172.

Katsoyannos, B. I., E. F. Boller, et 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. Patsouras, et M. Vrekoussi. 1985. Effect of color hue and brightness of artificial oviposition substrates on the selection of oviposition site by *Dacus oleae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38: 205-214.

Kelly, G. L. 1981. The effect of temperature, thermal history and maturity on feeding rates of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* pp. 143. University of Sydney, Sydney.

Kier, G., H. Kreft, T. M. Lee, W. Jetz, P. L. Ibisch, C. Nowicki, J. Mutke, et W. Barthlott. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9322-9327.

Koyama, J. 1989. Tropical Dacines, pp. 165-168. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Krischik, V. A., et C. G. Jones. 1991. Prologue - Microorganisms: The unseen mediators. , pp. 1-6. *In* P. Barbosa, V. A. Krischik etC. G. Jones [eds.], Microbial Mediation of Plant-Herbivore Interactions. John Wiley & Sons, New York.

Kuba, H., et Y. Sokei. 1988. The Production of Pheromone Clouds by Spraying in the Melon Fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera: Tephritidae). *Journal of Ethology* 6: 105-110.

Kuschel, G. 2008. Curculionoidea (weevils) of New Caledonia and Vanuatu: Basal families and some Curculionidae, pp. 99-249. *In* P. Grandcolas [ed.], Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Backhuys Publishers, Paris.

Landolt, P. J. 1984. Reproductive maturation and premating period of the Papaya Fruit Fly, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 67: 240-244.

Landolt, P. J., et J. Sivinski. 1992. Effects of time of day, adult food, and host fruit on incidence of calling by male Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology* 21: 382-387.

Leblanc, L., et R. Putoa. 2000. Fruit flies in French Polynesia and Pitcairn Islands, Pest Advisory Leaflet Secretariat of the Pacific Community.

Leighton, S. M. 1979. The protein and sugar requirements of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* (Diptera: Tephritidae). pp. 79. University of Sydney, Sydney.

Lemontey, J. M., et F. Mademba-Sy. 1995. The fruit fly research programme in New Caledonia. *Fruits* 49: 421-427.

Levinson, H. Z., A. R. Levinson, et K. Müller. 1990. Complexity of the sex pheromone of male Ceratitis capitata Wied. (Diep., Trypetidae). *Journal of Applied Entomology* 109: 156-162.

Lherminer, P., et M. Solignac. 2000. L'espèce : définitions d'auteurs. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie* 323 153-165.

Liburd, O. E., S. R. Alm, R. A. Casagrande, et S. Polavarapu. 1998. Effect of Trap Color, Bait, Shape, and Orientation in Attraction of Blueberry Maggot (Diptera: Tephritidae) Flies. *Journal of Economic Entomology* 91: 243-249.

Little, H. F., et R. T. Cunningham. 1978. Missing indirect flight muscles in the Mediterranean fruit lfy with droopy wing syndrome. *Annals of the Entomological Society of America* 71: 517-518.

Lloyd, A. C. 1991 Bacteria associated with Bactrocera species of Fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their host trees in Queensland. University of Queensland, Brisbane.

Macfarlane, J. R., R. W. East, R. A. I. Drew, et G. A. Betlinski. 1987. Dispersal of irradiated Queensland fruit flies, *Dacus tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tephritidae), in South-Eastern Australia. *Australian Journal of Zoology* 35: 275-281.

Mademba-Sy, F. 1998. Station de Recherches Fruitières de Pocquereux - Rapport d'activités 1997-1998, pp. 79. CIRAD Mandant de gestion, La Foa.

Maitland, D. P. 1992. Locomotion by jumping in the Mediterranean fruit-fly larva *Ceratitis capitata*. *Nature* 355: 159-161.

Malavasi, A., et J. S. Morgante. 1981. Adult and Larval Population Fluctuation of *Anastrepha fraterculus* and its Relationship to Host Availability. *Environmental Entomology* 10: 275-278.

Mankin, R. W., M. Lemon, A. M. T. Harmer, C. S. Evans, et P. W. Taylor. 2008. Time-pattern and frequency analyses of sounds produced by irradiated and untreated male *Bactrocera tryoni* (Diptera: Tephritidae) during mating behavior. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 664-674.

Mankin, R. W., J. B. Anderson, A. Mizrach, N. D. Epsky, D. Shuman, R. R. Heath, M. Mazor, A. Hetzroni, P. W. Grinshpun, P. W. Taylor, et S. L. Garret. 2004. Broadcast of wing-fanning vibrations recorded from calling male *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) increase captures of females in traps. *Journal of Economic Entomology* 97: 1299-1309.

Mariadassou, M. 2007. De la Robustesse des Arbres Phylogénétiques, pp. 12.

Martelli, G. 1910. Alcune note intorno ai costumi ed ai della mosca dele arance *Ceratitis capitata*. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria, Portici* 4: 120-127.

Mathieu-Daudé, J. 1992. Atlas de Nouvelle-Calédonie. Hachette Calédonie, Nouméa.

Matsumoto, A., Y. Ohta, T. Q. Itoh, S. Sanada-Morimura, T. Matsuyama, T. Fuchikawa, et T. Miyatake. 2008. Period Gene of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) Among Strains with Different

Mating Times and Sterile Insect Technique. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 1121-1130.

Mau, R. F. L., et J. L. Martin. 1992. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), Crop Knowledge Master.

Mau, R. F. L., et J. L. Martin Kessing. 1992. *Ceratitis capitata* (Wiedemann), Crop Knowledge Master.

Mayer, D. F., L. E. Long, T. J. Smith, J. Olsen, H. Riedl, R. R. Heath, T. C. Leskey, et R. J. Prokopy. 2000. Attraction of Adult *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae) to Unbaited and Odor-baited red spheres and yellow rectangles. *Journal of Economic Entomology* 93: 347-351.

Mayo, I., M. Anderson, J. Burguete, et E. M. Robles Chillida. 1987. Structure of superficial chemoreceptive sensilla on the third antennal segment of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 16: 131-141.

Mazomenos, B. E. 1989. *Dacus oleae*, pp. 169-178. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Mc Phail, M. 1939. Protein lures for fruit flies. *Journal of Economic Entomology* 32: 758-761.

Mc Phail, M., et C. I. Bliss. 1933. Observations on the Mexican fruit fly and some related species in Cuernavaca, Mexico, in 1928 and 1929. *Circular n°. 255 United States Department of Agriculture WASHINGTON, D. C.* 255.

Meats, A. 1983. The response of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*, to tree models, pp. 285-289, Fruit flies of Economic Importance. Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium. Cavalloro, R. , Athens, Greece.

Meats, A., N. Pike, X. An, K. Raphael, et W. Y. S. Wang. 2003. The effects of selection for early (day) and late (dusk) mating lines of hybrids of *Bactrocera tryoni* and *Bactrocera neohumeralis*. *Genetica* 119: 293-293.

Meierhenrich, U. J., J. Golebiowski, X. Fernandez, et D. Cabrol-Bass. 2005. De la molécule à l'odeur - Les bases moléculaires des premières étapes de l'olfaction. *L'actualité chimique* 289: 29-40.

Metcalf, R. L. 1979. Plants, Chemicals, and Insects: Some Aspects of Coevolution. *Bulletin of the Entomological Society of America* 25: 30-35.

Metcalf, R. L. 1990. Chemical ecology of Dacinae fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83: 1017-1030.

Metcalf, R. L., E. R. Metcalf, et W. C. Mitchell. 1981. Molecular parameters and olfaction in the oriental fruit fly *Dacus dorsalis*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 78: 4007-4010.

Metcalf, R. L., W. C. Mitchell, et E. R. Metcalf. 1983. Olfactory receptors in the melon fly *Dacus cucurbitae* and the oriental fruit fly *Dacus dorsalis*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 80: 3143-3147.

Metcalf, R. L., E. R. Metcalf, W. C. Mitchell, et L. W. Y. Lee. 1979. Evolution of olfactory receptor in oriental fruit fly Dacus dorsalis. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 76: 1561-1565.

Michaux, B., et I. M. White. 1999. Systematics and biogeography of southwest Pacific *Bactrocera* (Diptera: Tephritidae: Dacini). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153 337-351.

Miklas, N., N. Stritih, A. Cokl, M. Virant-Doberlet, et M. Renou. 2001. The Influence of Substrate on Male Responsiveness to the Female Calling Song in *Nezara viridula*. *Journal of Insect Behavior* 14.

Mille, C. 1994. Etude olfactométrique de quelques stimuli pour la Mouche du Natal, *Ceratitis (Pterandrus) rosa* Karsch, pp. 39. Institut Supérieur Technique d'Outre-Mer, Cergy-Pontoise.

Mille, C. 1995. Etude comportementale du troisième stade larvaire de la mouche orientale des fruits, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera : Tephritidae) en laboratoire, pp. 28, UFR d'Ecologie animale et de Zoologie agricole. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier.

Mille, C. 2008. Re-assessment of the fauna of fruit flies (Diptera, Tephritidae) and their host fruits in New Caledonia., pp. 251-259. *In* P. Grandcolas [ed.], Biodiversity studies in New Caledonia, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle ed. Backhuys Publishers, Paris.

Mille, C., et D. L. Hancock. 2009. Additions to recent checklist of the fruit flies (Diptera: Tephritidae) of New Caledonia. *Australian Entomologist* 36: 84.

Mille, C., et N. Hassaine. com. pers. Comparative Study of the Calling Behavior in Three Significantly Economic *Bactrocera* Species (Diptera: Tephritidae) in New Caledonia.

Mille, C., F. Mademba-Sy, D. Paulaud, et S. Cazères. 2005a. La lutte au champ contre les Mouches des Fruits (Diptera : Tephritidae). *Fiche technique 3.6*: 2

Mille, C., S. Cazères, D. Paulaud, et F. Mademba-Sy. 2005b. Mise au point d'un traitement de désinfestation au froid contre trois Mouches des fruits (Diptera: Tephritidae) en Nouvelle-Calédonie, pp. 1-17. Institut Agronomique néo-Calédonien (I. A. C.), Programme Cultures Fruitières, Station de Recherches Fruitière de Pocquereux (SRFP), Laboratoire d'entomologie, La Foa - Nouvelle Calédonie.

Miyatake, T., A. Matsumoto, T. Matsuyama, H. Ueda, T. Toyosato, et T. Tanimura. 2002. The period gene and allochronic reproductive isolation in *Bactrocera cucurbitae*. *Proceedings of the Royal Society, London B* 269: 2467–2472.

Mizrach, A., A. Hetzroni, T. Ignat, J. Grinshpun, M. Mazor, D. Shuman, R. Mankin, N. Epsky, et R. Heath. 2004. Trapping Flies with Acoustics: Artificial calling song attracts female Mediterranean fruit flies. *ASAE Resource* 11: 11-12.

Monro, J. 1953. Stridulation in the Queensland fruit fly *Dacus (Strumeta) tryoni* Frogg. *Australian Journal of Science* 16: 60-62.

Muraji, M., et S. Nakahara. 2001. Phylogenetic relationships among fruit flies, Bactrocera (Diptera: Tephritidae), based on mitochondrial rDNA sequences. *Insect Molecular Biology* 10: 549-559.

Murienne, J., P. Grandcolas, M. Dolors Piulachs, X. Bellés, C. D'Haese, F. Legendre, R. Pellens, et E. Guilbert. 2005. Evolution on a shaky piece of Gondwana: is local endemism recent in New Caledonia ? *Cladistics* 21: 2-7.

Myburgh, A. C. 1962. Mating habits of the fruit flies *Ceratitis capitata* (Wied.) and *Pterandrus rosa* (Ksh.). *South Africa Journal of Agricultural Science* 5: 457-464.

Myburgh, A. C. 1963. Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adult *Pterandrus rosa* (KSH.) and *Ceratitis capitata* (Wied.). *South Africa Journal of Agricultural Science* 6: 41-46.

Myers, K. 1952. Oviposition and mating behaviour of the Queensland fruit-fly (*Dacus (Strumeta) tryoni* (Frogg.)) and the Solanum fruit-fly (*Dacus (Strumeta) cacuminatus* (Hering)). *Australian Journal of Scientific Research* 5: 264-281.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, et J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Nakagawa, S., G. J. Farias, D. Suda, et D. L. Chambers. 1973. Mating behavior of the Mediterranean fruit fly following excision of the antennae. *Scientific Notes*: 583-584.

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

Nation, J. L. 1989. The role of pheromones in the mating system of *Anastrepha* fruit flies, pp. 189-205. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Nation, J. L. 1990. Biology of pheromone release by male caribbean fruit flies, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* 16: 553-572.

Ndiaye, M., E. h. O. Dieng, H. Diop, M. Diatta, M. Gaye, et B. Dieng. 2007. SUIVI DES POPULATIONS DES MOUCHES DES FRUITS ET DEMONTRATION D'UN DISPOSITIF DE LUTTE INTEGREE DANS DES VERGERS DE MANGUIERS, pp. 12. République du Sénégal, MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ELEVAGE, DIRECTION DE LA PROTECTION DES VEGETAUX, Dakar.

Nel, R. G. 1936. The utilization of low temperatures in the sterilization of deciduous fruit infested with the immature stages of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* Wied. *Science Bulletin* 155: 1-33.

Neven, L., P. A. Follet, et E. Raghubeer. 2007. Potential for high hydrostatic pressure processing to control quarantine insects in fruit. *Journal of Economic Entomology* 100: 1499-1503.

Nguyen, V. L., A. Meats, G. A. C. Beattie, R. Spooner-Hart, Z. M. Liu, et L. Jiang. 2007. Behavioural responses of female Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni*, to mineral oil deposits. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122: 215-221.

Norrbom, A. L. 1994. New genera of Tephritidae (Diptera) from Brazil and Dominican Amber, with phylogenetic analysis of the tribe Ortalotrypetini. *Insecta Mundi* 8: 1-15.

Norrbom, A. L., et D. L. Hancock. 2004. New species and new records of Tephritidae (Diptera) from New Caledonia. *Bishop Museum Bulletin in Entomology* 12: 67-77.

Norrbom, A. L., L. E. Carroll, et A. Freidberg. 1998. Status of knowledge, pp. 9-47. *In* F. C. Thompson [ed.], Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information Database, North American Dipterist' Society ed. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Nufio, C. R., et D. R. Papaj. 2001. Host marking behavior in phtyophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 273-293.

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

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

Paranjpe, D. A., et V. K. Sharma. 2005. Evolution of temporal order in living organisms. *Journal of Circadian Rhythms* 3: 7-19.

Pascal, M., N. Barré, M. de Garine-Witchatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, et H. Jourdan. 2006. Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions, pp. 111-162. *In* M.-L. Beauvais, A. Coléno etH. Jourdan [eds.], Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien, Un risque environnemental et économique majeur. IRD Éditions, Paris.

Paull, R. E., et J. W. Armstrong. 1994. INSECTS PESTS AND FRESH HORTICULTURAL PRODUCTS: TREATMENT AND RESPONSES, Wallingford.

Payri, C., et B. Richier de Forges. 2007. Une vue d'ensemble de la biodiversité marine de Nouvelle-Calédonie, pp. 13-18. *In* C. Payri etB. Richier de Forges [eds.], Compendium of marine species from New Caledonia. IRD, Nouméa.

Pelletier, B. 2006. Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. *In* C. Payri etB. Richier de Forges [eds.], Forum BIOdiversité des Ecosystèmes Coralliens, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Pereira, R., G. J. Steck, E. Varona, et J. Sivinski. 2007. Biology and natural history of *Anastrepha interrupta* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 90: 389-391.

Picard, M. 1999. L'Archipel Néo-Calédonien, 300 millions d'années pour assembler les pièces d'un puzzle géologique. Centre de Documentation Pédagogique, Nouvelle-Calédonie, Nouméa.

Pillon, Y., et H. P. Nooteboom. 2009. A new species of Symplocos (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia* 31 191-196.

Pittara, I. S., et B. I. Katsoyannos. 1990. Evidence for a host-marking pheromone in *Chaetorellia australis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 54: 287-295.

Prokopy, R. J. 1968. Sticky spheres for estimating apple maggot adult abundance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 61: 1082-1085.

Prokopy, R. J. 1969. Visual responses of European cherry fruit flies *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera, Trypetidae). *Bulletin entomologique de Pologne* 39: 539-566.

Prokopy, R. J. 1972. Evidence for a marking pheromone deterring repeated oviposition in apple maggot flies. *Environmental Entomology* 1: 326-332.

Prokopy, R. J. 1977. Stimuli influencing trophic relations in Tephritidae, pp. 305-335. *In* V. Labeyrie [ed.], Comportement des insectes et milieu trophique. Colloques internationaux du C.N.R.S.

Prokopy, R. J., et G. L. Bush. 1973. Mating behavior of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) IV. Courtship. *The Canadian Entomologist* 105: 873-891.

Prokopy, R. J., et 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., et J. Hendrichs. 1979. Mating behavior of *Ceratitis capitata* on a field-caged host tree. *Annals of the Entomological Society of America* 72: 642-648.

Prokopy, R. J., et J. Koyama. 1982. Oviposition site partitioning in *Dacus cucurbitae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 31: 428-432.

Prokopy, R. J., et E. D. Owens. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 337-364.

Prokopy, R. J., et B. D. Roitberg. 1984. Foraging behavior of true fruit flies. *American Scientist* 72: 41-49.

Prokopy, R. J., et B. S. Fletcher. 1987. The role of adult learning in the acceptance of host fruit for egglaying by the Queensland fruit fly, Dacus tryoni. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 45: 259-263.

Prokopy, R. J., et B. D. Roitberg. 1989. Fruit fly foraging behavior, pp. 293-306. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Prokopy, R. J., et R. I. Vargas. 1996. Attraction of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) flies to odor of coffee fruit. *Journal of Chemical Ecology* 22: 807-820.

Prokopy, R. J., et D. R. Papaj. 2001. Behavior of flies of the genera *Rhagoletis*, *Zonosemata*, and *Carpomya* (Tephritinae: Carpomyina), pp. 219-252. *In* M. Aluja etA. Noorbom [eds.], FRUIT FLIES (TEPHRITIDAE): PHYLOGENYAND EVOLUTION OF BEHAVIOR. CRC Press, Boca Raton.

Prokopy, R. J., A. P. Economopoulos, et 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. Reisser, et V. Moericke. 1976. Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 20: 170-178.

Prokopy, R. J., T. A. Green, et R. I. Vargas. 1990. *Dacus dorsalis* flies can learn to find and accept host fruit. *Journal of Insect Behavior* 3: 663-672.

Prokopy, R. J., M. Aluja, D. R. Papaj, B. D. Roitberg, et T. T. Y. Wong. 1989a. Influence of previous experience with host plant foliage on behavior of Mediterranean fruit fly females. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 29: 97-101.

Prokopy, R. J., R. A. I. Drew, B. N. E. Sabine, A. C. Lloyd, et E. Hamacek. 1991. Effect of physiological and experiential state of *Bactrocera tryoni* flies on intra-tree foraging behavior for food (bacteria) and host fruit. *Oecologia* 87: 394-400.

Prokopy, R. J., R. Poramarcom, M. Sutantawong, R. Dokmaihom, et J. Hendrichs. 1996. Localization of matin behavior of released *Bactrocera dorsalis* flies on host fruit in an Orchard. *Journal of Insect Behavior* 9: 133-142.

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

Prokopy, R. J., A. L. Averill, C. M. Bardinelli, E. S. Bowdan, S. S. Cooley, R. M. Crnjar, E. A. Dundulis, C. A. Roitberg, P. J. Spatcher, J. H. Tumlinson, et B. L. Weeks. 1982. Site of production of an oviposition-deterring pheromone component in *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Insect Physiology* 28: 1-10.

Pumphrey, R. J. 1940. Hearing in Insects. *Biological Reviews* 15: 107-132.

Qiu, Y.-L., J. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. J. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainenk, et M. W. Chasek. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.

Quilici, S., L. Rivry, et G. Rossolin. 1994. Visual stimuli influencing the choice of oviposition site in *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera: Tephritidae). *Current Research on Tropical Fruit Flies and Their Management* Eds. H. S. Yong and S. G. Kloo: 9-21.

Quilici, S., A. Franck, A. Peppuy, E. Dos Reis Correia, C. Mouniama, et F. Blard. 2002. Comparative studies of courtship behavior of *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) in Reunion Island. *Florida Entomologist* 85: 138-142.

Raccaud-Schoeller, J. 1980. Les Insectes, physiologie et développement. Masson, Paris.

Raghu, S. 2002. The autecology of *Bactrocera cacuminata* (Henring) (Diptera: Tephritidae: Dacinae): Functional significance of resources, pp. 1-241. Faculty of Environmental Sciences Griffith University.

Raghu, S. 2004. Functional significance of phytochemical lures to dacine fruit flies (Diptera: Tephritidae): an ecological and evolutionary synthesis. *Bulletin of entomological Research* 94: 385-399.

Rahn, R. 1970. L'attraction sexuelle chez les insectes : Données biologiques générales et possibilités d'application des phéromones sexuelles. *Annales de Zoologie, Ecologie animale* 2: 433-450.

Ravikumar, P., et S. Viraktamath. 2007. Attraction of Fruit Flies to Different Colours of Methyl Eugenol Traps in Guava and Mango Orchards. *Karnataka Journal of Agricultural Sciences* 20.

Reisenman, C. E., J. A. Riffell, E. A. Bernays, et J. G. Hildebrand. 2010. Antagonistic effects of floral scent in an insect-plant interaction. *Proceedings of the Royal Society B*: 1-9.

Rice, M. J. 1989. The sensory physiology of pest fruit flies: Conspectus and prospectus, pp. 249-272. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Riedl, H., et R. Hislop. 1985. Visual Attraction of the Walnut Husk Fly (Diptera: Tephritidae) to Color Rectangles and Spheres. *Environmental Entomology* 14: 810-814.

Ripley, L. B., G. A. Hepburn, et E. E. Anderssen. 1940 Fruit fly migration in the Kat River valley. *In* D. o. A. S. B. Union of South Africa [ed.].

Risbec, J. 1942. OBSERVATIONS SUR LES INSECTES DES PLANTATIONS EN NOUVELLE-CALEDONIE. Etat Français Secrétariat d'Etat aux colonies Direction des Affaires Economiques Section Technique d'Agriculture Tropicale, Nouvelle-Caledonie.

Ritossa, F. 1962. A new puffing pattern induced by temperature shock and DNP in Drosophila. *Experientia* 18: 571-573.

Robacker, D. C. 2007. Attractiveness to *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) of plant essential oils and a synthetic food-odour lure. *Journal of Applied Entomology* 131: 202-208.

Robacker, D. C., et C. Rios. 2005. Grapefruit oil enhances attraction of Mexican fruit flies to a synthetic food-odor lure. *Journal of Chemical Ecology* 31: 1039-1049.

Robacker, D. C., A. J. Martinez, J. A. Garcia, et R. J. Bartelt. 1998. Volatiles attractive to the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) from eleven Bacteria taxa. *Florida Entomologist* 81: 497-508.

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.

Rousse, P., F. Chiroleu, C. Domerg, et S. Quilici. 2007. Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues. *Biological Control* 43: 41–48.

Rushton, S. P., S. J. Ormerod, et G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 193-200.

Sagner, S., R. Kneer, G. Wanner, J.-P. Cosson, B. Deus-Neumann, et M. H. Zenk. 1998. Hyperaccumulation, complexation and distribution of nickel in *Sebertia acuminata*. *Phytochemistry* 47: 339-347.

Sales, F., D. Paulaud, et J. H. Maindonald. 1996. Comparison of egg and larval stage mortality of three fruit fly species (Diptera; Tephritidae) after immersion in hot water, pp. 247-250. *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], MANAGEMENT OF FRUIT FLIES IN THE PACIFIC. ACIAR PROCEEDING N° 76, Nadi, Fiji.

Sales, F., D. Paulaud, et J. H. Maindonald. 1997. Comparison of egg and larval stage mortality of three fruit fly species (Diptera; Tephritidae) after immersion in hot water, pp. 247-250. *In* A. J. Allwood etR. A. I. Drew [eds.], MANAGEMENT OF FRUIT FLIES IN THE PACIFIC. ACIAR PROCEEDING N° 76, Nadi, Fiji.

Saunders, G. W., et R. J. Elder. 1966. Sterilization of banana fruit infested with banana fruit fly. *Queensland Journal of Agricultural science.* 23: 81-85.

Scarpati, M. l., R. Lo Scalzo, G. Vita, et A. Gambacorta. 1996. Chemiotropic behavior of female olive fly (*Bactrocera oleae* Gmel.) on *Olea europaea*. *Chemical Ecology* 22: 1027-1036.

Scherrer, B. 1984. BIOSTATISTIQUES. Gaëtan Morin Editeur, Montréal.

Scherrer, B. 2007. BIOSTATISTIQUES Les Editions de la Chenelière inc.

Schoonhoven, L. M., T. Jermy, et J. J. A. van Loon. 1998. INSECT-PLANT BIOLOGY, FROM PHYSIOLOGY TO EVOLUTION. Chapman & Hall, London.

Segura, M. D., C. Callejas, M. P. Fernandez, et M. D. Ochando. 2006. New contributions towards the understanding of the phylogenetic relationships among economically important fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Bulletin of entomological Research* 96: 279-288.

Setoguchi, H., T. Asakawa Osawa, J.-C. Pintaud, T. Jaffré, et J.-M. Veillon. 1998. Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences. *American Journal of Botany* 85: 1507-1516.

Sharp, J. L., R. K. Thalman, J. C. Webb, et S. Masuda. 1988. Flexible acoustical device to detect feeding sounds of Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae) larvae in mango, cultivar Francis. *Journal of Economic Entomology* 81: 406-409.

Shelly, T., E, D. O. McInnis, E. Pahio, et J. Edu. 2004. Aromatherapy in the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae): Sterile Males Exposed to Ginger Root Oil in Prerelease Storage Boxes Display Increased Mating Competitiveness in Field-Cage Trials. *Journal of Economic Entomology* 97: 846-853.

Shelly, T. E. 1999. Defense of oviposition sites by female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 82: 339-345.

Shelly, T. E., et A.-L. Dewire, M. 1994. Chemically Mediated Mating Success in Male Oriental Fruit Flies (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87: 375-382.

Shelly, T. E., S. S. Resilva, M. Reyes, et H. Bignayan. 1996. Methyl Eugenol and Mating Competitiveness of Irradiated Male *Bactrocera philippinensis* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 79: 481-488.

Silvestri, F. 1914. Report of an expedition to Africa in the search of the natural enemies of Fruit flies (Trypaneidae) with description, observations and biological notes, pp. 176. Territory of Hawaii, Board of Agriculture and Forestry, Honolulu, Hawaii.

Sivinski, J. 1987. Acoustical oviposition cues in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 70: 171-172.

Sivinski, J. 1988. What do fruit fly songs mean? *Florida Entomologist* 71: 462-466.

Sivinski, J., et J. C. Webb. 1985a. The form and function of acoustic courtship signals in the Papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). *The Florida Entomologist* 68: 634.

Sivinski, J., et J. C. Webb. 1985b. Sound production and reception in the Caribfly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *The Florida Entomologist* 68: 273-278.

Sivinski, J., et T. Burk. 1989. Reproductive and mating behaviour, pp. 343-351. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Sivinski, J., et R. Pereira. 2005. Do wing markings in fruit flies (Diptera: Tephritidae) have sexual significance? *The Florida Entomologist* 88: 321-324.

Sivinski, J., H. Klug, J. Shapiro, J. Lane, et R. W. Mankin. 2004. Ultra violet reflectance on heads and wings of *Anastrepha suspensa* (Loew) and *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Studia dipterologica* 11: 313-322.

Sivinski, J., M. Aluja, D. G., F. A., D. H. Headrick, K. Y. Kaneshiro, et P. J. Landolt. 2001. Topics in the evolution of sexual behavior in the Tephritidae, pp. 751-792. *In* M. Aluja etA. L. Norrbom [eds.], Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior. CRC Press, Boca Raton.

Sivinski, J. M., et C. O. Calkins. 1986. Pheromones and parapheromes in the control of Tephritids. *Florida Entomologist* 69: 157-168.

Smith, D. C., et R. J. Prokopy. 1982. Mating behavior of *Rhagoletis mendax* (Diptera: Tephritidae) flies in nature. *Annals of the Entomological Society of America* 75: 388-392.

Smith, P. H. 1989. Behavioural partitioning of the day and circadian rhythmicity, pp. 325-341. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Smith, P. T., S. Kambhampati, et K. A. Armstrong. 2003. Phylogenetic relationships among *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 8-17.

SPC, et Contributors. 2002. Pacific Fruit Fly Web. *In* SPC [ed.]. SPC.

Stange, G. 1999. Carbon Dioxide Is a Close-Range Oviposition Attractant in the Queensland Fruit Fly *Bactrocera tryoni*. *Naturwissenschaften* 86: 190–192.

Steel, R. G. D. 1959. A multiple comparison rank sum test: Treatments versus control. *Biometrics* 15: 560-572

Steiner, L. F. 1952. Fruit Fly Control in Hawaii with Poison-Bait Sprays Containing Protein Hydrolysates. *Journal of Economic Entomology* 45.

Steiner, L. F., et R. K. S. Lee. 1955. Large-Area Tests of a Male-Annihilation Method for Oriental Fruit Fly Control. *Journal of Economic Entomology* 48: 311-317.

Stéphanou, G., S. N. Alahiotis, V. J. Marmaras, et C. Christodoulou. 1983. Heat Shock Response in *Ceratitis capitata*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 74B: 425-432.

Stibick, J. N. L. 2004. Natural enemies of true fruit flies (Tephritidae), pp. 0-86. United States Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, Plant Protection and Quarantine.

Strebler, G. 1989. LES MEDIATEURS CHIMIQUES, LEUR INCIDENCE SUR LA BIOECOLOGIE DES ANIMAUX. Technique et Documentation Lavoisier, Paris.

Sudre, J., E. Vives, C. Mille, et S. Cazères. in press. Contribution à l'étude des Cerambycidae de la Nouvelle-Calédonie (Coleoptera, Cerambycidae). 1ère partie : Sous-Famille des Lamiinae. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*.

Sueur, J., S. Pavoine, O. Hamerlynck, et S. Duvail. 2008. Rapid Acoustic Survey for Biodiversity Appraisal. *Public Library of Science ONE* 3: e4065.

Tan, K.-H., et M. Serit. 1994. Adult Population Dynamics of Bactrocera dorsalis (Diptera: Tephritidae) in Relation to Host Phenology and Weather in Two Villages of Penang Island, Malaysia. *Environmental Entomology* 23: 267-275.

Thomas, D. B., et K. C. Shellie. 2000. Heating Rate and Induced Thermotolerance in Mexican Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Larvae, a Quarantine Pest of Citrus and Mangoes. *Journal of Economic Entomology* 93: 1373-1379.

Thomas, W. B. 1996. Methyl Bromide: Effective Pest Management Tool and Environmental Threat. *Journal of Nematology* 28: 586-589.

Thorne, R. F. 1963. Biotic Distribution Patterns in the Tropical Pacific - A Symposium, pp. 311-350. *In* L. J. Gressitt [ed.], Tenth Pacific Science Congress. Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, USA, 21 August to 6 september 1961.

Toledo, J., R. Rojas, et J. E. Ibarra. 2006. Efficiency of *Heterorhabditis bacteriophora* (Nematoda: Heterorhabditidae) on *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae) larvae under laboratory conditions. *Florida Entomologist* 89: 524-526.

Trona, F., G. Anfora, M. Baldessari, V. Mazzoni, E. Casagrande, C. Ioriatti, et G. Angeli. 2009. Mating disruption of codling moth with a continuous adhesive tape carrying high densities of pheromone dispensers. *Bulletin of Insectology* 62 7-13.

Tsitsipis, J. A. 1984. Exodus of olive fly larvae, *Dacus oleae*, from the diet for pupation as affected by photoperiod. *Commission of the European Communities fruit flies of Economic Importance 84*: 89-93.

Tsitsipis, J. A. 1989. Requirements, pp. 103-119. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], Fruit flies Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam.

Tychsen, P. H. 1972. Mating behaviour and the control of sexual responsiveness in the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* (Froggatt), pp. 325. The University of Sydney, Sydney.

Tychsen, P. H. 1977. Mating behaviour of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* (Diptera: Tephritidae), in field cages. *Journal of Australian Entomological Society* 16: 459-465.

Tychsen, P. H. 1978. The effect of photoperiod on the circadian rhythm of mating responsiveness in the fruit fly, *Dacus tryoni*. *Physiological Entomology* 3: 65-69.

Tychsen, P. H., et B. S. Fletcher. 1971. Studies on the rhythm of mating in the Queensland Fruit Fly, *Dacus tryoni*. *Journal of Insect Physiology* 17: 2139-2156.

Vargas, R. I., H. B. Chang, M. Komura, et D. Kawamoto. 1987. Mortality, Stadial Duration, and Weight Loss in Three Species of Mass-reared Fruit Fly Pupae (Diptera: Tephritidae) Held with and without Vermiculite at Selected Relative Humidities. *Journal of Economic Entomology* 80: 972-974.

Vargas, R. I., J. D. Stark, R. J. Prokopy, et T. A. Green. 1991. Response of Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) and Associated Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to Different-Color Spheres. *Journal of Economic Entomology* 84: 1503-1507.

Vargas, R. I., J. D. Stark, B. E. Mackey, et R. Bull. 2005. Weathering Trials of Amulet Cue-Lure and Amulet Methyl Eugenol "Attract-and-Kill" Stations with Male Melon Flies and Oriental Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 98: 1551-1559.

Vargas, R. I., R. E. Burns, R. F. L. Mau, J. D. Stark, P. Cook, et J. C. Pinero. 2009. Captures in Methyl Eugenol and Cue-Lure Detection Traps With and Without Insecticides and With a Farma Tech Solid Lure and Insecticide Dispenser. *Journal of Econonic Entomology* 102: 552-557

Vayssières, J.-F., et F. Dal. 2002. Responses of the Ethiopian fruit fly, *Dacus ciliatus* (Loew) (Diptera: Tephritidae), to colored rectangles, spheres and ovoids, 6th International Symposium on Fruit Fly of Economic Importance. Isteg Scientific Publications, Stellenbosh, South Africa.

Vayssières, J.-F., S. Korie, et D. Ayegnon. 2009. Correlation of fruit fly (Diptera Tephritidae) infestation of major mango cultivars in Borgou (Benin) with abiotic and biotic factors and assessment of damage. *Crop Protection* 28: 477–488.

Virgilio, M., M. de Meyer, I. M. White, et T. Backeijau. 2009. African *Dacus* (Diptera: Tephritidae): Molecular data and host plant associations do not corroborate morphology based classifications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 531-539.

Waddell, B. C., V. M. Jones, R. J. Petry, F. Sales, D. Paulaud, J. H. Maindonald, et W. G. Laidlaw. 2000. Thermal conditioning in *Bactrocera tryoni* eggs (Diptera: Tephritidae) following hot-water immersion. *Postharvest Biology and Technology* 21: 113-128.

Waterhouse, D. F. 1993. BIOLOGICAL CONTROL: PACIFIC PROSPECTS (Supplement 2). ACIAR, Canberra.

Webb, J. C., J. Sivinski, et C. Litzkow. 1984. Acoustical behavior and sexual success in the caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology* 13: 650-656.

Wharton, R. A. 1989. Classical biological control of fruit-infesting Tephritidae, pp. 303-313. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Wharton, R. A. 2007. Parasitoids of Fruit-Infesting Tephritidae.

White, I. M., et M. M. Elson-Harris. 1992. Fruit Flies of Economic Significance: Their identification and bionomics. International Institute of Entomology, London England.

Whitman, D. W., L. Orsak, et E. Greene. 1988. Spider Mimicry in Fruit Flies (Diptera: Tephritidae): Further Experiments on the Deterrence of Jumping Spiders (Araneae: Salticidae) by *Zonosemata vittigera* (Coquillett). *Annals of the Entomological Society of America* 81: 532-536.

Williamson, D. L. 1989. Oogenesis and Spermatogenesis, pp. 141-151. *In* A. S. Robinson etG. H. S. Hooper [eds.], World Crop Pest, Fruit flies Their biology, natural enemies and control, ELSEVIER ed.

Wilson, E. O. 1992. The Diversity of Life. Belknap Press of Harvard University Press.

Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.

Wong, M. A., et T. T. Y. Wong. 1988. Predation of the Mediterranean fruit fly and the Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) by the fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian entomological society* 28: 169-177.

Wong, T. T. Y., D. O. McInnis, R. M. Kobayashi, et J. I. Nishimoto. 1985. Distribution and Seasonal Abundance of Adult Male Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Kula, Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 78: 552-557.

Wong, T. T. Y., D. O. McInnis, J. I. Nishimoto, A. K. Ota, et V. C. S. Chang. 1984. Predation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) by the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 77: 1454-1458.

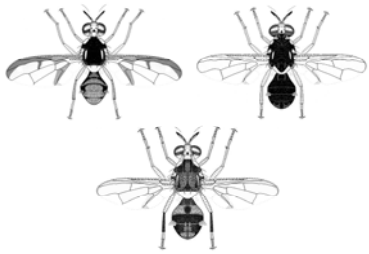
Wu, W.-Y., Y.-P. Chen, et E.-C. Yang. 2007. Chromatic cues to trap the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *Journal of Insect Physiology* 53: 509-516.

Ye, H., et J. H. Liu. 2007. Population dynamics of oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Xishuangbanna, Yunnan Province, China. *Frontiers of Agriculture in China* 1: 76-80.

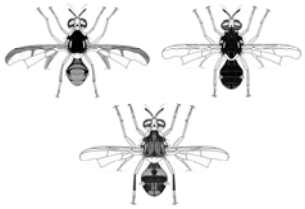
Yee, W. L. 2002. Daily and seasonal activity patterns of *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae) in Washington State. *Annals of the Entomological Society of America.* 95: 701-710.

Yin, X., S. Wang, J. Tang, J. D. Hansen, et S. Lurie. 2006. Thermal conditioning of fifth-instar *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) affects HSP70 accumulation and insect mortality. *Physiological Entomology* 31: 241-247.

Zwölfer, H. 1982. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids, pp. 16-30, Proceedings of the CEC / I.OBC Symposium / Athens / Nov. 1982.



LISTE DES TAXA CITÉS



LISTE DES TAXA CITÉS

Afin d'alléger le texte, les taxons de la faune et de la flore ne sont pas cités en entier, ils le sont ci-après. Les taxons endémiques à la Nouvelle-Calédonie sont en caractères gras :

Faune

***Abroma pumila* Distant, 1892 (Hemiptera, Cicadidae)**

Aedes aegypti (Linné, 1762) (Diptera, Culicidae)

Anastrepha aphelocentema Stone, 1942 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha bezzii Lima, 1934 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha cordata Aldrich, 1925 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha distincta Greene, 1934 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha fraterculus (Wiedemann, 1830) (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha hamata (Loew, 1873) (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha interrupta Stone, 1942 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha ludens (Loew, 1873) (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha obliqua (Macquart, 1835) (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha robusta Greene, 1934 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha serpentina (Wiedemann, 1830) (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha sororcula Zucchi, 1979 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha striata Schiner, 1868 (Diptera, Tephritidae)

Anastrepha suspensa (Loew, 1862) (Diptera, Tephritidae)

Angustonicus spp. (Blattaria, Blattodea, Tryonicinae)

***Austronevra irwini* Norrbom & Hancock, 2004 (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera aglaiae (Hardy, 1951) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera aquilonis (May, 1965) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera cacuminata (Hering, 1941) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera caledoniensis* Drew, 1989 (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera cucumis (French, 1907) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera cucurbitae (Coquillett, 1899) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera curvipennis* (Froggatt, 1909) (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera decurtans (May, 1965) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera distincta (Malloch, 1931) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera diversa (Coquillett, 1904) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera dorsalis (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera ebenea* (Drew 1971) (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera endriandrae (Perkins & May, 1949) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera facialis (Coquillett, 1909) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera fulvifacies* (Perkins, 1939) (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera fraunfeldi (Schiner, 1868) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera grandistylus* Drew & Hancock, 1995 (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera halfordiae (Tryon, 1927) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera jarvisi (Tryon, 1927) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera kirki (Froggatt, 1911) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera kraussi (Hardy, 1951) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera latifrons (Hendel, 1915*)* (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera melanotus (Coquillett, 1909) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera minuta (Drew, 1971) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera mucronis* (Drew 1971) (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera musae (Tryon, 1909) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera neohumeralis (Hardy, 1951) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera neocognata Drew & Hancock, 1994 (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera ochrosiae Malloch, 1942 (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera oleae (Rossi, 1790) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera opiliae (Drew & Hardy, 1981) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera passiflorae (Froggatt, 1911) (Diptera, Tephritidae)

***Bactrocera paraxanthodes* Drew & Hancock, 1995 (Diptera, Tephritidae)**

***Bactrocera perpusilla* (Drew 1971) (Diptera, Tephritidae)**

***Bactrocera psidii* (Froggatt, 1899) (Diptera, Tephritidae)**

Bactrocera quadrisetosa (Bezzi, 1928) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera scutellaris (Bezzi, 1909) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera tau (Walker, 1849) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera tenuifascia (May, 1965) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera trilineola Drew, 1989 (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera tryoni (Froggatt, 1897) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera tsuneonis (Miyake, 1919) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera umbrosa (Fabricius, 1805) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera xanthodes (Broun, 1904) (Diptera, Tephritidae)

Bactrocera zonata (Saunders, 1842) (Diptera, Tephritidae)

***Bohumiljania caledonica* (Jolivet, 1957) (Coleoptera, Chysomelidae)**

***Bohumiljania humboldti* Jolivet, Verma & Mille, 2005 (Coleoptera, Chysomelidae)**

***Cazeresia montana* Jolivet, Verma & Mille, 2005 (Coleoptera, Chysomelidae)**

Cecidochares connexa (Macquart, 1848) (Diptera, Tephritidae)

***Ceratitella schlingeri* Norrbom & Hancock, 2004 (Diptera, Tephritidae)**

Ceratitis capitata (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae)

Ceratitis catoirii Guérin-Méneville, 1843 (Diptera, Tephritidae)

Ceratitis rosa Karsch, 1887 (Diptera, Tephritidae)

Citrobacter freundii (Braak 1928) Werkman & Gillen 1932 (Bacteria, Enterobactriaceae)

Cochliomyia hominivorax (Coquerel, 1858) (Diptera, Calliphoridae)

Cosmopolites sordidus (Germar, 1824) (Coleoptera, Curculionidae)

Cydia pomonella (Linné, 1758) (Lepidoptera, Tortricidae)

***Dacus aneuvittatus* Drew, 1971 (Diptera, Tephritidae)**

Dacus ciliatus Loew, 1862 (Diptera, Tephritidae)

Diachasmimorpha longicaudata (Ashmead, 1905) (Hymenoptera, Braconidae)

Diachasmimorpha kraussii (Fullaway, 1951) (Hymenoptera, Braconidae)

Diachasmimorpha tryoni (Cameron, 1911) (Hymenoptera, Braconidae)

Dioxyna conflicta (Curran, 1929) (Diptera, Tephritidae)

Dioxyna sororcula (Wiedemann, 1830) (Diptera, Tephritidae)

Dirioxa pornia (Walker, 1849) (Diptera, Tephritidae)

Drosophila melanogaster Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae)

Enterobacter cloacae (Jordan, 1890) (Bacteria, Enterobacteriaceae)

Erwinia herbicola (Löhnis, 1911) (Bacteria, Enterobacteriaceae)

***Euphranta hardyi* Norrbom & Hancock, 2004 (Diptera, Tephritidae)**

Euphranta leichhardtiae Permkam & Hancock, 1995 (Diptera, Tephritidae)

Euphranta lemniscata (Enderlein, 1911) (Diptera, Tephritidae)

Euphranta marina Permkam & Hancock, 1995 (Diptera, Tephritidae)

Eurosta solidaginis (Fitch, 1855) (Diptera, Tephritidae)

Eutreta xanthochaeta Aldrich, 1923 (Diptera, Tephritidae)

Fopius arisanus (Sonan, 1932) (Hymenoptera, Braconidae)

Heterorhabditis bacteriophora Poinar, 1976 (Nematoda, Secernentea)

Klebsiella oxytoca (Flügge, 1886) (Bacteria, Enterobacteriaceae)

Kluyvera spp. (Bacteria, Enterobacteriaceae)

Manduca sexta (Linné, 1763) (Lepidoptera, Sphingidae)

Neoceratitis cyanescens (Bezzi, 1923) (Diptera, Tephritidae)

Nezara viridula (Linné, 1758) (Hemiptera, Pentatomidae)

Octotoma scabripennis Guérin-Méneville, 1844 (Coleoptera, Chrysomelidae, Hispinae)

***Oedaspis ouinensis* Hancock, 2008 (Diptera, Tephritidae)**

Ophiomyia lantanae (Froggatt, 1919) (Diptera, Agromyzidae)

Opius froggatti Fullaway, 1950 (Hymenoptera, Braconidae)

Ornithoschema mallochi Hardy, 1992 (Diptera, Tephritidae)

***Philophylla millei* Han & Hancock, 2008 (Diptera, Tephritidae)**

Piestometopon distinctum (Perkam & Hancock, 1995) (Diptera, Tephritidae)

Providencia alcalifasciens (de Salles Gomes 1944) (Bacteria, Enterobactriaceae)

Providencia rettgeri (Hadley, 1918) (Bacteria, Enterobactriaceae)

***Pseudophyllanax imperialis* Montrouzier, 1864 (Orthoptera, Tettigonidae)**

Psyttalia concolor (Szépligeti, 1910) (Hymenoptera, Braconidae)

Psyttalia fijiensis (Fullaway, 1916) (Hymenoptera, Braconidae)

***Psyttalia muesebecki* (Fischer, 1963) (Hymenoptera, Braconidae)**

Rhagoletis cerasi (Linné, 1758) (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis completa Cresson, 1929 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis conversa (Brèthes, 1919) (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis indifferens Curran, 1932 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis juglandis Cresson, 1920 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis mendax Curran, 1932 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis pomonella (Walsh, 1867) (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis tomatis Foote, 1981 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis turpiniae Hernández-Ortiz, 1993 (Diptera, Tephritidae)

Rhagoletis zoqui Bush, 1966 (Diptera, Tephritidae)

Spalangia endius Walker, 1839 (Hymenoptera, Pteromalidae)

Spathulina acroleuca (Schiner, 1868) (Diptera, Tephritidae)

Sphaeniscus atilius (Walker, 1849) (Diptera, Tephritidae)

Sphenella ruficeps (Macquart, 1851) (Diptera, Tephritidae)

Tetreuaresta obscuriventris (Loew, 1873) (Diptera, Tephritidae)

Tetrastichus giffardianus Silvestri, 1915 (Hymenoptera, Eulophidae)

Toxotrypana curvicauda Gerstaecker, 1860 (Diptera, Tephritidae)

Urophora affinis (Frauenfeld, 1857) (Diptera, Tephritidae)

Urophora quadrifasciata (Meigen, 1826) (Diptera, Tephritidae)

Uroplata girardi Pic, 1934 (Coleoptera, Chrysomelidae, Hispinae)

Zonosemata vittigera (Coquillett, 1899) (Diptera, Tephritidae)

Flore

***Amborella trichopoda* Bailly (Amborellaceae)**

Anacardium occidentale L. (Anacardiaceae)

Annona muricata L. (Annonaceae)

Annona reticulata L. (Annonaceae)

Annona squamosa L. (Annonaceae)

Artocarpus altilis L. (Moraceae)

Artocarpus heterophyllus Lamarck (Moraceae)

Averrhoa carambola (Oxalidaceae)

Capsicum annuum L. (Solanaceae)

Capsicum sp. (Solanaceae)

Casimiroa edulis Llave & Lex (Rutaceae)

Centaurea sp. (Compositae)

Cerbera manghas L. (Apocynaceae)

Chrysophyllum caïnito L. (Sapotaceae)

Chromoleana odorata (L.) (Asteraceae)

Citrus aurantifolia X *Fortunella japonica* (Rutaceae)

Citrus grandis Macfadyen (L.) Osbeck (Rutaceae)

Citrus latifolia Swingle (Rutaceae)

Citrus paradisi Macfadyen (Rutaceae)

Citrus reticulata Blanco (Rutaceae)

Citrus sinensis (Rutaceae)

Citrus sp. (Rutaceae)

Coffea sp. (Rubiaceae)

Couthovia neo-caledonica Gilg & Benedict **(Loganiaceae)**

Crossostylis multiflora Brongniart & Gris (Rhizophoraceae)

Cucurbita pepo L. (Cucurbitaceae)

Diospyros bicolor Klotzsch (Ebenaceae)

Diospyros fasciculosa (F. Mueller) F. Mueller (Ebenaceae)

Diospyros kaki Thunberg (Ebenaceae)

***Diospyros macrocarpa* Hiern (Ebenaceae)**

Diospyros sp. (Ebenaceae)

Elaeocarpus angustifolius Blume (Elaeocarpaceae)

Elephantopus mollis Kunth (Asteraceae)

Eriobotrya japonica (Thunberg) Lindley (Rosaceae)

Eugenia uniflora L. (Myrtaceae)

Fragaria ananassa Duchesne (Rosaceae)

Fagraea berteroana A. Gray ex Bentham (Loganiaceae)

***Ficus pancheriana* Bureau (Moraceae)**

Ficus sp. (Moraceae)

Fontainea pancheri (Bailly) Heckel (Euphorbiaceae)

Gmelina sp. (Labiatae)

Guettarda speciosa L. (Rubiaceae)

***Hernandia cordigera* Vieillard (Hernandiaceae)**

Lantana camara Linné (Verbenaceae)

Litchi chinensis (Sonnerat) (Sapindaceae)

Lycopersicon esculentum Miller (Solanaceae)

Malpighia glabra L. (Malpighiaceae)

Mangifera indica L. (Anacardiaceae)

Merremia tuberosa (L.) Rendle (Convolvulaceae)

Morinda citrifolia L. (Rubiaceae)

Morus alba L. (Moraceae)

Musa acuminata x M. balbisiana gr popoulou (Musaceae)

***Niemeyera (Sebertia) acuminata* Pierre ex Baillon (Sapotaceae)**

Ochrosia elliptica Billardière (Apocynaceae)

Olea europaea Linné (Oleaceae)

Olea paniculata R. Brown (Oleaceae)

Passiflora edulis Sims (Passifloraceae)

Passiflora quadrangularis L. (Passifloraceae)

Persea americana Miller (Lauraceae)

Pometia pinnata J.R. Forster & J.G. Forster (Sapindaceae)

Prunus domestica L. (Rosaceae)

Prunus persica (L.) Batsch (Rosaceae)

Prunus persica var. nucipersica (Nectarine) (Rosaceae)

Psidium cattleyanum Sabine (Myrtaceae)

Psidium cattleyanum var. Lucidum (Myrtaceae)

Psidium friedrichstalianum (O. Berg) Niedenzu (Myrtaceae)

Psidium guajava L. (Myrtaceae)

Punica granatum L. (Punicaceae)

***Pyriluma sphaerocarpum* (Baillon) Aubréville (Sapindaceae)**

***Schefflera gabriellae* Baillon (Araliaceae)**

Schefflera sp. (Araliaceae)

Sizyphus mauritiana Lamarck (Rhamnaceae)

Solanum melongena L. (Solanaceae)

Solidago sp. (Compositae)

Spondias cytherea (Sonnerat) (Anacardiaceae)

Strobilopanax sp. (Araliaceae)

Syzygium jambos (L.) Alston (Myrtaceae)

Syzygium malaccence (L.) Merrill & Perry (Myrtaceae)

Terminalia catappa L. (Combretaceae)

Thevetia peruviana (Persoon) Schumann (Apocynaceae)

Tylophora biglandulosa (Endlicher) F.Mueller (Apocynaceae)

Ximenia americana L. (Olacaceae)

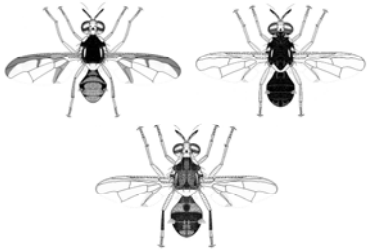


TABLE DES ILLUSTRATIONS

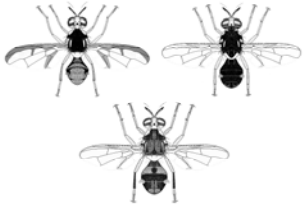


TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figures

Figure 1 – Carte de la région de la Nouvelle-Calédonie (IRD). 24
Figure 2 – Carte de la Nouvelle-Calédonie (Carte générée sur le site http://www.georep.nc/explorateur-carto/ - Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie). 24
Figure 3 – A : Graphique des moyennes trentenaires des températures normales (période 1971 à 2000) et des records ; B : Graphique des précipitations mensuelles à Koumac et Nouméa (période 1971 à 2000) (D'après Caudmont et Maitrepierre 2007). 26
Figure 4 – Paysage du sommet du Mont Humboldt, avec *Araucaria humboldtensis* en second plan (Photo Rémy Amice). 28
Figure 5 – Adulte de *Bohumiljania caledonica* (Photo David Paulaud). 30
Figure 6 – Tête de Tephritidae. Ar : *arista* ; Fl : *flagellum* ou funicule ; Oc : ocelle ; OC : œil composé ; Pe : pédicelle ; Sc : scape ou premier article antennaire (D'après White et Elson-Harris 1992). 36
Figure 7 – Aile de Tephritidae. F H : fracture humérale ; F SC : fracture de la nervure sous-costale ; SC : nervure sous-costale (D'après Delvare et Aberlenc 1989). 36
Figure 8 – Œuf de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères). 38
Figure 9 – Troisième stade larvaire de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères). 38
Figure 10 – Stade pupal de *Bactrocera* sp. (Photo Sylvie Cazères). 38
Figure 11 – Représentation schématique de la femelle et du mâle de Tephritidae avec la localisation des pectens et des microtriches chez le mâle de Dacinae (D'après Drew *et al.* 1982). 40
Figure 12 – Tête du mâle de *Ceratitis capitata*. SO : soies orbitales caractéristiques du mâle (D'après White et Elson-Harris 1992). 40
Figure 13 - Appareil reproducteur femelle de *Bactrocera tryoni*. CGC : conduit des glandes collétériques ; CS : conduit de la spermathèque ; CV : conduit vaginal ; GC : glandes collétériques ; Œ : œufs ; OV : ovaire ; OVD : oviducte latéral ; OVL : ovariole ; OVP : ovipositeur ; SB : *signum bursae* ; SPT : spermathèque ; VG : vagin (D'après Drew 1969). 42
Figure 14 – Appareil reproducteur mâle de *Bactrocera tryoni*. AED : édéage ; APEJ : appareil éjaculatoire ; CEJ : conduit éjaculatoire ; GAC : glandes accessoires ; TES : testicule ; VD : *vas deferens* (D'après Drew 1969). 44
Figure 15 – Schéma de la spermatogenèse chez *Ceratitis capitata*. A) Testicule d'un mâle de *C. capitata* âgé d'un jour ; B) Testicule d'un mâle de *C. capitata* âgé de huit jours. ASP : amas de sperme ; GRM : germarium ; SCT : spermatocytes ; SPE : spermatozoïdes ; SPT : spermatides ; VSE : vésicule séminale (D'après Williamson 1989). 44
Figure 16 – Schéma du cycle des Tephritidae (Dessin David Paulaud). 46
Figure 17 – Positions et mouvements des ailes opérés durant le comportement sexuel des Tephritidae (D'après Headrick et Goeden 1994). 54
Figure 18 – Localisation des principaux sites sensoriels chez la femelle de Tephritidae. A : *arista* ; AI : ailes ; F : funicule ; H : haltères ; LB : labelles ; LC : labre, cibarium ; O : ocelles ; OC : œil composé ; OS : organes subgénuaux ; OV : ovipositeur ; P : palpe ; S : Propriorécepteurs internes (*stretch receptors*) ; T : tarses ; V : viscères (D'après Rice 1989). 64
Figure 19 – Localisation des principaux sites sensoriels chez la larve de Tephritidae. OD : organe dorsal (olfactif) ; OT : organe terminal (gustatif) ; OV : organe ventral (gustatif) ; PR :

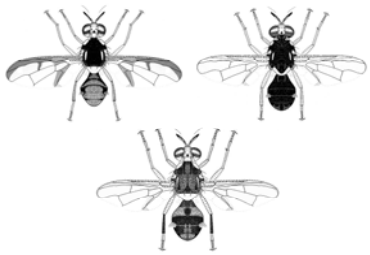
localisation supposée des photorécepteurs ; CC : crochets céphaliques ; SGC : localisation de 4 sensilles gustatives cibariales postérieures (D'après Rice 1989). 66
Figure 20 – Schéma de l'antenne du genre *Bactrocera*. A : *arista* ; F : funicule ; P : pédicelle ; S : scape (premier article antennaire) (D'après Drew *et al.* 1982). 70
Figure 21 – Pulvérisation des phéromones chez *Bactrocera cucurbitae* : (A) au-dessus et vers l'avant ; (B) le mâle envoie ses phéromones vers la femelle à gauche (D'après Kuba et Sokei 1988) 70
Figure 22 – Protocole de collecte des fruits-hôtes en vue de l'identification des espèces de Mouches des fruits. 100
Figure 23 – Déclinaison des sous-familles, tribus, sous-tribus et genres présents en Nouvelle-Calédonie (D'après Norrbom & Hancock 2004). * Le genre *Soita* concerne une espèce en cours de détermination. 112
Figure 24 – Représentation spécifique de chaque genre présent en Nouvelle-Calédonie. 112
Figure 25 – Temps moyen de développement des trois espèces nuisibles de Nouvelle-Calédonie (Bt : *Bactrocera tryoni* ; Bc : *B. curvipennis* ; Bp : *B. psidii*) 118
Figure 26 – Le *Critical Point Dryer* (BAL-TEC modèle CDP 030) utilisé pour la préparation des spécimens en vue de leur photographie au MEB/SEM (Photo Birgit Rhodes). 118
Figure 27 – Adulte femelle de *Bactrocera curvipennis* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères) 122
Figure 28 – Adulte femelle de *Bactrocera psidii* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères) 122
Figure 29 – Adulte femelle de *Bactrocera tryoni* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères) 122
Figure 30 – Tête complète (de haut en bas) de *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et de *B. tryoni* (Photos Birgit Rhodes, *Landcare Research*). 123
Figure 31 – Comparaison des photos MEB/SEM des trois apex des *aculei* des ovipositeurs chez les femelles des trois espèces nuisibles chez (de haut en bas) *Bactrocera curvipennis*, *B. psidii* et *B. tryoni* (Photos CM). 124
Figure 32 – Appareils reproducteurs femelle de (1) *Bactrocera curvipennis*, (2) *B. psidii* et (3) *B. tryoni* (Photos Sylvie Cazères). 125
Figure 33 – Adulte de *Bactrocera umbrosa* et détail de l'aile en insert (Photos Sylvie Cazères). 128
Figure 34 – Adulte de *Bactrocera trilineola* et détail de l'aile en insert (Photos Steeve Wilson, Sylvie Cazères). 128
Figure 35 – Adulte de *Tetreuaresta obscuriventris* et détail de l'aile en insert (Photos CM). 128
Figure 36 – Fragment du gène codant pour l'ARNr 16S, l'ARNt^{VAL} et la partie 5' de l'ARNr 12S 134
Figure 37 – Vérification des produits de purification (5 µL) sur gel d'agarose 1%. 134
Figure 38 – Arbre en inférence bayésienne. 138
Figure 39 – Répartition des espèces selon leur régime alimentaire et position des trois principales espèces (ellipse rouge). 140
Figure 40 – Photos MEB/SEM des détails et positions des pectens et des microtriches : les pectens (en haut) chez *Bactrocera curvipennis* et les microtriches (en dessous) chez *B. psidii*, organes spécialisés chez le mâle pour le comportement pré-copulatoire (Photos CM). 148
Figure 41 – Position du mâle de *Bactrocera psidii* battant des ailes lors du comportement d'appel pré-copulatoire, les ailes devenant pratiquement invisibles (Dessin P. Taton et M. Hoarau). ... 150
Figure 42 – Chambre anéchoïque utilisée pour les enregistrements acoustiques (Photo Miguel Pol, ERA SARL). 169

Figure 43 – Hewlett-Packard IE 33 (Photo ERA SARL) 170
Figure 44 – Enregistreur MD digital recording Sony MZ-R70 (Photo ERA SARL) 170
Figure 45 – Enregistreur numérique avec microphone intégré : ZOOM H2 (Photo ERA SARL) 171
Figure 46 – Microphone : Sony ECM-MS907, « condenseur microphone C-74 » (Photo ERA SARL) 171
Figure 47 – DAT (*Digital Audio Tape*) Sony TCD D10 PRO II (Photo ERA SARL) 171
Figure 48 – Sonomètre IdB- 01 dB - MVI Technologies Group (Photo ERA SARL) 171
Figure 49 – Enregistrement du niveau sonore de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera curvipennis* en chambre anécoïque. 174
Figure 50 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera curvipennis* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel. 174
Figure 51 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera psidii* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel. 176
Figure 52 – Sonogramme de l'appel pré-copulatoire des mâles de *Bactrocera tryoni* en chambre anécoïque. L'ellipse bleue indique précisément le signal d'appel. 176
Figure 53 – Comparaison des signaux acoustiques chez les trois espèces sur une période de 10 secondes. 177
Figure 54 – Photos MEB/SEM des deux principaux organes de la vue : yeux composés (à droite) et ocelles (à gauche) des trois espèces (de haut en bas) *Bactrocera curvipennis, B. psidii* et de *B. tryoni* (photos CM). 179
Figure 55 – Les huits sphères utilisées pour l'essai stimuli visuels (Photo CM). 181
Figure 56 – Spectre de réflectance des couleurs utilisées pour les essais en cage extérieures entre 380 et 650 nm (Mesures au spectroradiomètre USB2000 avec Sylvain Ouillon, IRD, centre de Nouméa). 181
Figure 57 – Vue de la disposition octogonale des sphères dans la cage (Dessin Marianne Di Costanzo). 181
Figure 58 – Photos au MEB/SEM de l'antenne complète de *Bactrocera curvipennis* (en haut), *B. psidii* (en bas à gauche) et de *B. tryoni* (en bas à droite) (Photos CM) 210
Figure 59 – Le modèle de piège Multilure® utilisé lors des essais « Huiles essentielles » 212
Figure 60 – Les trois cages utilisées simultanément pour les essais « huiles essentielles ». 212
Figure 61 – Disposition des pièges dans la cage. 212
Figure 62 – Représentation schématique de dessus de la grande cage extérieure avec la position des arbres, de la cage de manipulation pour le lâcher des mouches et du piège (Dessin Magalie Hoarau). 236
Figure 63 – À gauche, un piège de type Addis ou Lynfield couramment utilisé pour la surveillance aux frontières, lors des essais en cage de l'attractivité du cue-lure ou encore lors de l'étude de la dynamique des populations en vergers expérimentaux ; à droite, l'intérieur du même piège montrant le coton dentaire et la plaquette insecticide bleue DDVP (SA dichlorvos) (Photos Sylvie Cazères). 236
Figure 64 – Comparaison de l'attractivité du cue-lure envers les mouches mâles de *B. curvipennis, B. psidii* et *B. tryoni* en l'absence de compétition entre espèces (Test de Tukey-HSD, n = 5 ; les lettres désignent les groupes homogènes ; $p \leq 0{,}001$). 237
Figure 65 – Comparaison de l'attractivité du cue-lure envers les mouches mâles de *B. curvipennis, B. psidii* et *B. tryoni* en situation de compétition entre espèces (Test de Tukey-HSD, n = 5 ; les lettres désignent les groupes homogènes ; $p \leq 0{,}01$). 237

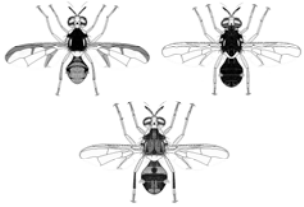
Figure 66 – Effet de la compétition entre espèces sur l'attirance des mouches pour le cue-lure ; « en compétition » notifie que l'espèce est en compétition avec les deux autres espèces [Test de U de Mann-Whitney, n = 5 ; « NS » indique une différence non significative à p > 0,05 et « * » indique une différence significative à p ≤ 0,05]. 238

Tableaux

Tableau I – Types de sensilles chez *Bactrocera tryoni* et *Ceratitis capitata* : 64
Tableau II – Récapitulatif de la localisation des différents organes responsables des perceptions sensorielles chez le Tephritidae adulte (D'après Rice 1989) : 66
Tableau III – Récapitulatif des couleurs les plus attractives selon les espèces étudiées et leur spectre de réflectance ainsi que les formes et les tailles des supports utilisés (NS : non spécifié) : 76
Tableau IV – Substances actives utilisées dans la lutte contre les Mouches des fruits : 90
Tableau V – Récapitulatif des espèces de parasitoïdes présentes en Nouvelle-Calédonie : 90
Tableau VI – Récapitulatif des 30 espèces de Tephritidae présentes en Nouvelle-Calédonie, avec leur attractif et leur distribution géographique. [Les sous-genres, lorsque disponibles, sont entre parenthèses ; M-E = Méthyle-eugénol ; C-L = Cue-lure (D'après Amice et Sales 1997, Drew 1989, Drew et Hancock 1995, Drew et Hancock 1999, Drew *et al.* 1997, Han et Norrbom 2008, Hancock et McGuire 2000, Hancock (Com. pers. 2006), Hancock 2008, Hardy et Foote 1996, Mille 2008, Mille et Hancock 2009, Norrbom et Hancock 2004, Sales 1998, Thomson 1998, White et Elson-Harris 1992)] : 114
Tableau VII – Résultats des isolations d'entérobactéries des jabots des trois Tephritidae économiques d'élevage et sauvages : 118
Tableau VIII – Détails des échantillons utilisés : 134
Tableau IX – Gammes de base : 169
Tableau X – Réglages utilisés pour les matériels de mesure : 169
Tableau XI – Résultats des calibrages des appareils : 170
Tableau XII – Récapitulatif des sphères colorées les plus attractives pour les femelles des trois espèces et selon leur état reproductif : 208



ACRONYMES UTILISÉS



ACRONYMES UTILISÉS

ADN : Acide désoxyribonucléique

A.I.E.A. : Agence Internationale de l'Energie Atomique

ADN : Acide ribonucléique

BOLD : *Barcode of Life Data Systems*

D.A.R. : Délai d'emploi Avant Récolte, il correspond au nombre de jours pendant lequel la S.A. ne doit pas être utilisée sur la culture avant la récolte. Le DAR est donc conditionné par le couple produit/culture. Cette donnée doit être obligatoirement mentionnée sur les étiquettes du produit phytosanitaire. Le DAR doit être scrupuleusement respecté de manière à ne pas dépasser la LMR dans les récoltes pour qu'elles soient commercialisables.

H.T.F.A. : *High-Temperature Forced-Air* pour « Traitement à chaleur humide et pulsée »

I.A.C. : Institut Agronomique néo-Calédonien

IPM : *Integrated Pest Management* / Lutte intégrée

I.R.D. : Institut de Recherche pour le Développement

L.M.R. : Limite Maximale de Résidus, concentration en résidus la plus élevée légalement acceptable pour que les denrées restent commercialisables.

MA : millions d'années

MAT : *Male Anihilation Techniques* / Technique d'Anihilation des Mâles

MB : Bromure de méthyle/*Methyl Bromide*

MDF : Mouches des fruits

MEB/SEM : Microscope électronique à balayage/*Scanning Electron Microscope*

pb : paire(s) de base(s)

PCR : *Polymerase Chain Reaction* / ou ACP, pour Amplification en Chaîne par Polymérase

S.A. : Substance active (des produits phytosanitaires)

SIT : *Sterile Insect Technology* / Technique de l'Insecte Stérile

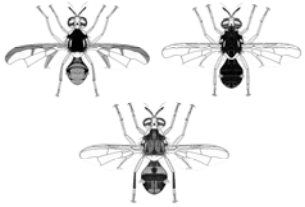
S.R.A.P. : Station de Recherche Agronomique de Pocquereux, ex-**S.R.F.P.** : Station de Recherches Fruitières de Pocquereux

U.N.C. : Université de la Nouvelle-Calédonie

U.S.D.A. : *United States Department of Agriculture*

XPF: Code ISO du Franc CFP (Change Franc Pacifique) ou Franc Pacifique, monnaie des Collectivités d'Outre-Mer du Pacifique n'appartiennant pas à la zone euro. Le Franc CFP a un cours défini vis-à-vis de l'euro depuis le 1er janvier 1999 : 1 000 XPF = 8,38 €. Il est lié à l'euro, comme il l'était précédemment au Franc Français (http://monnaies.multidevises.com/d-Franc_CFP_XPF.html)

ANNEXES



ANNEXE I

Méthode d'utilisation du *Critical Point Dryer* et sécurité liée à l'utilisation du microscope électronique à balayage (MEB/SEM) au *MARC* du *Plant&Food Research* à Auckland.

Critical Point Drying

1. Transfer specimens from 75% ethanol (glass vials) to Styrofoam baskets. Keep these baskets in a little petri dish during transfer with 75% ethanol it.
2. Replace 75% ethanol with 95% (for about 10-15 min.)
3. Replace 95% with pure ethanol. Repeat.

During dehydration prepare Critical Point Dryer:

1. Press green button on fumehood to activate system. Wait until 'Ready Led' turns green (it beeps).
2. Press yellow button to activate power and gas.
3. Switch on CPD.
4. Open gas cylinder.
5. Press 'Cooling' (left side).

Drying process:

1. When specimens are in pure ethanol for the 2nd time, transfer baskets to chamber, fill chamber with some pure ethanol just to cover bottom. Close lid (tight but not too tight), press 'Stirrer' (right).
2. Press 'Medium in' button (right), fill chamber with CO_2 until baskets are covered. Press 'Medium in' again to stop influx.
3. Let soak for min. 10 minutes.
4. Press 'Medium out' button (right): for the first 2-3 times ethanol is drained out of hose (catch in flask or on paper towel). Drain most of liquid content (watch through glass), then press 'Medium out' again to stop drainage. Don't let chamber run dry completely.
5. Press 'Medium in' again to fill chamber.
6. Repeat filling and draining several times (ca. 5-6x) until no more liquid (= ethanol) escapes from the hose.
7. For the final, fill chamber to near top of glass. Press 'Cooling' and 'Stirrer' to stop them, then press 'Heating'. Temperature will now start to rise to >40° C, pressure will go up to ca. 80 bar. That will take ca. 45 min.
8. Press 'Gas out' and turn metering valve slowly to release the CO_2 gas. To better control the gas release, watch flow of gas bubbles in water-filled flask (if gas release is too fast, it can cause re-hydration of specimens) and regulate it if necessary. Releasing the chamber of gas should take about half an hour.
9. When gas pressure indicator is at or near zero, open valve wide to release last of the gas. Only then attempt to open the lid of the chamber. If it doesn't open easily, there is probably still gas in it. Don't try too hard to open it as that can damage the o-ring.
10. Remove baskets, close valve and chamber, close gas cylinder, switch off power.
11. Press red button on fumehood to shut down the system.

MARC ELECTRON MICROSCOPE UNIT

GUIDELINES FOR SAFE OPERATION

(Provisional Version)

Normal laboratory procedures as set out by the Institute must be followed. If you are not aware of these please consult the Health and Safety Manual.

http://intraweb.hortresearch.co.nz/health_and_safety/

Note in particular that

- Eating and Drinking are forbidden
- Labcoats and closed footwear must be worn

Guidelines for the EM Unit

Currently only a brief outline of hazards and safety issues are include in this guide. Before using any chemicals, carrying out a procedure or operating an instrument make sure you are aware of any hazards and of safe procedures. If you are in any doubt:

- Ask Ian or Paul
- Consult MSDS and safety card information held in the laboratory
- Consult the literature resources held in the laboratory. The two volume Procedures in Electron Microscopy has good safety information about most commonly used techniques.

Chemicals

- Gloves must be worn during fixation and resin embedding and during any procedure using hazardous chemical. Be aware that gloves are only temporary protection, if you splash or spill chemicals on your hands, carefully remove the gloves, wash your hands well and re-glove before carrying on.

- Chemical processing should be carried out in the fume hoods and all resin polymerisation must be done in the small oven in the fume hood. Make sure the fume hood is operating correctly before using – fume hoods should not be switched off.

- Take care with any fixative. They are designed to rapidly kill living cells and will not differentiate between you and the specimen.

- All resin waste must be polymerised before disposal – this includes contaminated containers and gloves.

- Osmium tetroxide must never be poured down the sink – always use the waste container. Osmium tetroxide spills can be inactivated by covering with milk powder (container is kept on centre bench shelf).

- Clean up after you have finished your work.

Equipment

- Make sure you know how to use equipment before starting.

- Do not go behind the electron microscopes unless authorised.

- If the equipment does not seem to be operating correctly, contact Ian or Paul.

- Take care using microtomes, ultra-microtomes and trimmers. These use sharp knives and can easily cut you. Take particular care with solid steel microtome knives. These are heavy and very sharp. If you drop one do not try to catch or stop it falling. We can replace a knife more easily than a finger or toe.

- Do not open or try to look into the mercury vapour lamp housing of the fluorescence units, this can damage your eyes.

- When using UV fluorescence always use the amber safety shield (it is a good idea to use this any time you are carrying fluorescence microscopy).

- Mercury vapour lamps should not be rapidly switched on and off in general once on leave for 20 – 30 minutes before turning off, once turned off do not turn on until the lamp has cooled (again 20 – 30 minutes)

- Mercury vapour lamps should not be run passed their normal lifespan (400 hours for the Olympus compound and 300 hours for the Leica stereo). Running the lamp beyond this time could result in the lamp exploding (if this occurs leave the room immediately and report to Ian or Paul or to a site safety officer).

Staff

Lab Manager – Ian Hallett (x7002), office is opposite the main lab next to the double fire doors.

Paul Sutherland (x7004), office is in room G14 at the other end of the corridor.

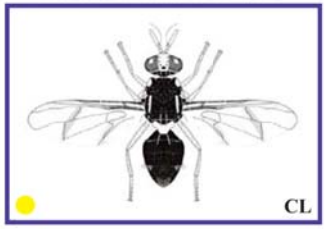
ANNEXE II

Série de cinq posters d'aide à l'identification (**Posters 1 et 2**), sur le cycle et les dégâts (**Poster 3**), les principales menaces de MDF pour la Nouvelle-Calédonie (**Poster 4**) et les moyens de lutte disponibles contre les MDF en Nouvelle-Calédonie (**Poster 5**).

◎ 1. Reconnaissance des Mouches des Fruits de Nouvelle-Calédonie (Diptera, Tephritidae) ◎

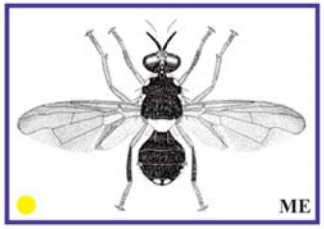
1. Recognition of Main Fruit Flies of New Caledonia (Diptera: Tephritidae)

Bactrocera caledoniensis Drew, 1989



Bactrocera curvipennis (Froggatt, 1909)

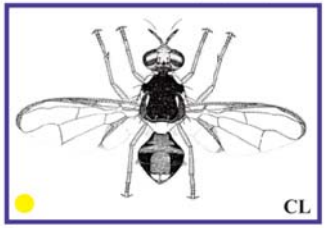
Bactrocera ebenea (Drew, 1971)



Bactrocera fulvifacies (Perkins, 1939)

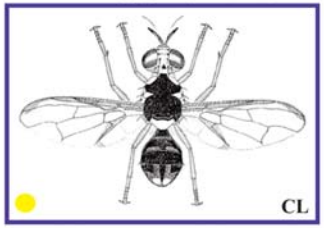
Bactrocera grandistylus Drew & Hancock, 1995

Bactrocera mucronis (Drew, 1971)

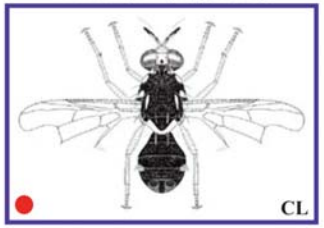


Bactrocera paraxanthodes Drew & Hancock, 1995

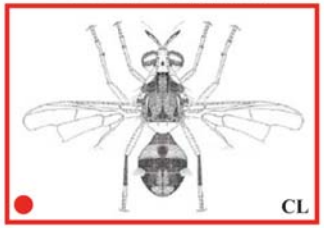
Bactrocera perpusila (Drew, 1971)



Bactrocera psidii (Froggatt, 1899)

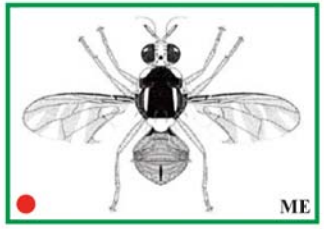


Bactrocera tryoni (Froggatt, 1897)

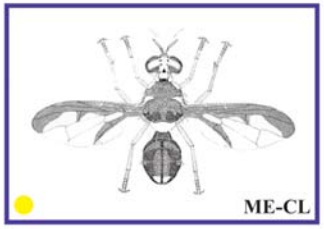


Bactrocera trilineola (Drew, 1989)

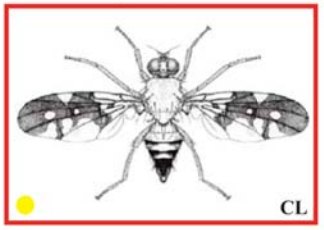
Bactrocera umbrosa (Fabricius, 1805)



Dacus aneuvittatus Drew, 1971



Dirioxa pornia (Walker, 1849)

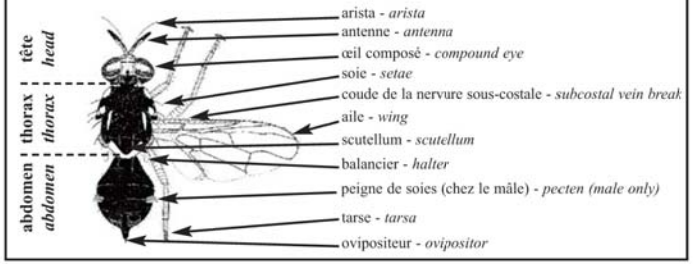


Légende *Legend*

espèce endémique		*endemic species*
espèce exotique		*exotic species*
espèce indigène		*native species*
espèce économique		*economic species*
espèce secondaire		*secondary species*
Attractifs		***Attractants***
Cue-lure	**CL**	*Cue-lure*
Méthyle-eugénol	**ML**	*Methyl-eugenol*
Inconnu	**I**	*Unknown*

Morphologie simplifiée d'une mouche des fruits

Fruit fly simplified morphology



IAC
Institut Agronomique néo-Calédonien

Christian MILLE, Sylvie CAZÈRES, José BRINON, Jean-Pierre KATAOUI, 2009.
Axe 1 - Equipe Entomologie Appliquée
Station de Recherches Agronomiques de Pocquereux
BP 32 - 98 880 LA FOA NOUVELLE-CALÉDONIE

Références - *References*

Amice R. and F. Sales, 1996. Fruit fly fauna in New Caledonia. *In : Management of fruit flies in the Pacific, ACIAR proceedings* **N° 76**, 68-76.
Drew R. A. I., 1971. New species of Dacinae (Diptera: Trypetidae) from the South Pacific Area. *QDPI Division of Plant Industry Bulletin* ***N° 575***, *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, **28**: 29-103.
Drew R. A. I., 1973. Revised descriptions of species of Dacini (Diptera: Tephritidae) from the South Pacific Area. I. Genus *Callantra* and the *Dacus* group of subgenera of genus *Dacus*. *QDPI Division of Plant Industry Bulletin* **N° 652**, 39 pages.
Drew R. A. I., 1989. The tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) of the Australasian and Oceanian regions. *Memoirs of the Queensland Museum, Brisbane*, **26**, 521 pages.
Drew R. A. I. and D. L. Hancock, 1995. New species, Subgenus and Records of *Bactrocera* Macquart from the South Pacific (Diptera: Tephritidae: Dacinae). *Journal of Australian Entomological Society*, **34**: 7-11.
White, I. M. and M. M. Elson-Harris, 1992. Fruit Flies of Economic Significance: Their identification and bionomics. *C.A.B. International - ACIAR*, 601 pages.

2. Les principales Mouches des Fruits de Nouvelle-Calédonie (Diptera, Tephritidae)

2. New Caledonia Fruit Flies of Economic Significance (Diptera: Tephritidae)

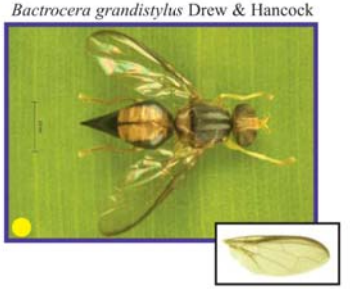
Bactrocera caledoniensis Drew

Bactrocera curvipennis (Froggatt)

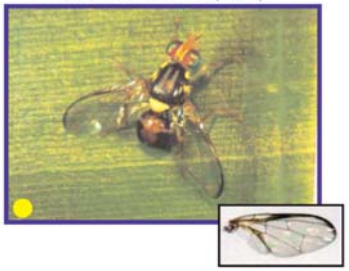
Bactrocera ebenea (Drew)

Bactrocera fulvifacies (Perkins)

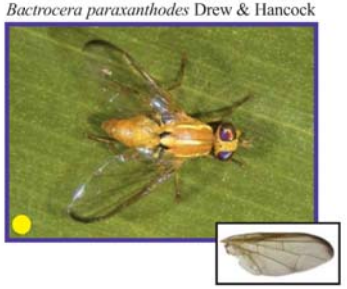
Bactrocera grandistylus Drew & Hancock



Bactrocera mucronis (Drew)



Bactrocera paraxanthodes Drew & Hancock



Bactrocera perpusila (Drew)

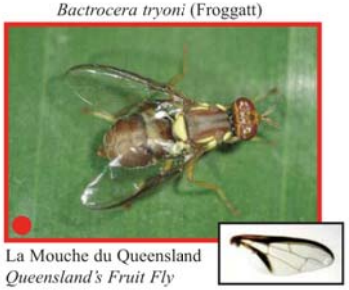
Bactrocera psidii (Froggatt)

La Mouche de la Goyave
South Sea Guava Fruit Fly

Bactrocera trilineola Drew

Steeve Wilson

Bactrocera tryoni (Froggatt)



La Mouche du Queensland
Queensland's Fruit Fly

Bactrocera umbrosa (Fabricius)

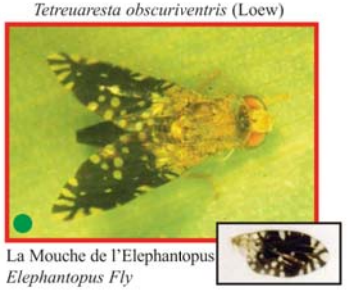
La Mouche du Fruit à pain
Breadfruit Fly

Dacus aneuvittatus (Drew)

Dirioxa pornia (Walker)

La Mouche des Iles
Island's Fruit Fly

Tetreuaresta obscuriventris (Loew)



La Mouche de l'Elephantopus
Elephantopus Fly

Légende	*Legend*
espèce endémique	*endemic species*
espèce exotique	*exotic species*
espèce indigène	*native species*
espèce économique	*economic species*
espèce secondaire	*secondary species*
espèce auxiliaire	*beneficial species*

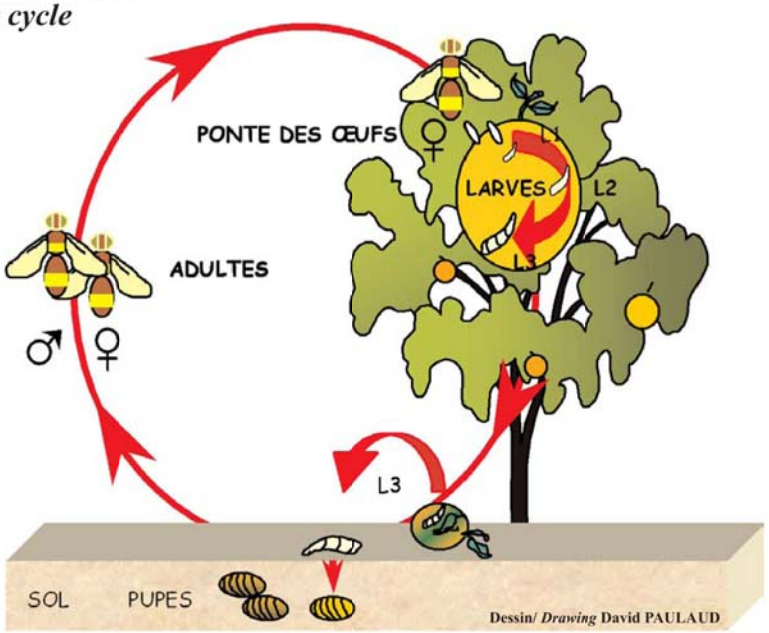
Christian MILLE, Sylvie CAZÈRES, José BRINON, Jean-Pierre KATAOUI, 2009.
Axe 1 - Equipe Entomologie Appliquée
Station de Recherches Agronomiques de Pocquereux
BP 32 - 98 880 LA FOA NOUVELLE-CALÉDONIE

IAC
Institut Agronomique
néo-Calédonien

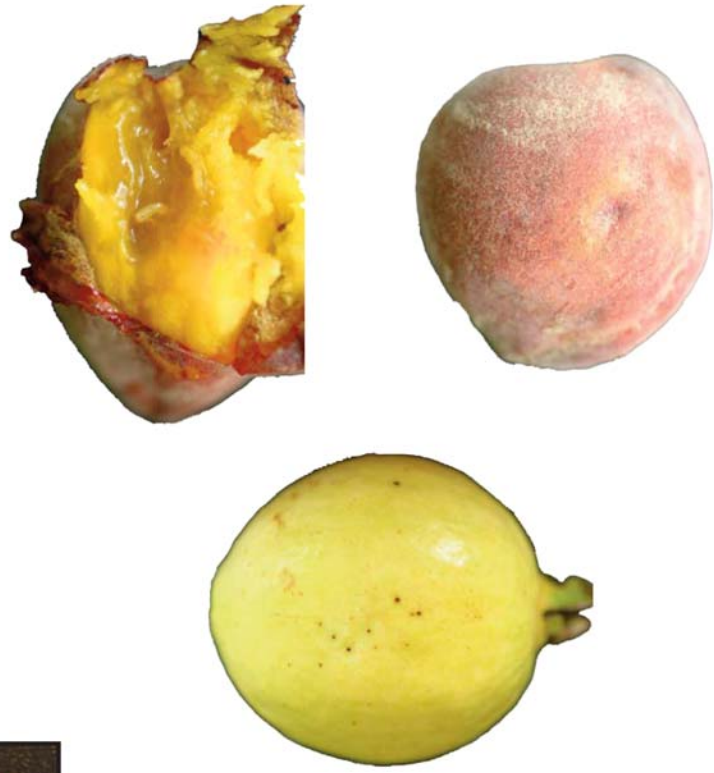
3. Cycle biologique et dégâts des Mouches des Fruits (Diptera, Tephritidae)

3. Fruit Flies Life Cycle and Damages (Diptera: Tephritidae)

Cycle biologique
Life cycle



Dégâts sur fruits
Damages on fruits



Stades immatures
Immature stages

Œuf/*Egg*, 1 mm.

Larve de 3ième stade/*Thrid stage larva*, 9 mm.

Pupe/*Pupa*, 5 mm.

Christian MILLE, Sylvie CAZÈRES, José BRINON, Jean-Pierre KATAOUI, 2009.
Axe 1 - Equipe Entomologie Appliquée
Station de Recherche Agronomique de Pocquereux
BP 32 - 98 880 LA FOA NOUVELLE-CALÉDONIE

IAC
Institut Agronomique néo-Calédonien

4. Principales Mouches des Fruits menaçant la Nouvelle-Calédonie (Diptera, Tephritidae)

4. Main Threatening Exotic Fruit Flies to New Caledonia (Diptera: Tephritidae)

La Mouche Méditerranéenne des Fruits
Mediterranean Fruit Fly
Ceratitis capitata (Wiedmann)

Didier Vincenot, SUAD-CIRAD

Répartition géographique
La plupart des pays subtropicaux et quelques pays tempérés dont la Côte ouest de l'Australie, Hawaii, Île Maurice, La Réunion.

Plantes-hôtes et observations
On dénombre dans le monde plus de 300 espèces fruitières sauvages ou cultivées pouvant héberger les larves de cette espèce. L'introduction de cette espèce aurait pour effet d'anéantir les possibilités d'exportation actuelles. Cette espèce est considérée comme l'une des pires connues à ce jour. Sa voie d'entrée potentielle est La Réunion.

Leurre : Trimedlure

La Mouche des Fruits du Natal
Natal Fruit Fly
Ceratitis rosa (Karsch)

Didier Vincenot, SUAD-CIRAD

Répartition géographique
Afrique, La Réunion, Île Maurice.

Plantes-hôtes et observations
Cette espèce très polyphage est la plus nuisible à La Réunion avec 56 plantes-hôtes. L'ouverture de nouvelles voies aériennes avec cette île notamment, souligne cette menace. Au même titre que l'espèce précédente, l'introduction de *Ceratitis rosa* aurait pour effet d'anéantir les possibilités d'exportation existantes. Sa voie d'entrée potentielle est La Réunion.

Leurre : Trimedlure et Acétate de terpényl

La Mouche des Cucurbitacées
Melon Fruit Fly
Bactrocera cucurbitae (Coquillett)

Scott Bauer, USDA-ARS

Répartition géographique
Afrique (Egypte, Kenya, Tanzanie), Asie tropicale, Guam, Hawaii, Île Maurice, Îles Salomon, La Réunion, Nauru, Papouasie Nouvelle-Guinée.

Plantes-hôtes et observations
A Hawaii, on recense 125 espèces hôtes sauvages ou cultivées hébergeant les larves de cette espèce, mais les hôtes préférés appartiennent tous à la famille des Cucurbitacées. Si cette espèce était introduite accidentellement, la culture de Squash (*Cucurbita pepo* L.) serait anéantie et les exportations de ce produit interdites. Ses voies d'entrée potentielles sont La Réunion et la proche région.

Leurre : Méthyle-Eugénol

La Mouche Orientale des Fruits
Oriental Fruit Fly
Bactrocera dorsalis (Hendel)

Scott Bauer, USDA-ARS

Répartition géographique
Asie orientale, Hawaii et Polynésie Française.

Plantes-hôtes et observations
Dans les régions où elle est présente, 300 espèces fruitières sauvages ou cultivées peuvent héberger les larves de cette espèce. Tous les efforts d'accès au marché d'exportation (*Market Access*) notamment vers la Nouvelle-Zélande, seraient anéantis si cette espèce venait à être introduite en Nouvelle-Calédonie. Sa voie d'entrée potentielle est la Polynésire Française.

Leurre : Méthyle-Eugénol

IAC
Institut Agronomique néo-Calédonien

Christian MILLE, Sylvie CAZÈRES, José BRINON, Jean-Pierre KATAOUI, 2009.
Axe 1 - Equipe Entomologie Appliquée, *Station de Recherche Agronomique de Pocquereux*
BP 32 - 98 880 LA FOA NOUVELLE-CALÉDONIE

5. Moyens de lutte contre les Mouches des Fruits en Nouvelle-Calédonie

5. Fruit flies Controls in New Caledonia

La lutte au champ
Field Control

Traitement par tache contre les femelles
Bait Spray Against Females

Piège sexuel utilisant une paraphéromone
Sexual trap using parapheromone

Lutte directe contre les mâles
Direct Male Control

***Fopius arisanus* pour la lutte biologique**
***Biological Control with* Fopius arisanus**

La lutte en après-récolte
Post-Harvest Control

Unité de Traitement Thermique, Aéroport de Nouméa - La Tontouta
HTFA Unit in Noumea - La Tontouta Airport

La lutte au champ doit en premier lieu comporter la **prophylaxie** (retrait du verger et destruction des fruits tombés à terre), la lutte contre les mâles (Photo ci-contre) par le **Technique d'Anihilation des Mâles** (MAT pour *Male Anihilation Technique*) et par la mise en place de pièges sexuels (Photo ci-contre), la lutte contre les femelles par les **traitements par tache** évitant les fruits (Photo ci-contre), enfin, grâce à plusieurs espèces de parasitoïdes de Mouches des Fruits présents (Photo ci-dessus), la **lutte biologique** est possible.

La lutte après la récolte est une nécessité si l'on veut exporter des produits frais vers des pays indemnes de Mouches des Fruits. Les efforts pour l'**accès au marché d'exportation** (*Market Access*) notamment vers la Nouvelle-Zélande, ont permis la mise en place et le fonctionnement d'une unité de traitement HTFA (Photo ci-dessus).

IAC
Institut Agronomique néo-Calédonien

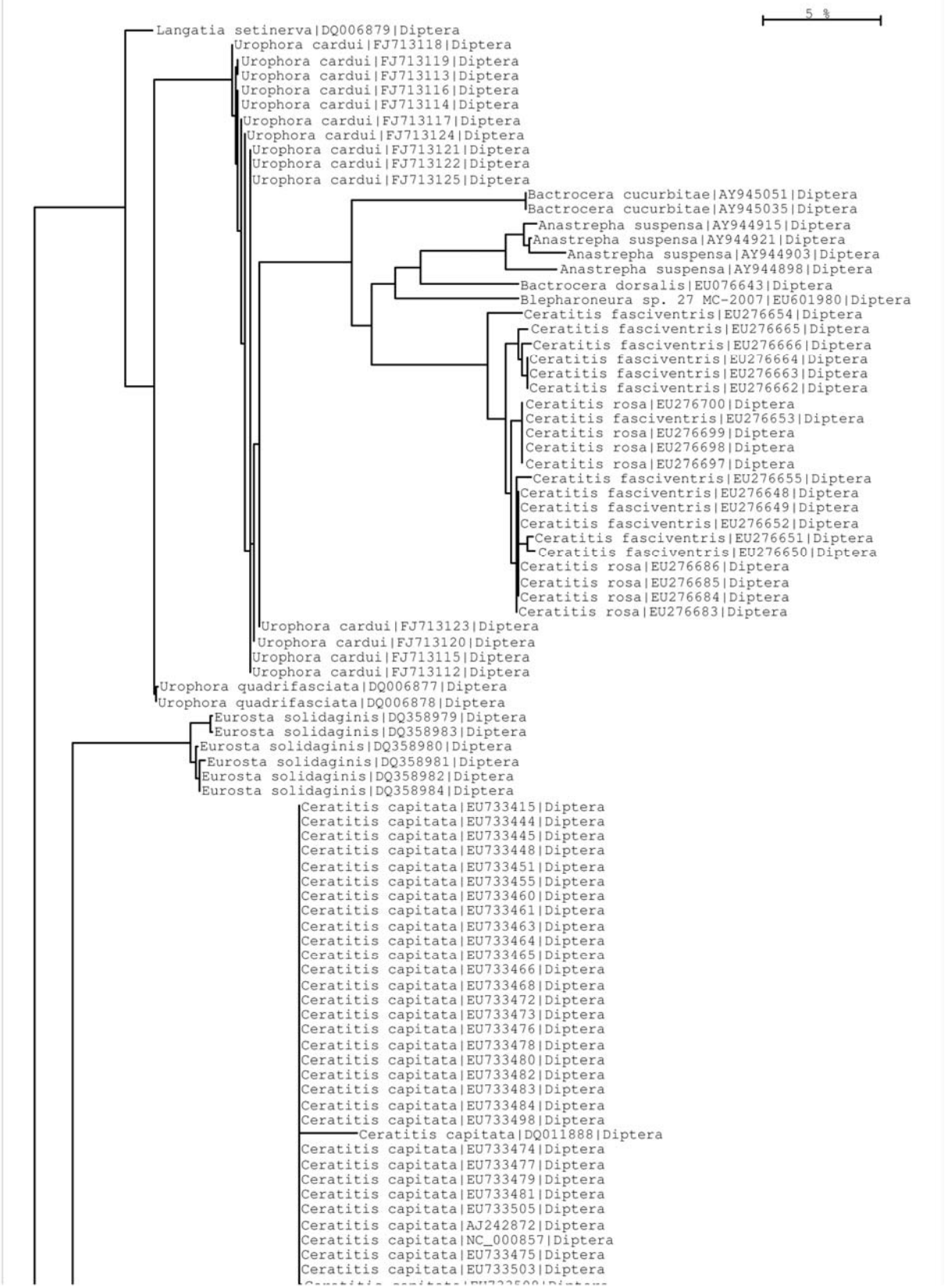
Christian MILLE, Sylvie CAZÈRES, José BRINON, Jean-Pierre KATAOUI, 2009.
Axe 1 - Equipe Entomologie Appliquée, *Station de Recherche Agronomique de Pocquereux*
BP 32 - 98 880 LA FOA NOUVELLE-CALÉDONIE

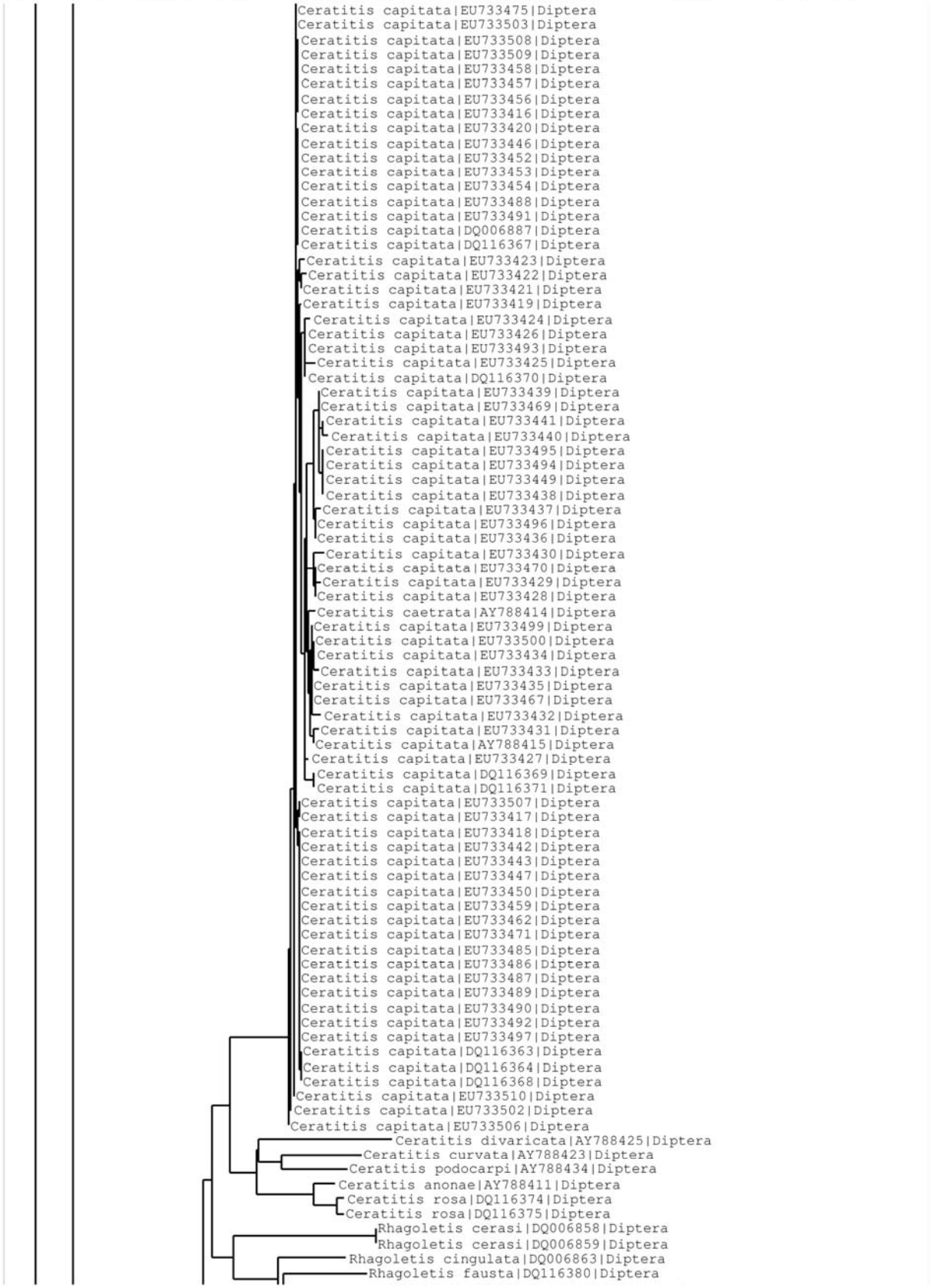
ANNEXE III

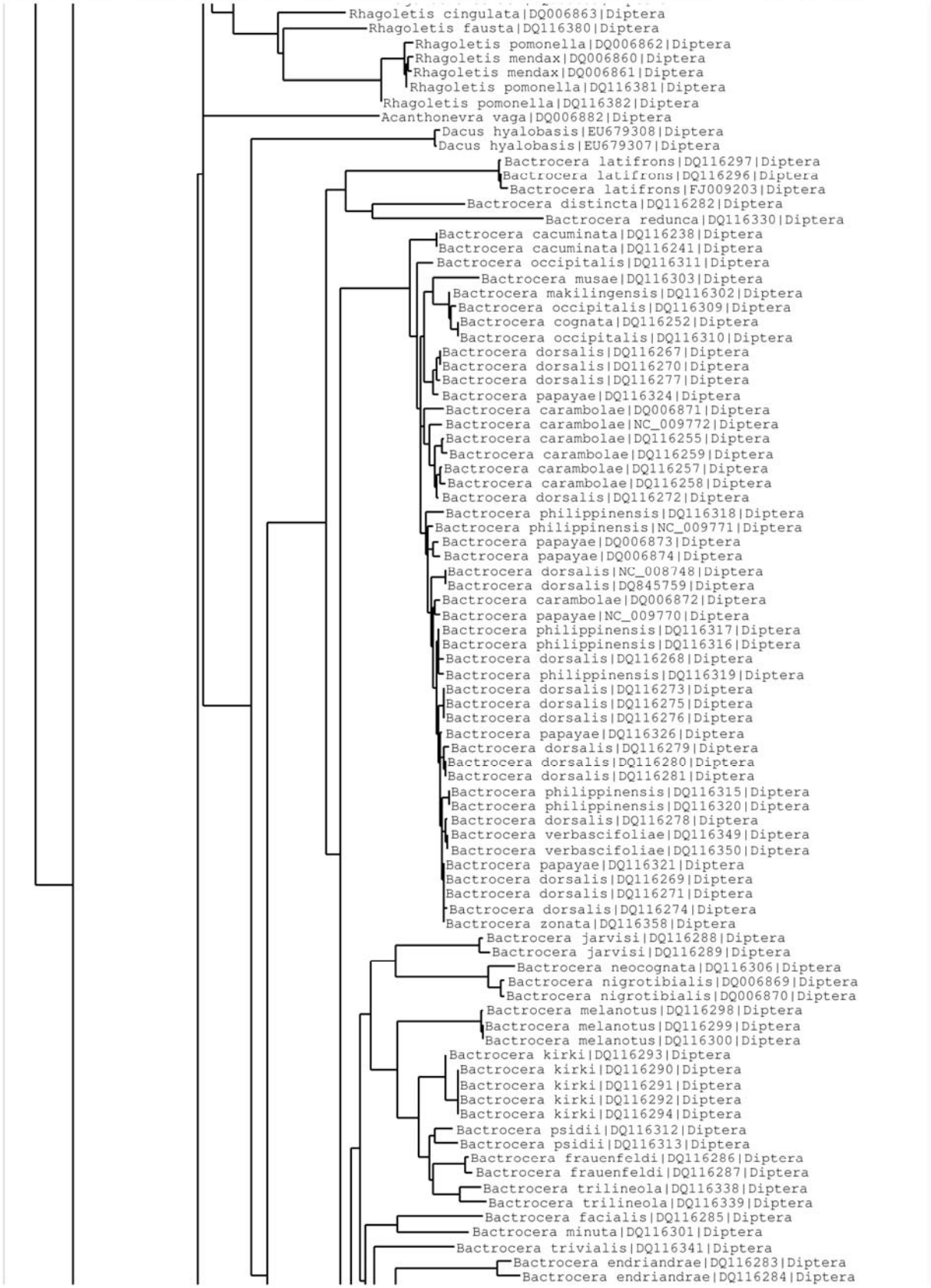
Arbre obtenu sur le site du *BOLD* (www.barcodinglife.org/) avec les 83 séquences de *Bactrocera* et les 50 séquences de *Dacus* disponibles.

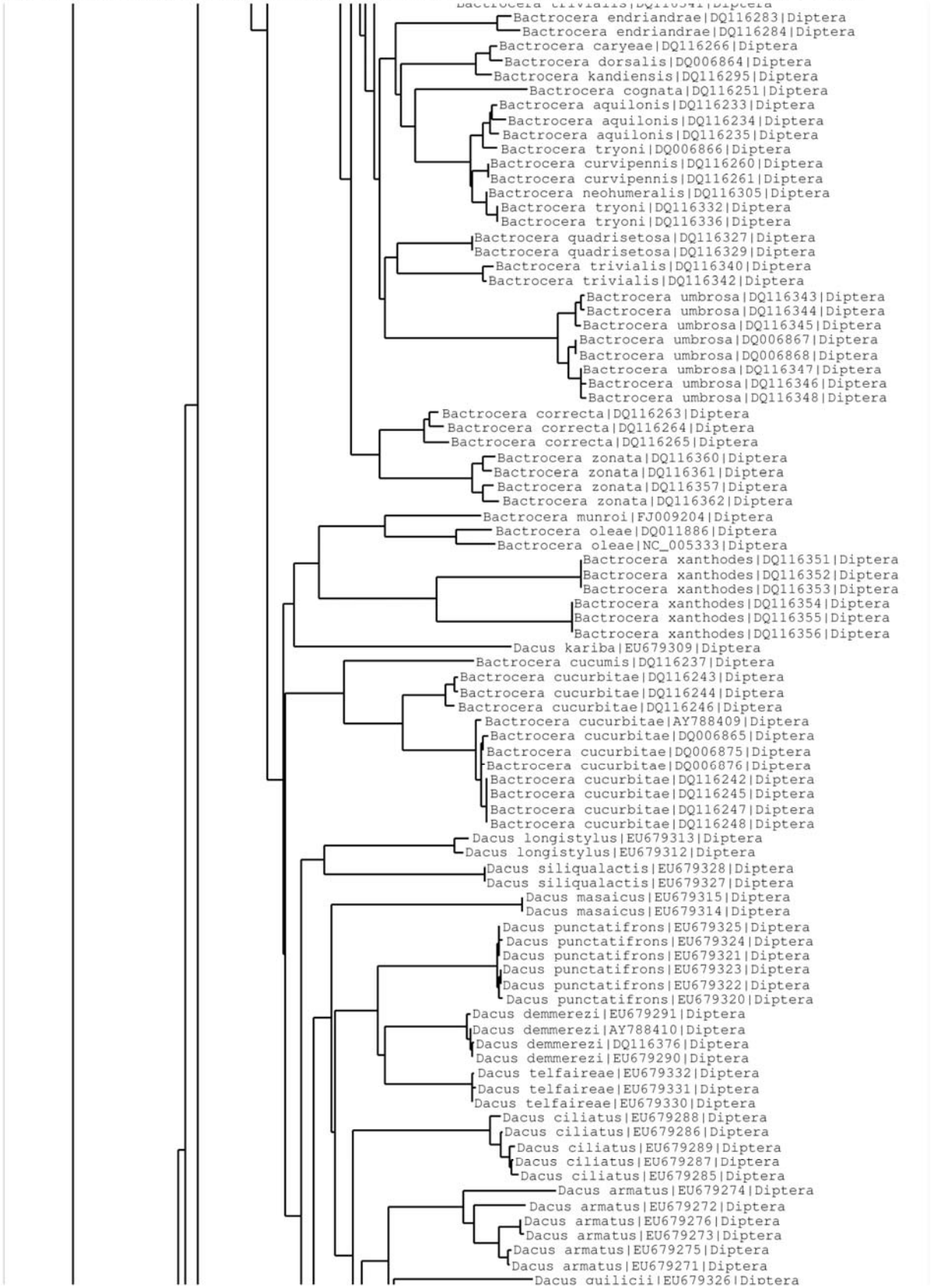
BOLD TaxonID Tree

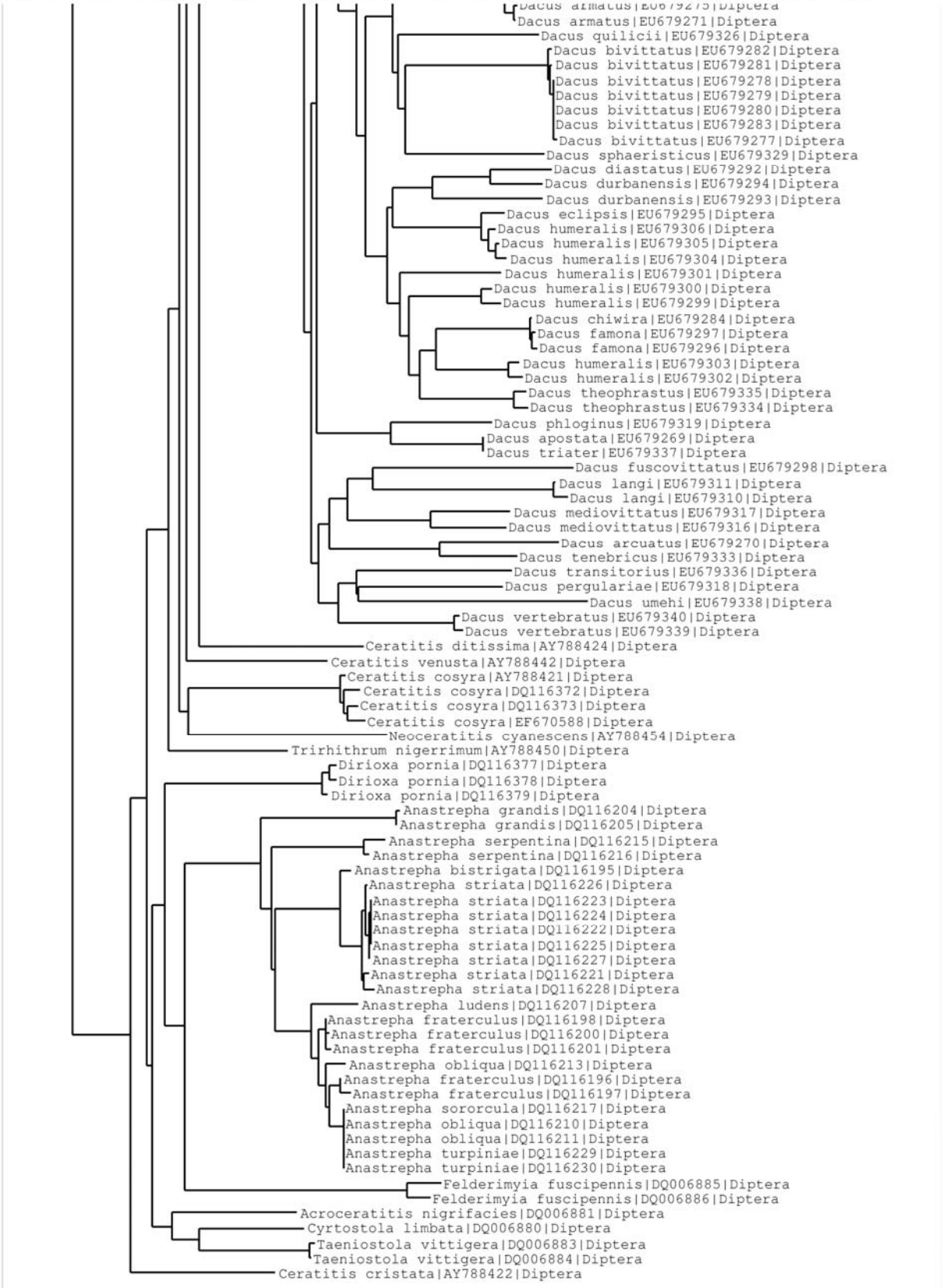
Project	: GenBank Arthropoda- Diptera- Tephritidae [GBDPT]
Date	: 8-March-2010
Data Type	: Nucleotide
Distance Model	: Kimura 2 Parameter
Codon Positions	: 1st, 2nd, 3rd
Labels	: Country & Province, SampleID, Order,
Colorization	:
Sequence Count	: 422
Species count	: 112
Genus count	: 17
Family count	: 1
Unidentified	: 0


5 %
Langatia setinerva|DQ006879|Diptera
Urophora cardui|FJ713118|Diptera
Urophora cardui|FJ713119|Diptera
Urophora cardui|FJ713113|Diptera
Urophora cardui|FJ713116|Diptera
Urophora cardui|FJ713114|Diptera
Urophora cardui|FJ713117|Diptera
Urophora cardui|FJ713124|Diptera
Urophora cardui|FJ713121|Diptera
Urophora cardui|FJ713122|Diptera
Urophora cardui|FJ713125|Diptera
Bactrocera cucurbitae|AY945051|Diptera
Bactrocera cucurbitae|AY945035|Diptera
Anastrepha suspensa|AY944915|Diptera
Anastrepha suspensa|AY944921|Diptera
Anastrepha suspensa|AY944903|Diptera
Anastrepha suspensa|AY944898|Diptera
Bactrocera dorsalis|EU076643|Diptera
Blepharoneura sp. 27 MC-2007|EU601980|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276654|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276665|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276666|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276664|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276663|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276662|Diptera
Ceratitis rosa|EU276700|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276653|Diptera
Ceratitis rosa|EU276699|Diptera
Ceratitis rosa|EU276698|Diptera
Ceratitis rosa|EU276697|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276655|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276648|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276649|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276652|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276651|Diptera
Ceratitis fasciventris|EU276650|Diptera
Ceratitis rosa|EU276686|Diptera
Ceratitis rosa|EU276685|Diptera
Ceratitis rosa|EU276684|Diptera
Ceratitis rosa|EU276683|Diptera
Urophora cardui|FJ713123|Diptera
Urophora cardui|FJ713120|Diptera
Urophora cardui|FJ713115|Diptera
Urophora cardui|FJ713112|Diptera
Urophora quadrifasciata|DQ006877|Diptera
Urophora quadrifasciata|DQ006878|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358979|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358983|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358980|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358981|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358982|Diptera
Eurosta solidaginis|DQ358984|Diptera
Ceratitis capitata|EU733415|Diptera
Ceratitis capitata|EU733444|Diptera
Ceratitis capitata|EU733445|Diptera
Ceratitis capitata|EU733448|Diptera
Ceratitis capitata|EU733451|Diptera
Ceratitis capitata|EU733455|Diptera
Ceratitis capitata|EU733460|Diptera
Ceratitis capitata|EU733461|Diptera
Ceratitis capitata|EU733463|Diptera
Ceratitis capitata|EU733464|Diptera
Ceratitis capitata|EU733465|Diptera
Ceratitis capitata|EU733466|Diptera
Ceratitis capitata|EU733468|Diptera
Ceratitis capitata|EU733472|Diptera
Ceratitis capitata|EU733473|Diptera
Ceratitis capitata|EU733476|Diptera
Ceratitis capitata|EU733478|Diptera
Ceratitis capitata|EU733480|Diptera
Ceratitis capitata|EU733482|Diptera
Ceratitis capitata|EU733483|Diptera
Ceratitis capitata|EU733484|Diptera
Ceratitis capitata|EU733498|Diptera
Ceratitis capitata|DQ011888|Diptera
Ceratitis capitata|EU733474|Diptera
Ceratitis capitata|EU733477|Diptera
Ceratitis capitata|EU733479|Diptera
Ceratitis capitata|EU733481|Diptera
Ceratitis capitata|EU733505|Diptera
Ceratitis capitata|AJ242872|Diptera
Ceratitis capitata|NC_000857|Diptera
Ceratitis capitata|EU733475|Diptera
Ceratitis capitata|EU733503|Diptera


Ceratitis capitata|EU733475|Diptera
Ceratitis capitata|EU733503|Diptera
Ceratitis capitata|EU733508|Diptera
Ceratitis capitata|EU733509|Diptera
Ceratitis capitata|EU733458|Diptera
Ceratitis capitata|EU733457|Diptera
Ceratitis capitata|EU733456|Diptera
Ceratitis capitata|EU733416|Diptera
Ceratitis capitata|EU733420|Diptera
Ceratitis capitata|EU733446|Diptera
Ceratitis capitata|EU733452|Diptera
Ceratitis capitata|EU733453|Diptera
Ceratitis capitata|EU733454|Diptera
Ceratitis capitata|EU733488|Diptera
Ceratitis capitata|EU733491|Diptera
Ceratitis capitata|DQ006887|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116367|Diptera
Ceratitis capitata|EU733423|Diptera
Ceratitis capitata|EU733422|Diptera
Ceratitis capitata|EU733421|Diptera
Ceratitis capitata|EU733419|Diptera
Ceratitis capitata|EU733424|Diptera
Ceratitis capitata|EU733426|Diptera
Ceratitis capitata|EU733493|Diptera
Ceratitis capitata|EU733425|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116370|Diptera
Ceratitis capitata|EU733439|Diptera
Ceratitis capitata|EU733469|Diptera
Ceratitis capitata|EU733441|Diptera
Ceratitis capitata|EU733440|Diptera
Ceratitis capitata|EU733495|Diptera
Ceratitis capitata|EU733494|Diptera
Ceratitis capitata|EU733449|Diptera
Ceratitis capitata|EU733438|Diptera
Ceratitis capitata|EU733437|Diptera
Ceratitis capitata|EU733496|Diptera
Ceratitis capitata|EU733436|Diptera
Ceratitis capitata|EU733430|Diptera
Ceratitis capitata|EU733470|Diptera
Ceratitis capitata|EU733429|Diptera
Ceratitis capitata|EU733428|Diptera
Ceratitis caetrata|AY788414|Diptera
Ceratitis capitata|EU733499|Diptera
Ceratitis capitata|EU733500|Diptera
Ceratitis capitata|EU733434|Diptera
Ceratitis capitata|EU733433|Diptera
Ceratitis capitata|EU733435|Diptera
Ceratitis capitata|EU733467|Diptera
Ceratitis capitata|EU733432|Diptera
Ceratitis capitata|EU733431|Diptera
Ceratitis capitata|AY788415|Diptera
Ceratitis capitata|EU733427|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116369|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116371|Diptera
Ceratitis capitata|EU733507|Diptera
Ceratitis capitata|EU733417|Diptera
Ceratitis capitata|EU733418|Diptera
Ceratitis capitata|EU733442|Diptera
Ceratitis capitata|EU733443|Diptera
Ceratitis capitata|EU733447|Diptera
Ceratitis capitata|EU733450|Diptera
Ceratitis capitata|EU733459|Diptera
Ceratitis capitata|EU733462|Diptera
Ceratitis capitata|EU733471|Diptera
Ceratitis capitata|EU733485|Diptera
Ceratitis capitata|EU733486|Diptera
Ceratitis capitata|EU733487|Diptera
Ceratitis capitata|EU733489|Diptera
Ceratitis capitata|EU733490|Diptera
Ceratitis capitata|EU733492|Diptera
Ceratitis capitata|EU733497|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116363|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116364|Diptera
Ceratitis capitata|DQ116368|Diptera
Ceratitis capitata|EU733510|Diptera
Ceratitis capitata|EU733502|Diptera
Ceratitis capitata|EU733506|Diptera
Ceratitis divaricata|AY788425|Diptera
Ceratitis curvata|AY788423|Diptera
Ceratitis podocarpi|AY788434|Diptera
Ceratitis anonae|AY788411|Diptera
Ceratitis rosa|DQ116374|Diptera
Ceratitis rosa|DQ116375|Diptera
Rhagoletis cerasi|DQ006858|Diptera
Rhagoletis cerasi|DQ006859|Diptera
Rhagoletis cingulata|DQ006863|Diptera
Rhagoletis fausta|DQ116380|Diptera

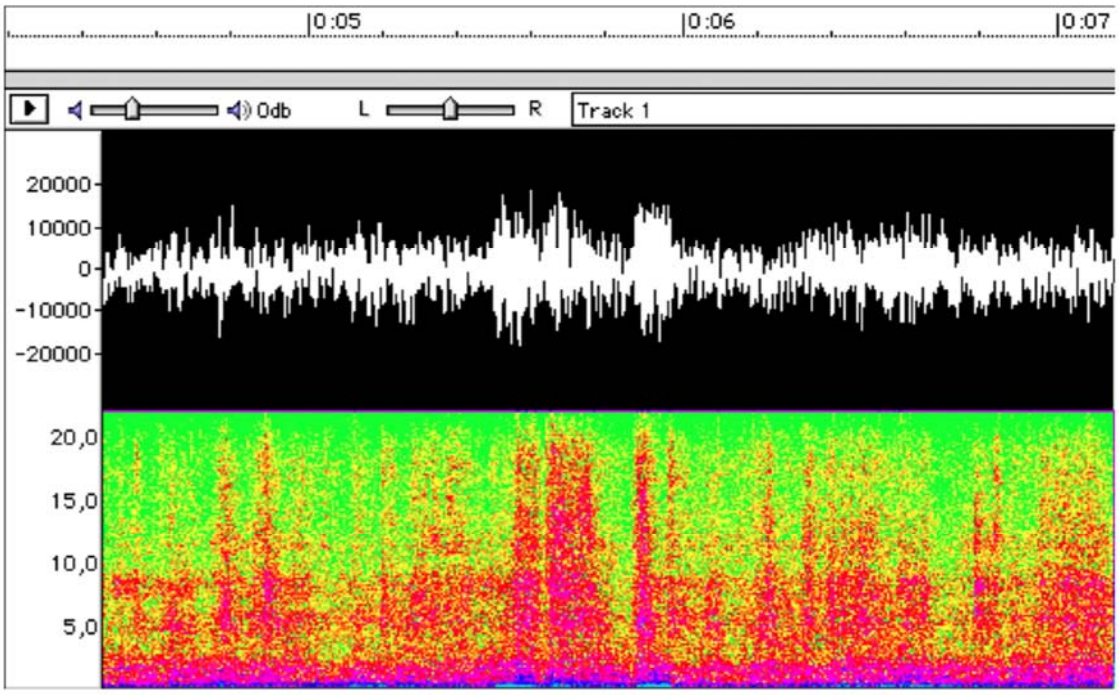

Rhagoletis cingulata|DQ006863|Diptera
Rhagoletis fausta|DQ116380|Diptera
Rhagoletis pomonella|DQ006862|Diptera
Rhagoletis mendax|DQ006860|Diptera
Rhagoletis mendax|DQ006861|Diptera
Rhagoletis pomonella|DQ116381|Diptera
Rhagoletis pomonella|DQ116382|Diptera
Acanthonevra vaga|DQ006882|Diptera
Dacus hyalobasis|EU679308|Diptera
Dacus hyalobasis|EU679307|Diptera
Bactrocera latifrons|DQ116297|Diptera
Bactrocera latifrons|DQ116296|Diptera
Bactrocera latifrons|FJ009203|Diptera
Bactrocera distincta|DQ116282|Diptera
Bactrocera redunca|DQ116330|Diptera
Bactrocera cacuminata|DQ116238|Diptera
Bactrocera cacuminata|DQ116241|Diptera
Bactrocera occipitalis|DQ116311|Diptera
Bactrocera musae|DQ116303|Diptera
Bactrocera makilingensis|DQ116302|Diptera
Bactrocera occipitalis|DQ116309|Diptera
Bactrocera cognata|DQ116252|Diptera
Bactrocera occipitalis|DQ116310|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116267|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116270|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116277|Diptera
Bactrocera papayae|DQ116324|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ006871|Diptera
Bactrocera carambolae|NC_009772|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ116255|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ116259|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ116257|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ116258|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116272|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116318|Diptera
Bactrocera philippinensis|NC_009771|Diptera
Bactrocera papayae|DQ006873|Diptera
Bactrocera papayae|DQ006874|Diptera
Bactrocera dorsalis|NC_008748|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ845759|Diptera
Bactrocera carambolae|DQ006872|Diptera
Bactrocera papayae|NC_009770|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116317|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116316|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116268|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116319|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116273|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116275|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116276|Diptera
Bactrocera papayae|DQ116326|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116279|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116280|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116281|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116315|Diptera
Bactrocera philippinensis|DQ116320|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116278|Diptera
Bactrocera verbascifoliae|DQ116349|Diptera
Bactrocera verbascifoliae|DQ116350|Diptera
Bactrocera papayae|DQ116321|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116269|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116271|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ116274|Diptera
Bactrocera zonata|DQ116358|Diptera
Bactrocera jarvisi|DQ116288|Diptera
Bactrocera jarvisi|DQ116289|Diptera
Bactrocera neocognata|DQ116306|Diptera
Bactrocera nigrotibialis|DQ006869|Diptera
Bactrocera nigrotibialis|DQ006870|Diptera
Bactrocera melanotus|DQ116298|Diptera
Bactrocera melanotus|DQ116299|Diptera
Bactrocera melanotus|DQ116300|Diptera
Bactrocera kirki|DQ116293|Diptera
Bactrocera kirki|DQ116290|Diptera
Bactrocera kirki|DQ116291|Diptera
Bactrocera kirki|DQ116292|Diptera
Bactrocera kirki|DQ116294|Diptera
Bactrocera psidii|DQ116312|Diptera
Bactrocera psidii|DQ116313|Diptera
Bactrocera frauenfeldi|DQ116286|Diptera
Bactrocera frauenfeldi|DQ116287|Diptera
Bactrocera trilineola|DQ116338|Diptera
Bactrocera trilineola|DQ116339|Diptera
Bactrocera facialis|DQ116285|Diptera
Bactrocera minuta|DQ116301|Diptera
Bactrocera trivialis|DQ116341|Diptera
Bactrocera endriandrae|DQ116283|Diptera
Bactrocera endriandrae|DQ116284|Diptera


Bactrocera endriandrae|DQ116283|Diptera
Bactrocera endriandrae|DQ116284|Diptera
Bactrocera caryeae|DQ116266|Diptera
Bactrocera dorsalis|DQ006864|Diptera
Bactrocera kandiensis|DQ116295|Diptera
Bactrocera cognata|DQ116251|Diptera
Bactrocera aquilonis|DQ116233|Diptera
Bactrocera aquilonis|DQ116234|Diptera
Bactrocera aquilonis|DQ116235|Diptera
Bactrocera tryoni|DQ006866|Diptera
Bactrocera curvipennis|DQ116260|Diptera
Bactrocera curvipennis|DQ116261|Diptera
Bactrocera neohumeralis|DQ116305|Diptera
Bactrocera tryoni|DQ116332|Diptera
Bactrocera tryoni|DQ116336|Diptera
Bactrocera quadrisetosa|DQ116327|Diptera
Bactrocera quadrisetosa|DQ116329|Diptera
Bactrocera trivialis|DQ116340|Diptera
Bactrocera trivialis|DQ116342|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116343|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116344|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116345|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ006867|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ006868|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116347|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116346|Diptera
Bactrocera umbrosa|DQ116348|Diptera
Bactrocera correcta|DQ116263|Diptera
Bactrocera correcta|DQ116264|Diptera
Bactrocera correcta|DQ116265|Diptera
Bactrocera zonata|DQ116360|Diptera
Bactrocera zonata|DQ116361|Diptera
Bactrocera zonata|DQ116357|Diptera
Bactrocera zonata|DQ116362|Diptera
Bactrocera munroi|FJ009204|Diptera
Bactrocera oleae|DQ011886|Diptera
Bactrocera oleae|NC_005333|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116351|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116352|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116353|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116354|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116355|Diptera
Bactrocera xanthodes|DQ116356|Diptera
Dacus kariba|EU679309|Diptera
Bactrocera cucumis|DQ116237|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116243|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116244|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116246|Diptera
Bactrocera cucurbitae|AY788409|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ006865|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ006875|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ006876|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116242|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116245|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116247|Diptera
Bactrocera cucurbitae|DQ116248|Diptera
Dacus longistylus|EU679313|Diptera
Dacus longistylus|EU679312|Diptera
Dacus siliqualactis|EU679328|Diptera
Dacus siliqualactis|EU679327|Diptera
Dacus masaicus|EU679315|Diptera
Dacus masaicus|EU679314|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679325|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679324|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679321|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679323|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679322|Diptera
Dacus punctatifrons|EU679320|Diptera
Dacus demmerezi|EU679291|Diptera
Dacus demmerezi|AY788410|Diptera
Dacus demmerezi|DQ116376|Diptera
Dacus demmerezi|EU679290|Diptera
Dacus telfaireae|EU679332|Diptera
Dacus telfaireae|EU679331|Diptera
Dacus telfaireae|EU679330|Diptera
Dacus ciliatus|EU679288|Diptera
Dacus ciliatus|EU679286|Diptera
Dacus ciliatus|EU679289|Diptera
Dacus ciliatus|EU679287|Diptera
Dacus ciliatus|EU679285|Diptera
Dacus armatus|EU679274|Diptera
Dacus armatus|EU679272|Diptera
Dacus armatus|EU679276|Diptera
Dacus armatus|EU679273|Diptera
Dacus armatus|EU679275|Diptera
Dacus armatus|EU679271|Diptera

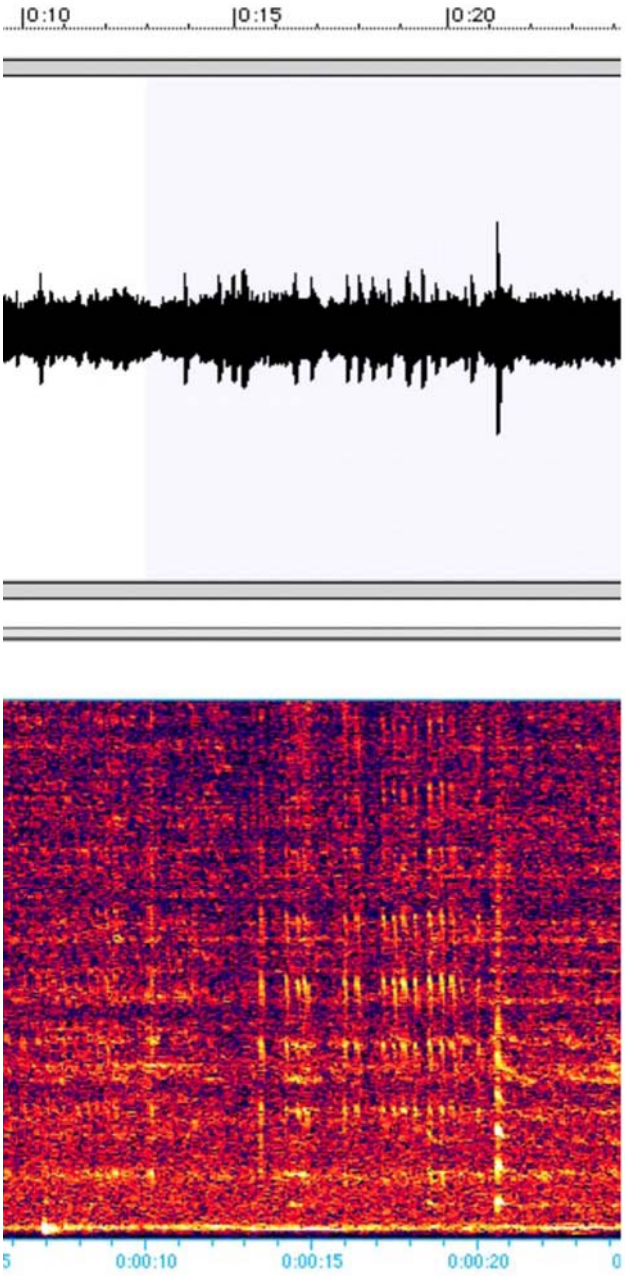

Dacus armatus|EU679275|Diptera
Dacus armatus|EU679271|Diptera
Dacus quilicii|EU679326|Diptera
Dacus bivittatus|EU679282|Diptera
Dacus bivittatus|EU679281|Diptera
Dacus bivittatus|EU679278|Diptera
Dacus bivittatus|EU679279|Diptera
Dacus bivittatus|EU679280|Diptera
Dacus bivittatus|EU679283|Diptera
Dacus bivittatus|EU679277|Diptera
Dacus sphaeristicus|EU679329|Diptera
Dacus diastatus|EU679292|Diptera
Dacus durbanensis|EU679294|Diptera
Dacus durbanensis|EU679293|Diptera
Dacus eclipsis|EU679295|Diptera
Dacus humeralis|EU679306|Diptera
Dacus humeralis|EU679305|Diptera
Dacus humeralis|EU679304|Diptera
Dacus humeralis|EU679301|Diptera
Dacus humeralis|EU679300|Diptera
Dacus humeralis|EU679299|Diptera
Dacus chiwira|EU679284|Diptera
Dacus famona|EU679297|Diptera
Dacus famona|EU679296|Diptera
Dacus humeralis|EU679303|Diptera
Dacus humeralis|EU679302|Diptera
Dacus theophrastus|EU679335|Diptera
Dacus theophrastus|EU679334|Diptera
Dacus phloginus|EU679319|Diptera
Dacus apostata|EU679269|Diptera
Dacus triater|EU679337|Diptera
Dacus fuscovittatus|EU679298|Diptera
Dacus langi|EU679311|Diptera
Dacus langi|EU679310|Diptera
Dacus mediovittatus|EU679317|Diptera
Dacus mediovittatus|EU679316|Diptera
Dacus arcuatus|EU679270|Diptera
Dacus tenebricus|EU679333|Diptera
Dacus transitorius|EU679336|Diptera
Dacus pergulariae|EU679318|Diptera
Dacus umehi|EU679338|Diptera
Dacus vertebratus|EU679340|Diptera
Dacus vertebratus|EU679339|Diptera
Ceratitis ditissima|AY788424|Diptera
Ceratitis venusta|AY788442|Diptera
Ceratitis cosyra|AY788421|Diptera
Ceratitis cosyra|DQ116372|Diptera
Ceratitis cosyra|DQ116373|Diptera
Ceratitis cosyra|EF670588|Diptera
Neoceratitis cyanescens|AY788454|Diptera
Trirhithrum nigerrimum|AY788450|Diptera
Dirioxa pornia|DQ116377|Diptera
Dirioxa pornia|DQ116378|Diptera
Dirioxa pornia|DQ116379|Diptera
Anastrepha grandis|DQ116204|Diptera
Anastrepha grandis|DQ116205|Diptera
Anastrepha serpentina|DQ116215|Diptera
Anastrepha serpentina|DQ116216|Diptera
Anastrepha bistrigata|DQ116195|Diptera
Anastrepha striata|DQ116226|Diptera
Anastrepha striata|DQ116223|Diptera
Anastrepha striata|DQ116224|Diptera
Anastrepha striata|DQ116222|Diptera
Anastrepha striata|DQ116225|Diptera
Anastrepha striata|DQ116227|Diptera
Anastrepha striata|DQ116221|Diptera
Anastrepha striata|DQ116228|Diptera
Anastrepha ludens|DQ116207|Diptera
Anastrepha fraterculus|DQ116198|Diptera
Anastrepha fraterculus|DQ116200|Diptera
Anastrepha fraterculus|DQ116201|Diptera
Anastrepha obliqua|DQ116213|Diptera
Anastrepha fraterculus|DQ116196|Diptera
Anastrepha fraterculus|DQ116197|Diptera
Anastrepha sororcula|DQ116217|Diptera
Anastrepha obliqua|DQ116210|Diptera
Anastrepha obliqua|DQ116211|Diptera
Anastrepha turpiniae|DQ116229|Diptera
Anastrepha turpiniae|DQ116230|Diptera
Felderimyia fuscipennis|DQ006885|Diptera
Felderimyia fuscipennis|DQ006886|Diptera
Acroceratitis nigrifacies|DQ006881|Diptera
Cyrtostola limbata|DQ006880|Diptera
Taeniostola vittigera|DQ006883|Diptera
Taeniostola vittigera|DQ006884|Diptera
Ceratitis cristata|AY788422|Diptera

ANNEXE IV

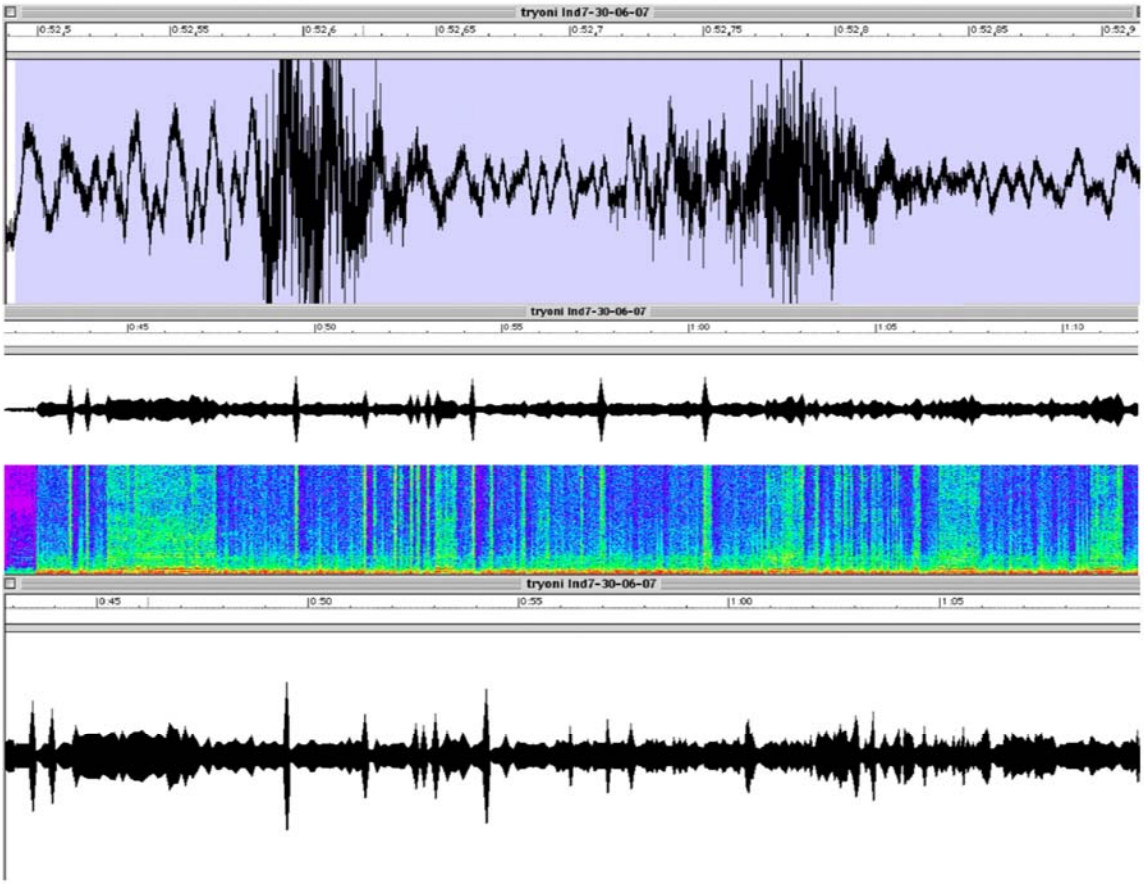
Sonagrammes des enregistrements acoustiques des mâles des trois espèces nuisibles de Nouvelle-Calédonie.



Sonagramme de *Bactrocera curvipennis*



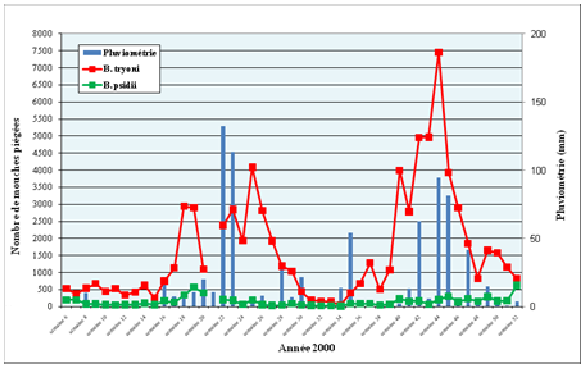
Sonagramme de *Bactrocera psidii*

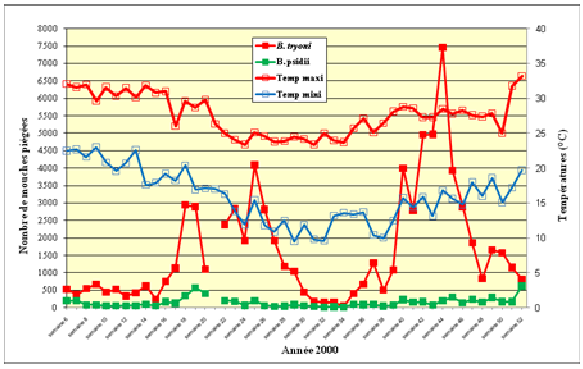


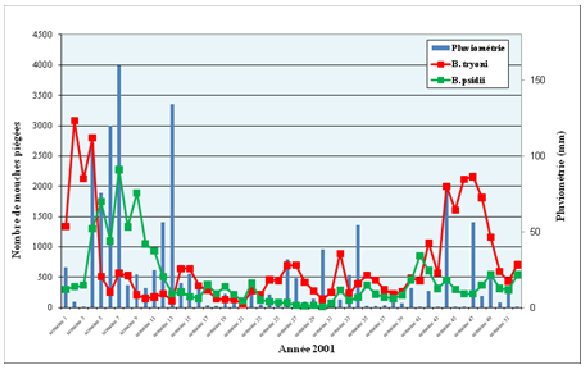
Sonagrammes de *Bactrocera tryoni*

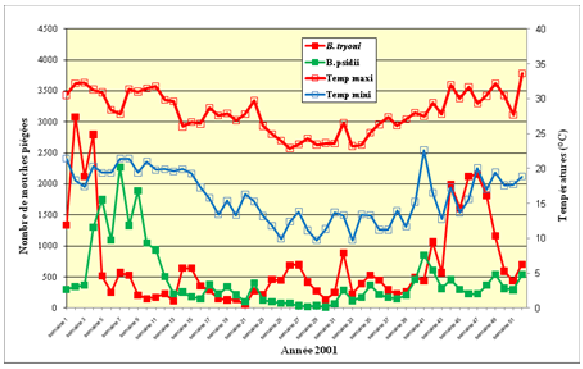
ANNEXE V

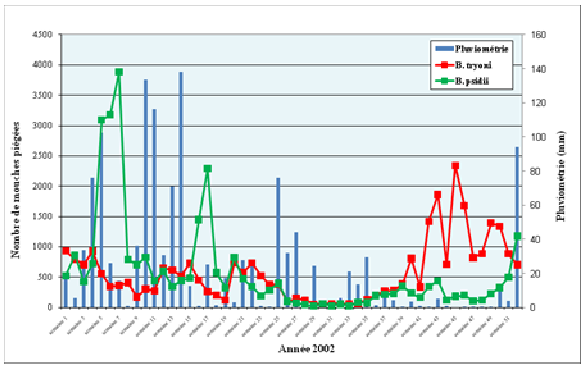
Graphiques de fluctuations des populations de *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* vis-à-vis de la pluviométrie et des températures minimales et maximales, dans deux vergers expérimentaux de 2000 à 2006.

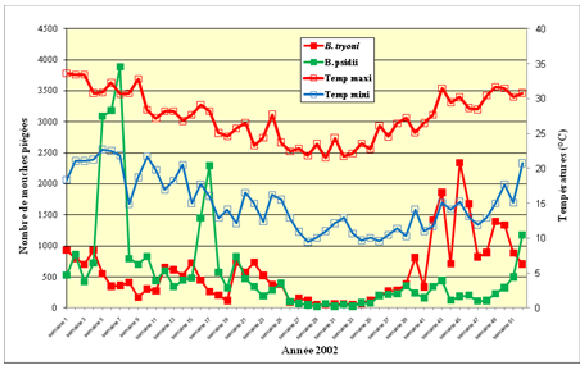

Pluviométrie
B. tryoni
B. psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2000

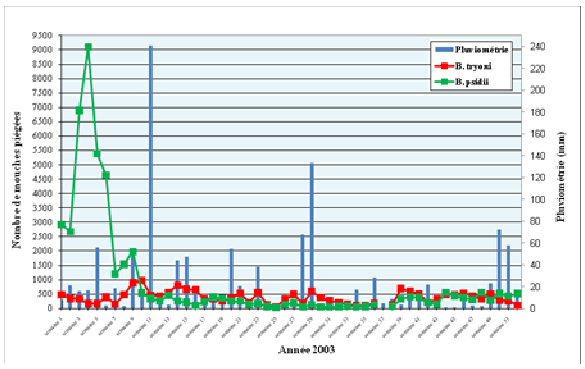

B. tryoni
B. psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2000

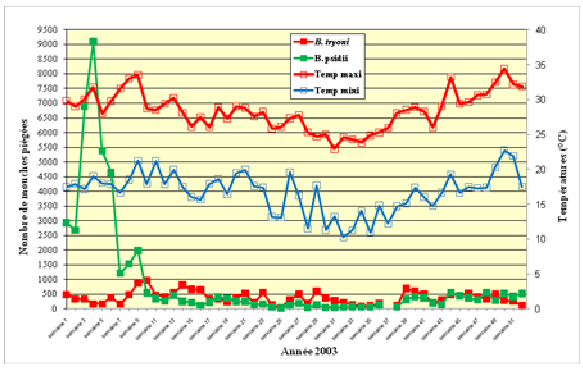

Pluviométrie
B. tryoni
B. psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2001

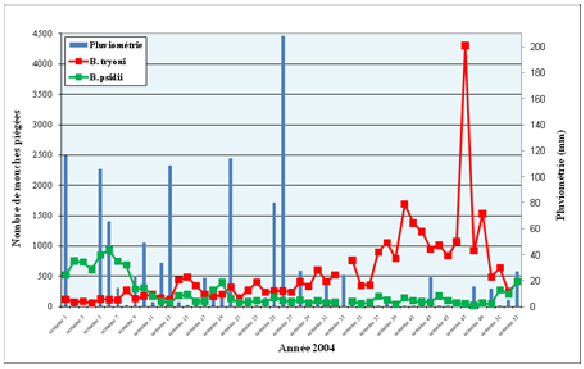

B. tryoni
B. psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2001

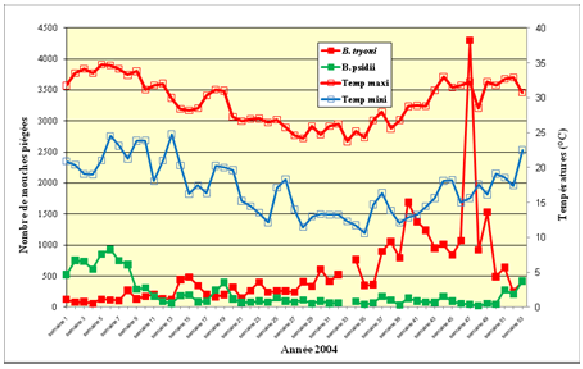

Pluviométrie
B. tryoni
B. psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2002

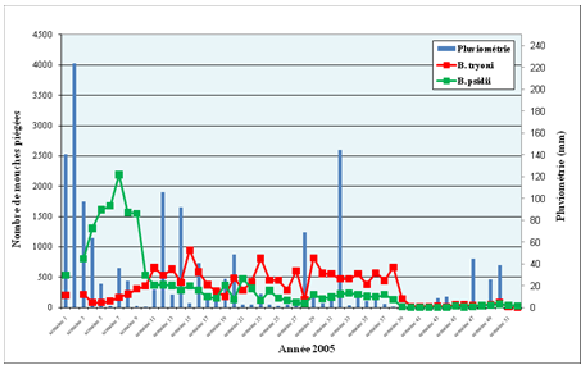

B. tryoni
B. psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2002

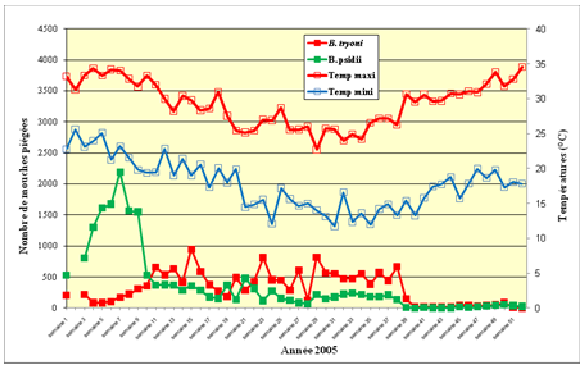

Pluviométrie
B. tryoni
B. psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2003

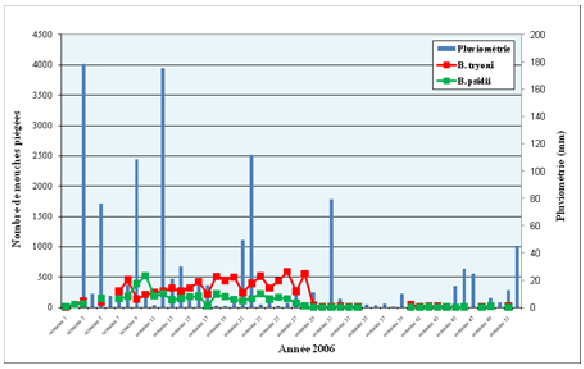

B. tryoni
B. psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2003

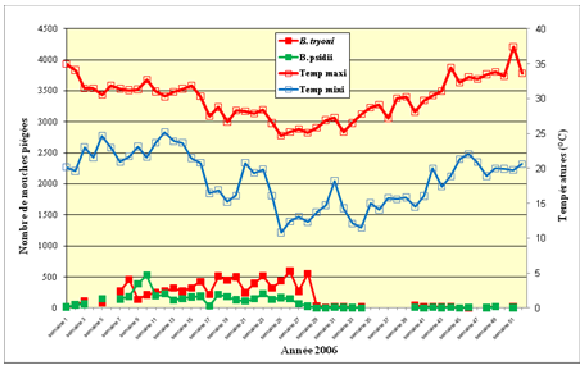




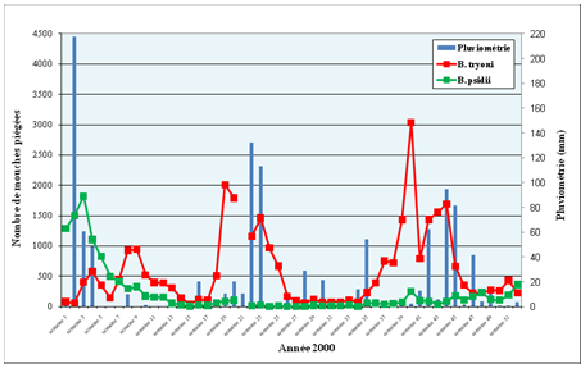


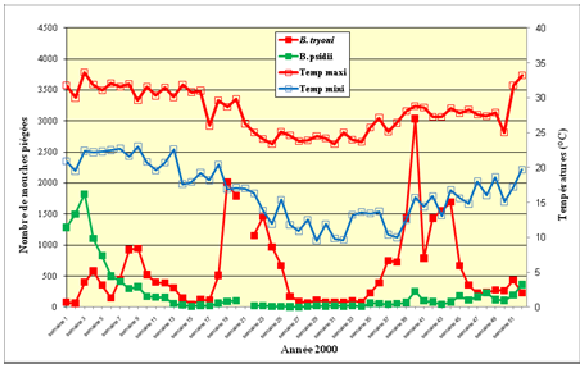


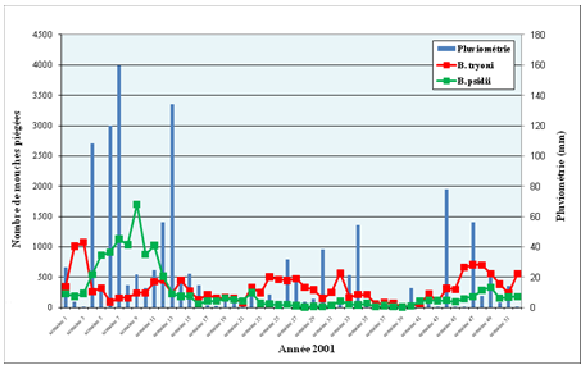


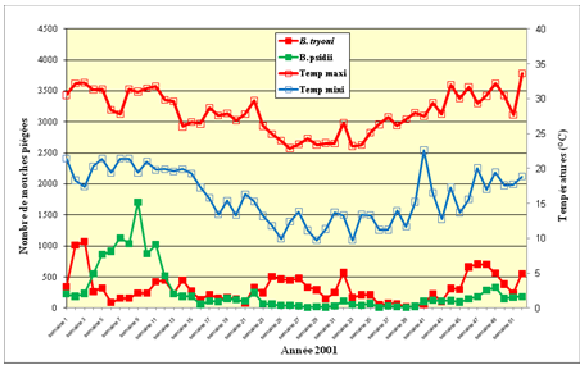


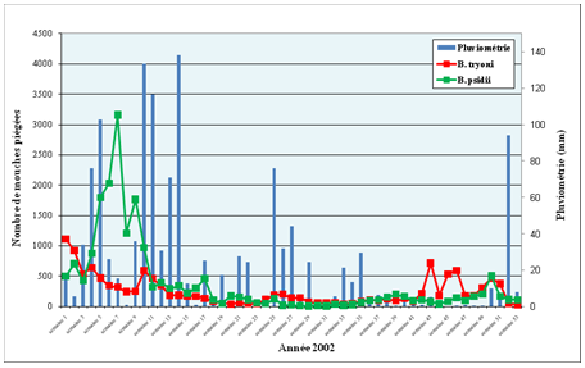
Fluctuations des populations de *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* vis-à-vis de la pluviométrie et des températures minimales et maximales dans le verger expérimental d'agrumes « Tazar ».

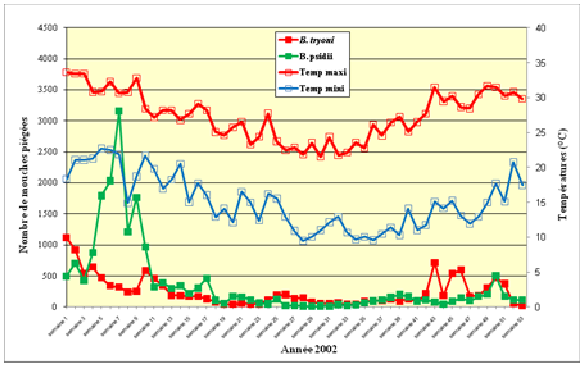

Pluviométrie
B. tryoni
B.psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2000

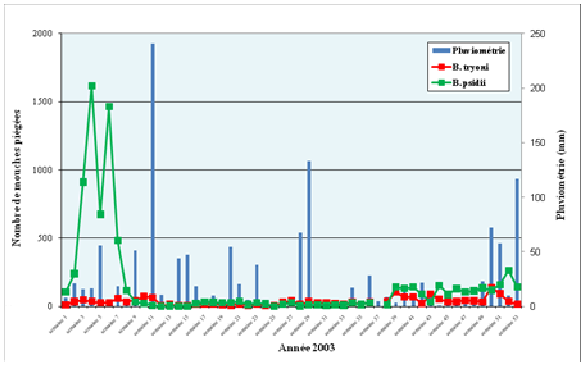

B. tryoni
B.psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2000

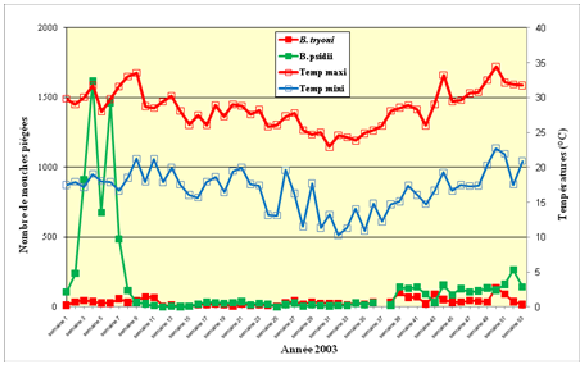

Pluviométrie
B. tryoni
B.psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2001

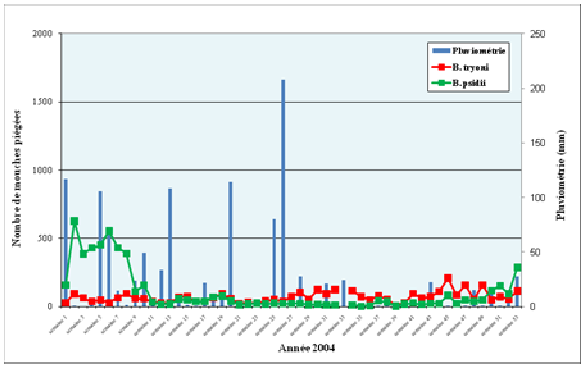

B. tryoni
B.psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2001

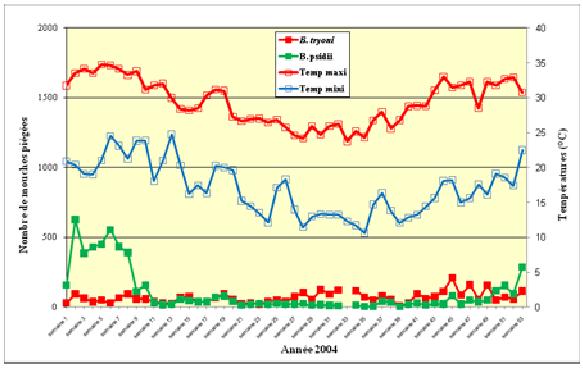

Pluviométrie
B. tryoni
B.psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2002

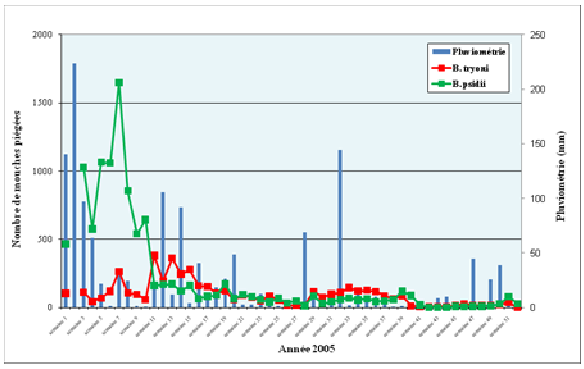

B. tryoni
B.psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2002

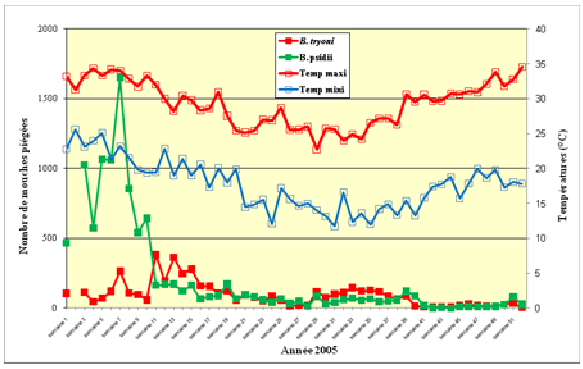

Pluviométrie
B. tryoni
B.psidii
Nombre de mouches piégées
Pluviométrie (mm)
Année 2003

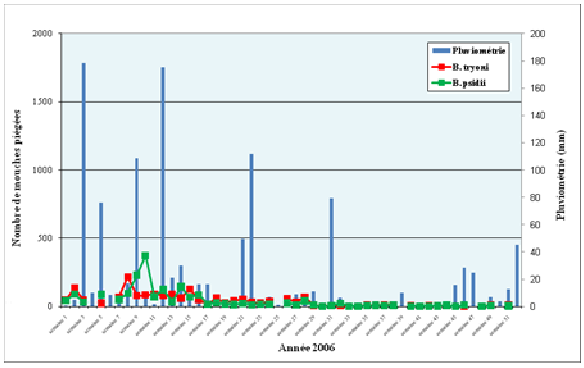

B. tryoni
B.psidii
Temp maxi
Temp mini
Nombre de mouches piégées
Températures (°C)
Année 2003

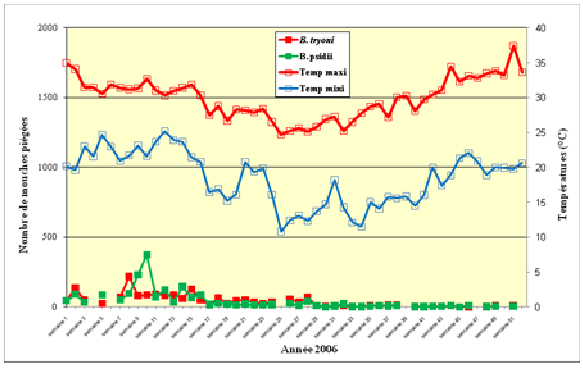










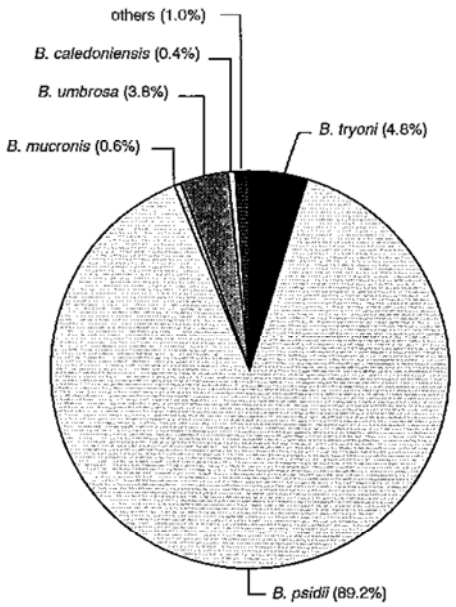


Fluctuations des populations de *Bactrocera tryoni* et *B. psidii* vis-à-vis de la pluviométrie et des températures minimales et maximales dans le verger expérimental de manguiers « Bécune ».

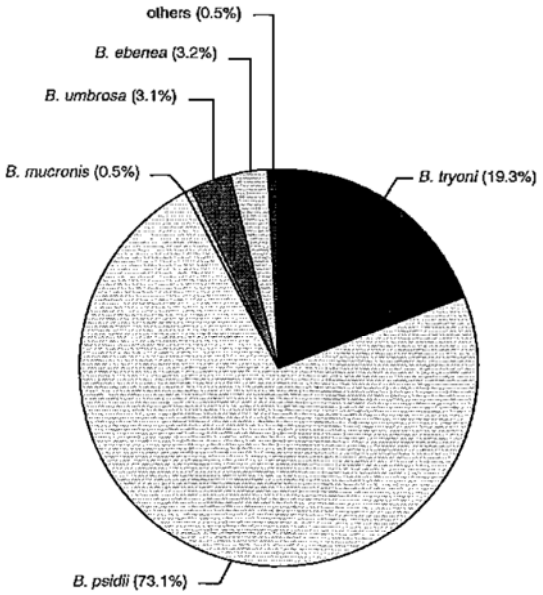
ANNEXE VI

Graphiques de la répartition géographique des Mouches des fruits en Nouvelle-Calédonie (D'après Amice et Sales 1997b).

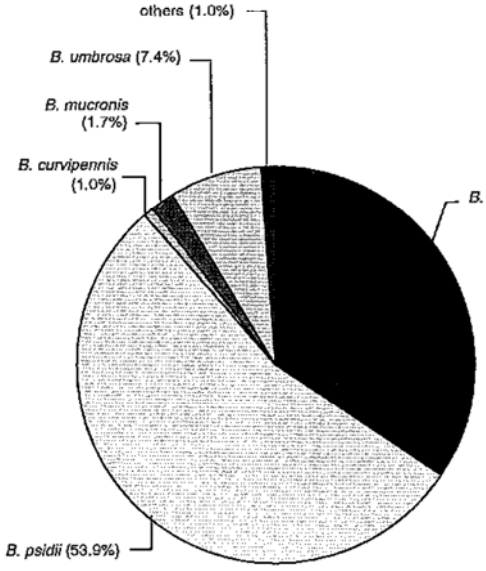
La Foa Region (93/94)



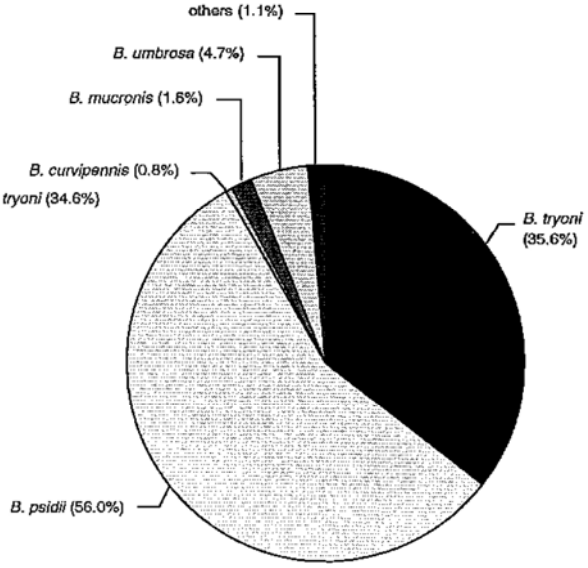
La Foa Region (94/95)



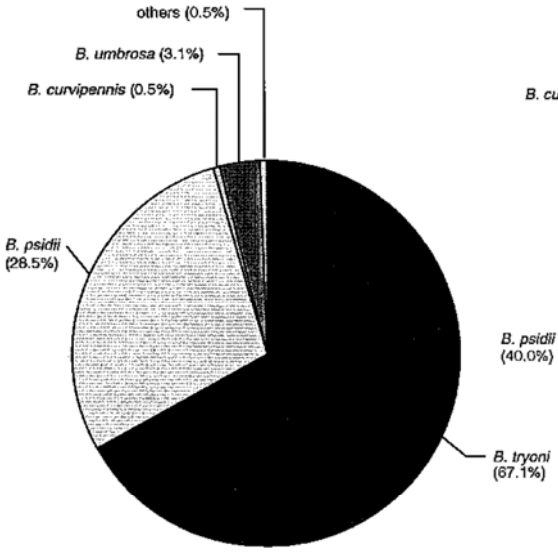
South West: Mont Dore to Boulouparis (93/94)



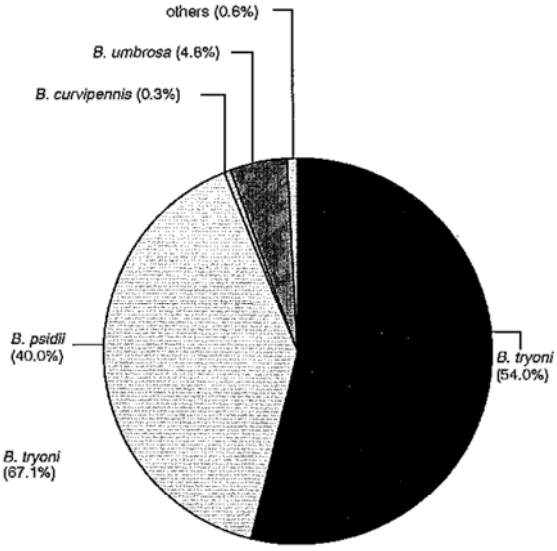
South West: Mont Dore to Boulouparis (94/95)



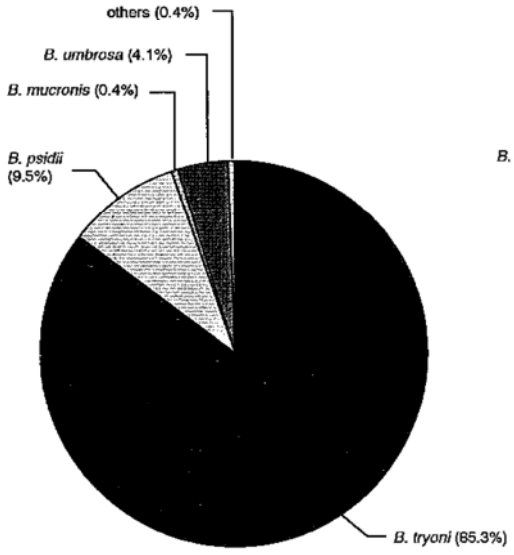
West Coast: Bourail to Voh (93/94)



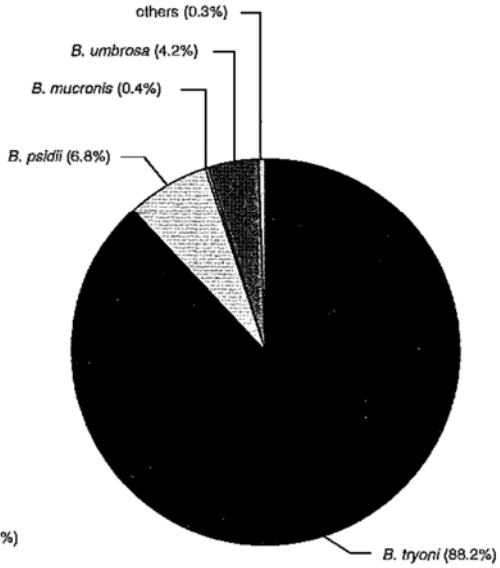
West Coast: Bourail to Voh (94/95)



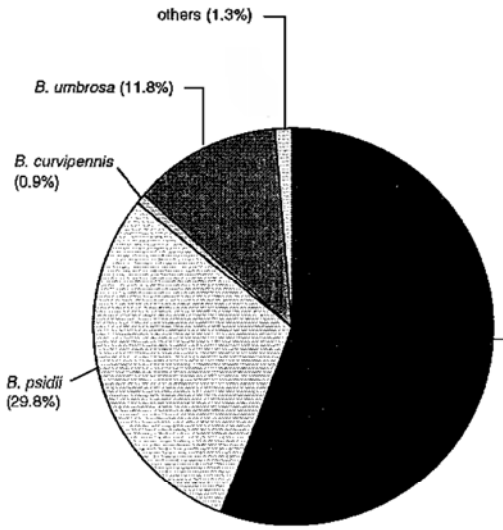
Noumea township (93/94)



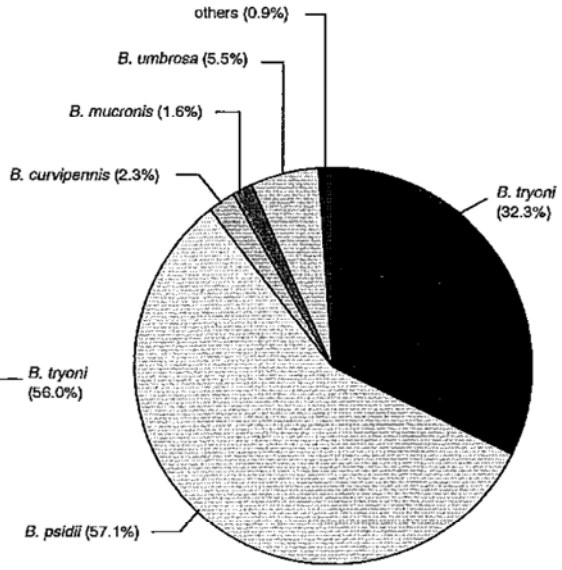
Noumea township (94/95)



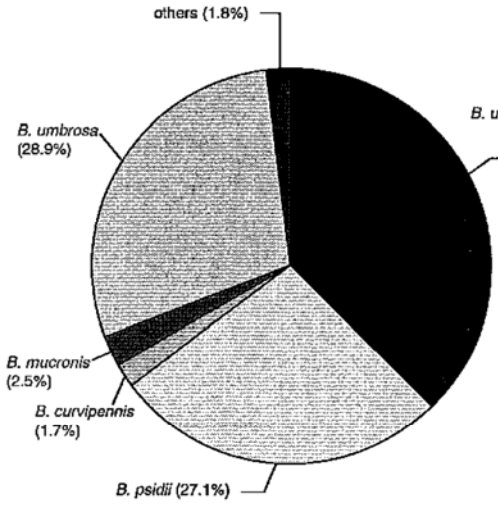
Tontouta Airport (93/94)



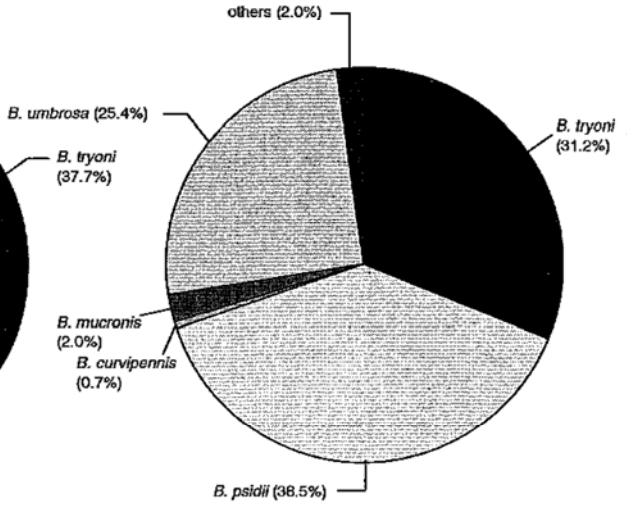
Tontouta Airport (94/95)

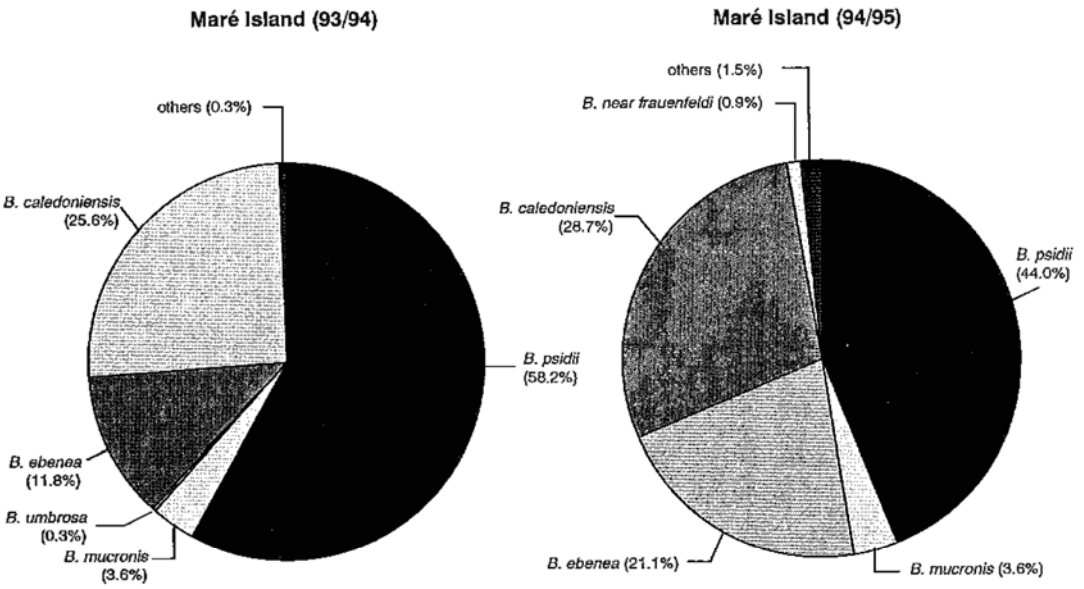


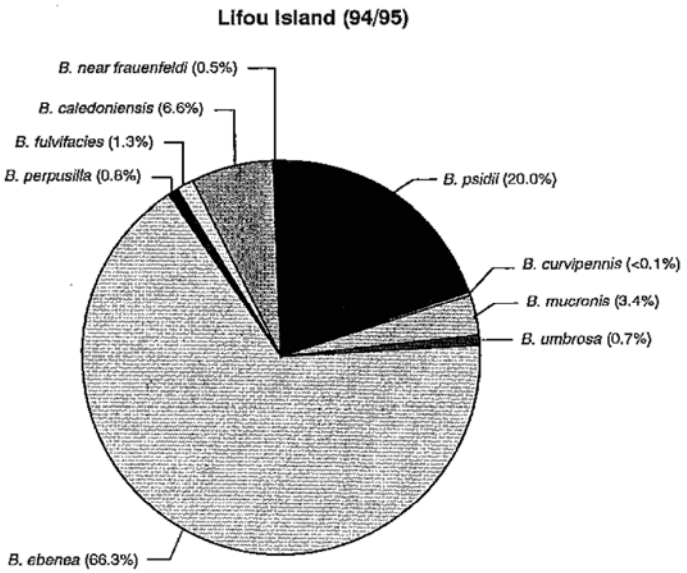
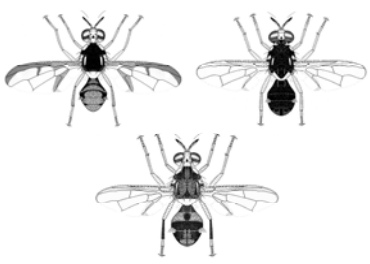
East Coast: Houailou to Poindimie (93/94)



East Coast: Houailou to Poindimie (94/95)




Maré Island (93/94)
others (0.3%)
B. caledoniensis (25.6%)
B. psidii (58.2%)
B. ebenea (11.8%)
B. umbrosa (0.3%)
B. mucronis (3.6%)
Maré Island (94/95)
others (1.5%)
B. near frauenfeldi (0.9%)
B. caledoniensis (28.7%)
B. psidii (44.0%)
B. ebenea (21.1%)
B. mucronis (3.6%)


Lifou Island (94/95)
B. near frauenfeldi (0.5%)
B. caledoniensis (6.6%)
B. fulvifacies (1.3%)
B. perpusilla (0.6%)
B. psidii (20.0%)
B. curvipennis (<0.1%)
B. mucronis (3.4%)
B. umbrosa (0.7%)
B. ebenea (66.3%)